

УДК 581.162

Е. И. Демьянова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

АНТЭКОЛОГИЯ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ШАЛФЕЯ ДУБРАВНОГО (*SALVIA NEMOROSA* L.) ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА УРАЛЕ

Изучены антэкология и семенная продуктивность гинодиэичного шалфея дубравного (*Salvia nemorosa* L., *Lamiaceae*) в Челябинской области (Зауралье) и Пермском крае (Приуралье). Установлена продолжительность цветения гермафродитных и женских особей. Период цветения последних короче и вполне укладывается в сроки цветения гермафродитных – доноров пыльцы. Раскрытие пыльников обоеполоых цветков отмечается еще перед распусканьем цветка. У гермафродитных особей наблюдается значительное варьирование фертильности пыльцы. В опытах по искусственному скрещиванию этих растений доказана возможность самоопыления в форме гейтоногамии; они совмещают перекрестное опыление с самоопылением. В обоих районах исследования семенная продуктивность в расчете на цветок больше у гермафродитных форм, а всхожесть и больший вес семян – у женской. Многолетние исследования показали устойчивость шалфея дубравного к климатическим условиям Урала. Он рекомендуется для выращивания на Урале как эфиромасличное, лекарственное и декоративное растение.

Ключевые слова: антэкология; гинодиэция; семенная продуктивность; интродукция.

E. I. Demyanova

Perm State University, Perm, Russian Federation

ANTHECOLOGY AND SEED PRODUCTION OF *SALVIA NEMOROSA* L. (*LAMIACEAE*) INTRODUCED IN THE URALS

We represent the results of our study of anthecology and seed production of gynodioecic *Salvia nemorosa* L. (*Lamiaceae*) in the Urals. The study was occurred in the Chelyabinsk region (Zauralie) and Perm region (Priuralie). We studied the duration of flowering of hermaphroditic and female plants. Flowering of the female plants is more energetic. The period of female plants flowering is shorter and occurs during the period of flowering of hermaphroditic plants which are the donors of pollen. The opening of anthers of hermaphroditic flowers was marked before the flowering. Hermaphroditic flowers show the significant variability of pollen fertility. Autogamy of these flowers is complicated with protandry. Experiments on artificial crossing explained the probability of self pollination as heitonogamy. Hermaphroditic plants combine cross pollination and self pollination. Female plants with androsterile flowers have only cross pollination. In both regions the seed production per flower is higher in hermaphroditic forms than in female forms, the seed germination and seed weight are higher in female forms. Years of research showed the sustainability of *Salvia nemorosa* in climate conditions of the Urals. *Salvia nemorosa* is recommended for introduction in the Urals as essential oil, medicinal and decorative plant.

Key words: anthecology; gynodioecy; seed production; introduction.

Шалфей дубравный (*Salvia nemorosa* L., сем. *Lamiaceae*) произрастает по степным районам Европейской России, а также в Молдавии и на Украине. Растет по степям, степным склонам, на суходольных лугах, по опушкам. Обычен в Средней Европе [Победимова, 1954, 1978].

Содержит моно- и сесквитерпеноиды, хиноны, флавоноиды, фенолы, фенольные и высшие жирные кислоты, антоцианы, алкалоиды, иридоиды и другие полезные вещества. Эфиромасличное и ме-

доносное растение [Дикорастущие..., 2001]. Лекарственное растение с широким терапевтическим действием (противовоспалительное, тонизирующее, антисептическое, ранозаживляющее, диуретическое). Используется при болезнях дыхательной системы, болезнях глаз, иммунной системы [Дикорастущие..., 2001].

Гинодиэция у ш. дубравного зарегистрирована G. Linnert [1955]. У женских особей наблюдается редукция андроеца, сопровождающаяся мужской

стерильностью и уменьшением размеров венчика, как это было отмечено для большинства гинодичных видов. В литературе мы не обнаружили сведений об антэкологии и семенной продуктивности ш. дубравного.

Цель данного исследования – изучение ш. дубравного со стороны антэкологии и семенной продуктивности в условиях интродукции как возможного перспективного эфиромасличного и декоративного растения, рекомендуемого для выращивания на Урале.

Организация и методика исследований

В условиях интродукции ш. дубравный изучался на коллекционных участках Троицкого лесостепного заказника (1977–1979 и 2010 гг.) и Учебного ботанического сада Пермского государственного национального исследовательского университета в 2007–2008 и 2010–2013 гг. Антэкологические наблюдения проведены по методике А.Н. Пономарева [1960]. Определение фертильности пыльцы проводилось ацетокарминовым методом [Прозина, 1960; Паушева, 1974; Справочник..., 2004]. Пыльца собиралась с 10 гермафродитных растений, причем у каждого из них брали по 5 цветков. Подсчет проводился под микроскопом в 10-ти полях зрения. Оценка уровня изменчивости производилась по предложению С.А. Мамаева [1972].

Семенную продуктивность рассчитывали по методике И.В. Вайнагия [1973, 1974]. Следуя автору, отдельно определили потенциальную семенную продуктивность (ПСП), под которой следует понимать количество семян в цветке, на генеративном побеге или особи и фактическую семенную продуктивность (ФСП), которая обозначает количество семян в расчете на цветок, генеративный побег или особь. В отдельных случаях для расчета семенной продуктивности дополнительно использовали следующие показатели: 1) количество цветков в расчете на 1 генеративный побег (среднее число мутовок x на среднее число цветков в них); 2) среднее число цветков на особи (среднее число генеративных побегов x на среднее число цветков на 1 генеративном побеге). ФСП в расчете на особь определяли как среднее число цветков на особи x на ФСП в расчете на цветок. Число семян и семян учитывалось на одних и тех же растениях, заранее помеченных этикетками, или на других рядом произрастающих растениях.

В Троицком лесостепном заказнике семенная продуктивность изучалась не только при свободном опылении, но и при вариантах искусственного скрещивания. Первый вариант изоляции гермафродитных форм необходим для выявления у них возможности самоопыления. Для этого в стадию бутонизации растения покрывали марлевыми изоляторами. Итоги опыта определялись после полно-

го отцветания. Второй вариант изоляции женских особей нужен для выявления возможности апомиксиса. Методика аналогична предыдущей. Методика третьего варианта искусственного доопыления женских и обоеполюх цветков заключалась в следующем: в рыльцевую стадию на рыльце дополнительно наносилась пыльца, взятая с других растений. Методика четвертого варианта гейтоногамного (соседственного) опыления такова: у гермафродитных форм, помещенных под изолятор еще в стадии бутонизации, в рыльцевую стадию искусственно наносилась пыльца того же самого растения с других цветков, находящихся в это время в тычиночной стадии. Затем растения снова помещались под изолятор.

Поскольку семенная продуктивность во многом зависит от количества принесенной насекомыми пыльцы, в рыльцевую стадию у 100 цветков обеих половых форм мы произвели подсчет находящихся на них рыльцевых зерен. Для исследования брали цветки с рыльцами, пребывающими уже на этапе увядания. Рыльце выделялось из цветка и помещалось на предметное стекло, на которое предварительно наносили ацетокармин. Препарат нагревали на спиртовке, не доводя ацетокармин до кипения. Затем к препарату добавляли 1–2 капли глицерина. Подсчет рыльцевых зерен (проросших и непроросших) осуществлялся при малом увеличении микроскопа.

Всхожесть семян определялась лабораторным методом согласно общепринятой методике [Справочник..., 1985; Биология семян, 1999] в 3 вариантах опыта: при свободном опылении обеих половых форм, гейтоногамии и изоляции женских форм. Согласно литературным данным [Справочник..., 1985], семена шалфея дубравного светочувствительные. В опыте А.В. Патудина [1975] всхожесть семян этого вида была равна 85%. Прорастание семян проводилось при температуре 20–22°C. Энергия прорастания определялась на 5-й день. Наблюдения проводились в течение 20 дней.

Кроме всхожести, устанавливали вес семян обеих половых форм. Для навески брали по 1000 семян (эремов) в 3-кратной повторности. Взвешивание проводилось на аналитических весах. Собранный материал обработан методами вариационной статистики [Плохинский, 1978; Лакин, 1980, 1990].

Результаты и их обсуждение

I. Наблюдения в Троицком лесостепном заказнике (Зауралье)

Изучение элементов семенной продуктивности ш. дубравного при свободном опылении не выявило отчетливой корреляции между данным показателем и половой формой растения. В Зауралье 1978 г. оказался средним по уровню увлажнения, а 1977 г. даже выше среднемноголетнего уровня.

Наиболее благоприятными для развития растительности в Зауралье были 1978–1979 гг. В 1977 г. женская форма в расчетах на цветок, ПС на цветок, число цветков на 1 генеративном побеге и числе эремов на побег оказалась более продуктивной, чем гермафродитная (табл. 1). Напротив, в 1978–1979 гг. в расчете на цветок, а также ПС и

другие показатели были выше у гермафродитной формы. По количеству цветков на генеративный побег в течение 3 лет наблюдалась относительная стабильность: во всех случаях на побегах женских особей развивалось несколько больше цветков, хотя $td < 3$ (табл. 1).

Таблица 1

Семенная продуктивность женской (Ж) и гермафродитной (Г) половых форм шалфея дубравного при свободном опылении в 1977–1979 гг. в Зауралье

Параметр	1977 г.		1978 г.		1979 г.	
	Ж	Г	Ж	Г	Ж	Г
ФСП на цветок	2.60 ± 0.02	2.12 ± 0.02	2.02 ± 0.02	2.23 ± 0.02	2.20 ± 0.02	2.72 ± 0.02
td	17.1		7.5		18.6	
ПС	65	53	50.5	55.8	54.9	67.9
Число цветков на 1 генеративном побеге	961 ± 161	468 ± 80	734 ± 51	561 ± 41	391 ± 19	371 ± 17
td	2.8		2.6		0.78	
Число эремов на 1 генеративном побеге	2498 ± 419.8	992 ± 169.6	1482.7 ± 103.8	1251.03 ± 91.33	860.2 ± 43.01	1009.1 ± 47.03
td	4.6		1.68		2.34	
Число учтенных особей	-	-	-	-	50	50
Число генеративных побегов на 1 особь	-	-	-	-	7.64 ± 0.23	9.60 ± 0.43
td	-		-		4.0	
Число эремов на особь	-	-	-	-	6571.9 ± 381.2	9687.4 ± 639.1
td	-		-		4.19	

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

Анализ структуры семенной продуктивности ш. дубравного в 1979 г. (табл. 2) свидетельствует, что в обоеполюх цветках чаще всего формировалось по 3–4 эрема, а в женских – по 2–3. Вероятно, различия в семенной продуктивности обеих половых форм при наличии достаточного почвенного ув-

лажнения в 1977–1979 гг. связаны с разной активностью антофильных насекомых, предпочитающих обоеполюе цветки. Последние представляют посетителям пыльцу и нектар, в то время как женские – только нектар.

Таблица 2

Структура семенной продуктивности шалфея дубравного при свободном опылении в 1979 г. (Зауралье)

Половая форма	Число учтенных цветков	Число цветков с данным числом эремов				
		0	1	2	3	4
Женская	3000	282 (9.4) ¹	597 (19.9)	837 (27.9)	702 (23.4)	582 (19.4)
Гермафродитная	3000	303 (10.1)	210 (7.0)	579 (19.3)	867 (28.9)	1041 (34.7)

Примечание. ¹ – в круглых скобках указан процент цветков от числа учтенных в опыте.

Наблюдения по семенной продуктивности ш. дубравного при свободном опылении были продолжены в 2010 г. Погодные условия в этот сезон были крайне неблагоприятными – засуха почвенная и атмосферная в летнее время сочеталась еще и с крайне жаркой погодой. В таких условиях в первую очередь страдают женские формы [Демьянова, 1990]. Их семенная продуктивность в расчете

на цветок оказалась ниже, чем у гермафродитной (табл. 3) при очень низком уровне изменчивости. Анализ структуры семенной продуктивности свидетельствует о большем числе цветков с 3–4 эремами у гермафродитной формы в сравнении с женской (табл. 4).

Таблица 3

Семенная продуктивность разных половых форм шалфея дубравного при свободном опылении в 2010 г. (Зауралье)

Половая форма	Выборка, n	ФСП на цветок	td	cv	ПС на цветок
Женская	300	2.43 ± 0.01	19.3	5.33	60.8
Гермафродитная	300	2.70 ± 0.01		4.87	67.5

Таблица 4

Структура семенной продуктивности разных половых форм шалфея дубравного при свободном опылении в 2010 г. (Зауралье)

Половая форма	Число учтенных цветков	Число цветков с данным числом эремов				
		0	1	2	3	4
Женская	300	3 (1.0)	68 (22.7)	89 (29.7)	76 (25.3)	64 (21.3)
Гермафродитная	300	6 (2.0)	30 (10.0)	85 (28.3)	105 (35.0)	74 (24.7)

В 1979 г. были осуществлены некоторые варианты искусственного скрещивания. Вариант свободного опыления служил контролем для сравнения семенной продуктивности при других вариантах скрещивания: искусственном доопылении женских и обоеполюх цветков, гейтоногамии (соседственном опылении), изоляции особей обеих половых форм.

Вариант искусственного доопыления женских и обоеполюх цветков показал эффективность допол-

нительного нанесения пыльцы. В этом случае у обеих половых форм семян завязалось больше (табл. 5) по сравнению с контролем (см. табл. 1) при повышенном уровне изменчивости. При этом семенная продуктивность в расчете на цветок и ПС оказались выше у гермафродитной формы. Об этом же свидетельствует и структура семенной продуктивности у обеих форм (табл. 6). Число цветков, завязавших по 3-4 эрема, больше у гермафродитной формы.

Таблица 5

Семенная продуктивность шалфея дубравного при искусственном доопылении цветков женской и обоеполюх форм в 1979 г.

Половая форма	Число учтенных особей	Число учтенных цветков	ФСП на цветок	ПС (%)	cv (%)	td
Женская	20	2233	2.79 ± 0.02	89.7	38.8	10.7
Гермафродитная	20	3364	3.09 ± 0.02	77.4	31.8	

Таблица 6

Структура семенной продуктивности шалфея дубравного при искусственном доопылении женских и обоеполюх цветков в 1979 г.

Половая форма	Число учтенных цветков	Число цветков с данным числом эремов				
		0	1	2	3	4
Женская	2233	70 (3.13)	220 (9.86)	517 (23.15)	737 (33.0)	690 (30.86)
Гермафродитная	3364	68 (2.02)	188 (5.59)	555 (16.50)	1142 (33.95)	1411 (41.94)

Интересен и тот факт, что даже при дополнительном нанесении пыльцы ПС у обеих форм не достигает 100%. Видимо, на процесс оплодотворения и завязывания семян влияют и другие факторы, помимо количества и качества попадающей на рыльце пыльцы. Возможной причиной неполного завязывания семян могут быть нарушения в мегаспорогенезе и развитии зародышевых мешков, как это было отмечено при изучении семенной продуктивности некоторых видов *Stachys* L. [Чоркина, Чиботару, Челак, 1996; Чоркина и др., 1996]. Одним из доказательств такого предположения является наличие невыполненных семян, встречающееся у обеих половых форм.

В варианте гейтоногамии семенная продуктивность у обоеполюх цветков оказалась выше, чем при свободном опылении и составила 2.86 эрема на цветок. ПС варьировал от 64.1 до 78.1%. Следовательно, способность завязывать семена при соседственном опылении (форме самоопыления) у разных особей одного вида, хотя и отличается, но

тем не менее, остается высокой. Число цветков, завязавших по 3-4 эрема, даже несколько больше, чем при свободном опылении. Возможно, это связано и с тем обстоятельством, что на рыльце искусственно наносится больше пыльцы, чем при посещении насекомых. Обобщая наши наблюдения, сделаем вывод, что самонесовместимость у ш. дубравного отсутствует, несмотря на то, что в литературе все семейство *Labiatae* относится к самонесовместимым [Nettancourt, 1977]. Очевидно, что соседственное опыление происходит и в природе: в пределах соцветия и тем более всего растения всегда находятся цветки в разных стадиях цветения. Антофильные насекомые, продвигаясь по соцветиям в пределах одной особи, осуществляют не только перекрестное опыление, но и содействуют гейтоногамии. Аналогичную ситуацию мы наблюдали при изучении гейтоногамии у *Salvia stepposa* Shost. [Демьянова, 1980].

Изоляция гермафродитных особей позволила констатировать неспособность обоеполюх цветков

к самоопылению в форме автогамии. ФСП на цветках у исследованных особей не превышала 0.14 эремов, а в среднем составила 0.09 эрема на цветок, что позволяет говорить о почти полном отсутствии автогамии у ш. дубравного. Она не происходит благодаря достаточно хорошо выраженной диогамии у этого вида. Учет семенной продуктивности при изоляции женских особей позволил установить, что из 10 опытных растений 4 вообще не завязали семена, а у остальных процент завязывания семян был чрезвычайно мал и не превысил 1%. В расчете на цветок в среднем завязалось 0.01 эрема, а ПС составила 0.25. На основании этих результатов можно предполагать отсутствие апомиксиса у ш. дубравного и в естественных условиях.

Всхожесть семян определена для двух вариантов скрещивания – свободного опыления (контроль) и гейтоногамии, а также для варианта изоляции женских особей (табл. 7). Выбор этих вариантов был связан со следующими причинами:

- 1) семена, полученные от свободного опыления женских и гермафродитных особей, должны быть идентичными по набору генов таковым, полученным при искусственном опылении. В обоих случаях семена образуются при перекрестном опылении;
- 2) семена, образующиеся при гейтоногамии и при изоляции гермафродитных особей, также можно считать равноценными, так как в обоих случаях они формируются в результате самоопыления.

Таблица 7

Всхожесть семян гермафродитной и женской форм шалфея дубравного при разных вариантах скрещивания

Вариант скрещивания	Половая форма	№ пробы	Число проросших семян					Энергия прорастания	Всхожесть (%)
			3	5	10	15	20		
Свободное опыление	женская	1	69	70	70	70	70	77.7	78.7
		2	85	85	86	86	86		
		3	77	78	80	80	80		
	гермафродитная	1	77	78	78	78	78	72.0	73.0
		2	74	74	77	77	77		
		3	63	64	64	64	64		
Гейтоногамия	гермафродитная	1	84	87	88	88	88	85.3	86.3
		2	89	89	89	89	89		
		3	78	80	82	82	82		

В итоге мы пришли к заключению, что лучшая всхожесть семян свойственна женской форме. У последней энергия прорастания семян также более высокая.

Энергия прорастания и всхожесть семян, полученных при гейтоногамии, оказались несколько выше, чем при свободном опылении. Подобный факт еще раз свидетельствует об отсутствии самонесовместимости у ш. дубравного.

При изоляции женских особей было собрано 45 семян, из которых проросшими оказались только 21. Их всхожесть почти в два раза ниже всхожести семян, полученных при свободном опылении. Этот факт еще раз доказывает ничтожную значимость апомиксиса у ш. дубравного (если он вообще свойствен данному виду). Для решения этого вопроса нужны цитозембриологические исследования.

Необходимо отметить, что всхожесть семян ш. дубравного определена на 10-й день наблюдений. В последующие дни не было обнаружено прорастающих (жизнеспособных) семян. Следовательно, для прорастания семян этого вида при благоприятных условиях требуется не более 10 дней, что может быть учтено при его культивировании в условиях интродукции.

Вес семян женской формы оказался несколько выше, чем у гермафродитной (соответственно 1.076 ± 0.003 и 1.067 ± 0.001 ; $t_d=3$). Меньшая семенная продуктивность женских особей ведет к улучшению качества семян, их выполненности, повышению всхожести. Семена женской формы формируются только в результате перекрестного опыления.

Известно, что семенная продуктивность энтомофильных растений, характеризующаяся половым полиморфизмом, во многом зависит от эффективности посещения цветков антофильными насекомыми разных половых форм [Демьянова, 1990]. Подсчет количества пыльцевых зерен на рыльцах ш. дубравного указал, что насекомые лучше посещают обоеполые цветки, нежели женские (табл. 8). Очевидно, это связано с их лучшей заметностью, более высоким нектаровыделением, что было обнаружено и у других гинодиэцичных видов [Пономарев, Демьянова, 1975; Демьянова, Лыков, Вожакова, 1987; Демьянова, Лыков, Логина, 1989].

Рыльцевая поверхность у женских цветков больше, чем у обоеполых, т.е. воспринимающая пыльцу поверхность выражена лучше. Этот факт

можно интерпретировать как одно из приспособлений у женской формы к перекрестному опылению. К тому же наблюдения за длительностью функционирования рыльца у обеих половых форм в условиях Зауралья показали превосходство женской формы (продолжительность рыльцевой ста-

дии у женских цветков – 2 дня, у гермафродитной – 1 день). Такое различие в экологии цветения можно рассматривать как еще одно приспособление к единственно возможному у них ксеногамному опылению.

Таблица 8

Эффективность посещения цветков шалфея дубравного насекомыми-опылителями в 1979 г. (Зауралье)

Половая форма	Число учтенных цветков	Среднее число пыльцевых зерен на рыльце	td
Женская	100	4.51 ± 0.34	6.6
Гермафродитная	100	9.98 ± 0.76	

II. Наблюдения в Ботаническом саду Пермского университета

1. Длительность цветения гермафродитной и женской форм. Исследования показали, что особи гермафродитной формы зацветают раньше и отцветают позже, чем женские. За период наблюдений в 2007–2008 гг. длительность цветения гермафродитной формы оказалась в 2 раза большее продолжительности цветения женской и составляла около двух месяцев. Длительность цветения генеративных побегов гермафродитной формы также больше женской (соответственно 45 и 30 дней). В течение суток на генеративном побеге гермафродитной формы распускается примерно по 5–7 цветков, а у женских на 2–3 цветка больше, т.е. цветение генеративного побега и всей особи женской формы протекает более энергично. Цветение женских особей вполне укладывается в сроки цветения гермафродитных – доноров пыльцы.

2. Антэкология обоеполюх цветков. В первый день наблюдений около 9 ч длина рыхлого бутона составляет около 6 мм, а ширина – 3 мм. В это время рыльце расположено между тычинками и имеет игловидную форму. Оно находится под верхней губой и занимает примерно 1/3 ее длины. Пыльники вскрываются экстрорзно продольной щелью во всю их длину, но пыльцы в это время еще не видно. Таким образом, у протандричного ш. дубравного вскрывание пыльников наблюдается уже в рыхлом бутоне, хотя пыльца еще не высыпается из пыльников. Ее экспонирование происходит позже, около 11 ч. Можно утверждать, что полное вскрывание пыльников с экспонированием пыльцы отмечено за сутки до раскрытия цветка.

Во второй день наблюдений около 7–10 ч заметно увеличившийся в размерах бутон раскрывается. В это время лопасти рыльца значительно отходят друг от друга, образуя «вилочку», причем более длинной оказывается лопасть, обращенная к нижней губе. Пыльники и рыльце, находящиеся

под верхней губой, не выходят за нее.

Приблизительно к 12 ч рыльце едва заметно (примерно на 1 мм) выставляется за пределы верхней губы. К 15–17 ч оно находится еще в вильчатой стадии, хотя его лопасти значительно раздвинуты и чуть дальше (на 1.5–2 мм) выдвигаются из-под верхней губы.

В третий день наблюдений около 7–9 ч в раскрытом цветке рыльце приобретает якоревидную форму и выносится из-под верхней губы примерно на 2 мм. Пыльники по-прежнему находятся под верхней губой. Позднее, около 13–15 ч, рыльце еще дальше выдвигается наружу – примерно на 3 мм. На четвертый день наблюдений мы фиксировали окончание цветения обоеполюх цветков. В увядающих цветках рыльце продолжает оставаться свежим еще 2–3 ч.

В итоге наших наблюдений за антэкологией обоеполюх цветков мы пришли к следующему заключению. В первый день наблюдений отмечается тычиночная стадия, а во второй день происходит совмещение тычиночной и рыльцевой стадий (примерно около 10 ч). В третий день наблюдений рыльцевая стадия длится до 18 ч, а тычиночная – до 15 ч. Таким образом, у обоеполюх цветков тычиночная стадия продолжается примерно 2.5 сут (54 ч), а рыльцевая более короткая и занимает не более двух сут (46–47 ч). В день распускания цветка и на следующий день наблюдается совмещение рыльцевой и тычиночной стадий. Автогамии препятствует дихогамия и геркогамия (пыльники всегда располагаются ниже рыльца).

3. Антэкология женских цветков. В первый день наблюдений у рыхлых бутонов женских цветков обнаружены игловидные рыльца, выставляющиеся за пределы бутона. Отмечено, что морфологическое проявление рыльцевой стадии весьма неодинаково, как и размеры женских цветков. Последние хорошо различаются даже в стадии бутона. У более крупных бутонов (длина 5 мм) игловидной формы рыльце, находящееся под верхней губой, не выставляется за пределы околоцветника.

Напротив, в более мелких бутонах (длина 3 мм) игловидное рыльце выставляется дальше из закрытого бутона, примерно на 3 мм. Две разные формы женских цветков находятся на разных растениях. Ранее у гинодиэичных видов, в частности у губоцветных, был выявлен лишь один стандарт женских цветков [Демьянова, Титова, 1981].

На второй день наблюдений крупные бутоны раскрываются около 7–8 ч. При этом лопасти рыльца заметно обособляются друг от друга, образуя вилочку, и едва заметно выдвигаются из-под верхней губы на 1–1.5 мм. Более мелкие бутоны также раскрываются, но их лопасти рыльца выносятся дальше, примерно на 5 мм. В дальнейшем отмеченные соотношения между разными по размерам цветками сохраняются и на всем протяжении периода цветения.

В третий день наблюдений в утренние часы (7–9 ч) у более крупных женских цветков рыльце приобретает якоревидную форму и выносится из-под верхней губы на 2–2.5 мм, а у более мелких женских цветков еще дальше – примерно на 6 мм. Таким образом, андростерильные цветки ш. дубравного обладают отчетливо выраженными неодинаковыми размерами и разной степенью проявле-

ния рыльцевой стадии. К началу четвертого дня наблюдений обе формы женских цветков отцветают.

4. Фертильность пыцы. Определение качества пыцы показало ее сравнительно высокую фертильность (табл. 9). Обращает на себя внимание следующее обстоятельство: фертильность пыцы гинодиэичного ш. дубравного подвержена большой изменчивости даже в условиях интродукции, где все особи произрастают в одинаковых условиях. Подобное явление у этого растения было отмечено и ранее [Демьянова, 1982]. Единственной причиной варьирования фертильности пыцы у ш. дубравного мы предполагаем его половой полиморфизм, проявляющийся на цитологическом уровне. Дальнейшее изучение фертильности пыцы в последующие годы подтвердило эту закономерность: фертильность пыцы в засушливом 2010 г. составила 65% (при n=10, варьирование фертильности пыцы было от 20 до 98%), а в более благоприятном по погодным условиям 2012 г. – 72.4 % (n=10, с колебаниями от 6.5 до 93%). В 2013 г. фертильность пыцы составила 72.44% (n=10 с колебаниями от 8.5 до 90.8%.

Таблица 9

Варьирование фертильности пыцы у особей шалфея дубравного в 2007–2008 гг. в условиях интродукции в Пермском крае (Приуралье)

2007 г.										
Порядковый номер растения	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Процент фертильности пыцы	73.59	91.75	87.75	91.48	87.33	84.13	73.12	73.89	77.48	91.16
Средняя фертильность пыцы, %	83.17									
2008 г.										
Порядковый номер растения	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Процент фертильности пыцы	73.5	84.4	70.6	81.6	91.4	72.8	89.4	47.1	38.9	82.2
Средняя фертильность пыцы, %	73.19									

5. Семенная продуктивность шалфея дубравного в Приуралье. В Приуралье семенная продуктивность обоеполюх цветков ш. дубравного оказалась несколько больше, чем у женских (табл. 10). Структура семенной продуктивности (табл. 11) дает основание полагать, что у гермафродитных форм преобладают цветки, содержащие по 3 вы-

полненных эрема, а в женских цветках чаще развиваются по 1–2 эрема. Вероятно, что больший процент образования эремов у обоеполюх цветков достигается не только благодаря их лучшей посещаемости антофильными насекомыми, но и потому, что при неудавшемся перекрестном опылении частичное завязывание семян происходит в результате самоопыления (гейтоногамии).

Таблица 10

Семенная продуктивность женских (Ж) и гермафродитных (Г) форм шалфея дубравного при свободном опылении в 2007–2008 гг. в Пермском крае (Приуралье)

Показатель	Число учтенных единиц	2007 г.			2008 г.		
		Ж	Г	td	Ж	Г	td
Среднее число побегов на особь	50	5.0 ± 0.6	9.1 ± 0.8	4.1	5.8 ± 0.4	6.4 ± 0.5	1.0
Среднее число мутовок на побег	50	25.0 ± 0.23	22.6 ± 0.2	7.7	27.0 ± 0.3	23.3 ± 0.3	9.3
Среднее число цветков в мутовке	50	4.6 ± 0.1	5.3 ± 0.05	2.3	4.8 ± 0.1	5.6 ± 0.2	3.3
Среднее число цветков на побег	50	115.0 ± 2.2	119.8 ± 1.56	1.8	129.6 ± 3.1	130.5 ± 5.4	0.15

Окончание табл. 10

Показатель	Число учтенных единиц	2007 г.			2008 г.		
		ПСП на побег	50	460.0 ± 8.8	479.2 ± 6.2	1.8	518.4 ± 12.56
ФСП на цветок	2000	2.1 ± 0.03	2.4 ± 0.0	6.0	2.0 ± 0.04	2.41 ± 0.04	7.2
ПС на цветок	2000	52.5	60.0	-	50.0	60.3	-
ФСП на побег	2000	241.5 ± 5.7	287.5 ± 6.0	5.5	259.2 ± 8.04	314.5 ± 13.8	3.5

Таблица 11

Структура семенной продуктивности шалфея дубравного при свободном опылении в 2007–2008 гг. в Пермском крае (Приуралье)

Половая форма	Число учтенных цветков	Число цветков с данным числом эремов, абс. (%)				
		0	1	2	3	4
2007 г.						
Женская	2000	1050 (52.5)	280 (14.0)	260 (13.0)	220 (11.0)	190 (9.5)
Гермафродитная	2000	1140 (57.0)	120 (6.0)	210 (10.5)	320 (16.0)	210 (10.5)
2008 г.						
Женская	2000	1030 (51.5)	350 (17.5)	330 (16.5)	170 (8.5)	120 (6.0)
Гермафродитная	2000	1000 (50.0)	90 (4.5)	270 (13.5)	370 (18.5)	270 (13.5)

Наблюдения по этому вопросу были продолжены в 2011 г. Семенная продуктивность при свободном опылении в расчете на цветок оказалась также выше у гермафродитной формы в сравнении с женской (соответственно 2.4 ± 0.04 и 2.1 ± 0.03 ; $t_d=6.0$ при выборке по 1000 цветков той и другой формы). Разница в завязывании семян в расчете на цветок особенно четко проявилась в 2012 г. с большим числом облачных и пасмурных дней в июле и частично в августе, затрудняющих лет насекомых-опылителей. Лучшее завязывание семян обнаружено в обоеполых цветках в сравнении с женскими (соответственно 3.06 ± 0.01 и 1.42 ± 0.01 , при выборке по 1000 цветков обеих форм, $t_d=21.0$).

Заключение

В итоге проведенных наблюдений мы пришли к выводу о вполне возможной интродукции этого полезного растения на Урале. В условиях Приуралья и Зауралья ш. дубравный зимует в открытом грунте, не подмерзает, к качеству почв нетребователен. Размножение семенное, обе половые формы гинодиэичного ш. дубравного регулярно плодоносят. Семена успевают хорошо вызреть, причем у этого вида наблюдается обильный самосев. В обоих пунктах исследования вредители и болезни не замечены. Следом за Е.В. Байковой [1997, 2006], рекомендовавшей это растение в качестве декоративного для лесостепной зоны Западной Сибири, считаем возможным его выращивание и использование как лекарственного и одновременно декоративного растения в интродукции на Урале. Согласно уровням жизненности по шкале Г.Н. Андреева [1974, 1975], растению можно присвоить 5

баллов. Мы рекомендуем это растение для создания пейзажных композиций и групповых посадок в сады и скверы, а любителям-садоводам – для выращивания на грядках как лекарственного растения.

Библиографический список

- Андреев Г.Н. Об уровнях жизненности 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 сибирском ботаническом саду // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. 1997. Вып. 174. С. 14–24.
- Байкова Е.В. Род Шалфей. Морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск: Наука, 2006. 247 с.
- Биология семян / сост. М.Г. Николаева, И.В. Лянгузова, Л.М. Поздова. СПб., 1999. 231 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. Пермь, 1980. С. 106–120.
- Демьянова Е.И. Фертильность пыльцы у гинодиэичных растений // Экология опыления. Пермь, 1982. С. 93–106.

- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 34 с.
- Демьянова Е.И., Лыков В.А., Вожакова А.В. Особенности опыления половых форм цветков у тимьяна Маршалла (*T. marschallianus* Willd.) // Экология опыления. Пермь, 1987. С. 78–89.
- Демьянова Е.И., Лыков В.А., Логинова Е.А. К антоэкологическому изучению тмина обыкновенного (*Carum carvi* L.) // Экология опыления. Пермь, 1989. С. 58–69.
- Демьянова Е.И., Титова А.В. Морфология и размеры цветков разных половых типов у гинодичных растений // Экология опыления растений. Пермь, 1981. С. 8–20.
- Дикорастущие полезные растения России / под ред. А.Л. Буданцева и Е.Е. Лесиовской. СПб.: Изд-во СПХФА. 2001. 663 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 343 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 350 с.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесной растительности. М.: Наука, 1972. 282 с.
- Патудин А.В. О прорастании семян видов рода шалфей // Доклады ТСХА. 1975. Вып. 209. С. 150–155.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с.
- Плохинский Н.Ф. Математические методы в биологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 263 с.
- Победимова Е.Г. Шалфей // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 21. С. 244–363.
- Победимова Е.Г. Шалфей – *Salvia* L. // Флора Европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 173–181.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений. // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Выделение нектара в обоеполюх и женских цветках гинодичных растений // Науч. докл. высш. шк. Биологические науки. 1975. № 9. С. 67–72.
- Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 205 с.
- Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / сост. Р.П. Барыкина и др. М.: Изд-во МГУ, 2004. 311 с.
- Справочник по проращиванию покоящихся семян / сост. М.Г. Николаева, М.В. Разумова, В.Н. Гладкова. Л.: Наука, 1985. 347 с.
- Чоркина Н.Г., Чиботару А.А., Челак В.Р. Микро- и макроспорогенез и оплодотворение у *Stachys sieboldii* Miq. // Проблемы репродуктивной биологии растений: тез. докл. симпозиума. Пермь, 1996. С. 223.
- Чоркина Н.Г. и др. Цветение, опыление и семенная продуктивность у стахиса // Проблемы репродуктивной биологии растений: тез. докл. симпозиума. Пермь, 1996. С. 224.
- Linnert G. Cytologische Grundlagen für Sterilitätserscheinungen in der Gattung *Salvia* // Züchter, 1955. Bd. 25, Hf 7/9. S. 237–241.
- Nettancourt D. de. Incompatibility in Angiosperms. N.Y.: Springer Verlag. 1977. 230 p.

References

- Andreev G.N. [About life levels of introduced plants]. *Botaničeskie issledovanija v Subarktike*. [Botanical investigations in the Subarctic]. Apacity, 1974, pp. 61-70. (In Russ.).
- Andreev G.N. *Introdukcija travjanistyh rastenij v Subarktiku* [Introduction of herbaceous plants in Subarctic region]. Leningrad, Nauka Publ., 1975, 167 p. (In Russ.).
- Baikova E.V. [Introduction of some *Salvia* species in the Central Siberian Botanical Garden]. *Bulleten' Glavnogo botaničeskogo sada*. Iss. 174 (1997): pp. 14-24. (In Russ.).
- Baikova E.V. *Rod shalfej. Morfologija, evoljucija, perspektivy introdukcii* [Salvia genus. Morphology, evolution, possibility of introduction]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2006, 247 p. (In Russ.).
- Nikolayeva M.G., Lyanguzova I.V., Pozdova L.M. *Biologija semjan* [Biology of seeds]. Saint Petersburg, 1999, 231 p. (In Russ.).
- Vaynagii I.V. [Methods of statistical treatment of seed production data on the example of *Potentilla aurea* L.]. *Rastitel'nye resursy* V. 9, Iss. 2 (1973): pp. 287 – 296. (In Russ.).
- Vaynagii I.V. [About methods of study of plant seed production]. *Botaničeskij žurnal* V. 59, N 6 (1974): pp. 825 – 831. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [On seed production of *Salvia stepposa* Shost. after free pollination, and different variants of artificial breeding]. *Ėkologija opylenija* [Ecology of pollination]. Perm, 1980, pp. 106-120. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [Pollen fertility of gynodioecic plants]. *Ėkologija opylenija* [Ecology of pollination]. Perm, 1982, pp. 93-106. (In Russ.).
- Demyanova E.I. *Polovoj polimorfizm cvetkovykh rastenij: avtoref. dissertacii* [Sexual polymorphism of Angiosperms. Ph.D. in biology thesis abstract]. Moscow, 1990. 34 p.
- Demyanova E.I., Titova A.V. [Morphology and sizes of flowers of different sexual types of gynodioecic plants]. *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of pollination of plants]. Perm, 1981, pp. 8-20. (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., Lykov V.A., Loginova E.A. [In addition to anthecological study of *Carum carvi* L.

- during introduction]. *Ėkologija opylenija* [Ecology of pollination]. Perm, 1985, pp. 58-69 (In Russ.).
- Budancev A.L., Leviovskaya E.E., eds. *Dikorastušije poleznyje rastenija Rossii* [Wild useful plants of Russia]. Saint Petersburg, SPCPA Publ., 2001, 663 p. (In Russ.).
- Lakin G.F. *Biometrija* [Biometry]. Moscow, Vysshaja Shkola Publ., 1973, 343 p. (In Russ.).
- Lakin G.F. *Biometrija* [Biometry]. Moscow, Vysshaja Shkola Publ., 1990, 351 p. (In Russ.).
- Mamaev S.A. *Formy vnutrividovoj izmenčivosti drevnesnoj rastitel'nosti* [Forms of intraspecies variability of arboreal vegetation]. Moscow, Nauka Publ., 1972, 282 p. (In Russ.).
- Patudin A.V. [About seed germination of *Salvia* species]. *Doklady TSHA*, Is. 209 (1975): pp. 155-156. (In Russ.).
- Pausheva Z.P. *Praktikum po citologii rastenij* [Practicum in plant cytology]. Moscow, Kolos Publ., 1974, 288 p. (In Russ.).
- Plohinskii N.F. *Matematičeskie metody v biologii* [Mathematical Methods in Biology]. Moscow, MGU Publ., 1978, 263 p. (In Russ.).
- Pobedimova E.G. [Lamiaceae]. *Flora SSSR, T. 21* [Flora of the USSR. V. 21]. Moscow, Leningrad, AN USSR Publ., 1954, pp. 244-363 (In Russ.).
- Pobedimova E.G. [*Salvia* L.]. *Flora Evropejskoj časti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1978, pp. 173-181 (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. [Excretion of nectar in dioecic and female flowers of gynodioecic plants] *Naučnye doklady vyssšej školy. Biologičeskie nauki*. N 9 (1975): pp. 67-72. (In Russ.).
- Prosina M.N. *Botaničeskaja mikrotehnika* [Botanical material processing]. Moscow, Vysshaja shkola Publ., 1960, 205 p. (In Russ.).
- Spravočnik po prorašivaniju pokojašichsja semjan* [Handbook of dormant seeds germination]. Leningrad, Nauka Publ., 1985, 346 p. (In Russ.).
- Spravočnik po botaničeskoi mikrotehnike. Osnovy i metody*. [Handbook of botanical material processing. Bases and Methods]. Moscow, MSU Publ., 2004, 311 p. (In Russ.).
- Chorkina N.G., Chibotaru A.A., Chelak V.P. [Micro- and macrosporogenesis and fertilization in *Stachys sieboldii* Miq.]. *Problemy reproduktivnoj biologii rastenij* [Problems of plant reproductive biology. Abstracts]. Perm, 1996, pp. 223-224. (In Russ.).
- Chorkina N.G., Chibotaru A.A., Chelak V.P., Marinisku M.F. [Flowering, pollination and seed production of *Stachys*]. *Problemy reproduktivnoj biologii rastenij* [Problems of plant reproductive biology. Abstracts]. Perm, 1996, pp. 224-226. (In Russ.).
- Linnert G. Cytologische Grundlagen für Sterilitätserscheinungen in der Gattung *Salvia*. *Züchter*, 1955, Bd. 25, Hf 7/9, pp. 237-241.
- Nettancourt D. de. *Incompatibility in Angiosperms*. New York, Springer Publ., 1977, 230 p.

Поступила в редакцию 08.02.2017

Об авторе

Демьянова Евгения Ивановна, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
ORCID: 0000-0003-4829-053X
 614990, Пермь, ул. Букирева, 15;
 OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396229

About the author

Demyanova Evgenija Ivanovna, doctor of biology, professor of the Department of botany and plant genetics
 Perm State University
ORCID: 0000-0003-4829-053X
 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990;
 OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396229