

УДК 581.162

DOI: 10.17072/1994-9952-2018-1-8-15.

Е. И. Демьянова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

АНТЭКОЛОГИЯ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ВИДОВ *LAMIUM L.* (*LAMIACEAE*), ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ НА УРАЛЕ

У видов *Lamium L.* (*L. album L.*, *L. maculatum L.*, *L. purpureum L.*, *Lamiaceae*), встречающихся на Урале, изучены антэкологические особенности и семенная продуктивность. Наблюдения проведены в естественных условиях и в интродукции. Антэкологические особенности изученных видов имеют много общего. Всем им присущ длительный период цветения в течение вегетационного сезона. Цветки слабо протандричны, а не гомогамны, как считалось ранее. Они проходят идентичные стадии от раскрытия цветков до их завядания. Цветки разных видов отличаются по длительности тычиночной и пестичной фаз цветения и продолжительности их совмещения, что облегчает возможность самоопыления в форме автогамии или гейтоногамии. Они совмещают перекрестное опыление и самоопыление. Большую предрасположенность к самоопылению имеет *L. purpureum*. Цветки всех изученных видов опыляются только длиннохоботными насекомыми. Семенная продуктивность достаточно высокая. Снижение семенной продуктивности наблюдалось как в засушливые сезоны, так и в сезоны с пасмурной и дождливой погодой, причем в последнем случае оно проявлялось сильнее. Такие погодные условия препятствуют активному посещению насекомых-опылителей.

Ключевые слова: *Lamiaceae*; антэкологические особенности; семенная продуктивность.

E. I. Demyanova

Perm State University, Perm, Russian Federation

ANTHECOLOGY AND SEED PRODUCTION OF THE URAL SPECIES OF *LAMIUM L.* (*LAMIACEAE*)

We studied anthecological features and seed production of the Ural species of *Lamium L.* (*L. album L.*, *L. maculatum L.*, *L. purpureum L.*, *Lamiaceae*). Observations were carried out in natural conditions and introduction. Anthecological features of the studied species have much in common. All of them have long flowering period during vegetation season. Floweres are protandrous to a small degree, but they are not homogamic as it was considered to be. They had identical stages from the opening of the flowers till wilting. Flowers of different species have different lengths of staminate and pistil phases and flowering and the durations of their overlapping, that facilitates the chance of self pollination in the form of autogamy or heitonogamy. They have both cross and self pollination. *L. purpureum* has the greater predisposition to the self pollination than other species. Flowers of all studied species are pollinated only by long-proboscis insects. Seed production is high. The decrease of seed production was observed only in seasons with cloudy and rainy weather, that obstructed the active visits of insects-pollinators. The decrease of seed production in such seasons was greater than in dry seasons.

Key words: *Lamiaceae*; anthecological features; seed production.

Семейство губоцветные характеризуется неоднородностью по целому ряду признаков, одним из которых и наиболее важным является наличие в его пределах одновременно 2- и 3-х клеточных зрелых пыльцевых зёрен. Как известно, за редким исключением, семейства цветковых обладают вполне определенным типом зрелой пыльцы. На гетероморфность губоцветных указывали многие исследователи, оперируя и

другими признаками, о чем мы писали ранее [Демьянова, 1981].

Дополнительным доказательством существования двух естественных групп в семействе губоцветные, безусловно, является глубокая половая дифференциация, обнаруженная нами у таксонов с трёхклеточной шестибороздной пыльцой [Демьянова, 1981, 1985, 1990]. Многолетние исследования по половой струк-

туре популяций представителей губоцветных, проведенные в различных ботанико-географических районах [Пономарёв, Демьянова, 1975; Демьянова, Пономарёв, 1979; Демьянова, 1990], позволили обнаружить приуроченность гинодизии (женской двудомности) к таксонам с трёхклеточной шестибороздной пыльцой (ЗК6Б) и почти ее полное отсутствие у губоцветных с двухклеточной трёхбороздной пыльцой (2КЗБ). У последних, кроме обоеполюх особей, изредка отмечаются гиномоноэцичные растения и, как исключение, женские особи [Демьянова, 2017]. По нашему мнению, достаточно четкая связь гинодизии с ЗК6Б пыльцой не является случайной. Повидимому, разделение на половые типы в большей степени свойственно наиболее продвинутым в эволюционном отношении губоцветным по сравнению с более примитивными таксонами, обладающими только обоеполюми цветками. В семействе губоцветные род *Lamium L.* – яснотка – относится к растениям с 2КЗБ пыльцой.

Согласно литературным сведениям цветки ясноток гомогамны [Knuth, 1899; Kugler, 1970]. По мнению Р. Fryxell (1957), яснотка белая возможно сочетает перекрестное опыление с самоопылением, а я. пурпуровая является самоопылителем. По взглядам К. Фегри и Л. Пэйла (1982), самонесовместимость у губоцветных выражена слабо. Апомиксис у видов этого рода не обнаружен [Камелина, 2009].

Ранее нами изучены антэкологические особенности *L. amplexicaule L.*, отличительной чертой которой является постоянное наличие клейстогамных цветков [Демьянова, Ворохошко, 2015]. Рассмотрены особенности проявления клейстогамии у яснотки стеблеобъемлющей в Пермском крае.

Яснотки характеризуются широким ареалом [Горшкова, 1956]. В Пермском крае исследуемые виды произрастают в лесах, на опушках, среди кустарников, вдоль дорог, у жилья [Иллюстрированный..., 2007]. Для видов *Lamium L.* характерна внутривидовая изменчивость, носящая чаще всего эколого-морфологический характер [Русских, 2009].

Виды этого рода являются ресурсными растениями. Яснотки содержат иридоиды, терпеноиды, алкалоиды, сапонины и другие вещества, а их семена (эремы) богаты жирными маслами [Дикорастущие..., 2001]. Многие из них являются лекарственными растениями, листья и цветки которых обладают терапевтическим действием. Они используются как ранозаживляющее средство, при болезнях почек и мочевыводящих путей, при лечении пищеварительной, нервной, эндокринной систем, болезней крови, новообразований и др. [Дикорастущие..., 2001]. Многие из них являются отличными медоносами [Глухов, 1974; Кучеров, Сираева, 1980; Пельменев, 1985 и др.].

Организация и методика исследований

Объектом исследования явились *Lamium album L.*, *L. maculatum L.*, *L. purpureum L.* Наблюдения

проведены в естественных местообитаниях в Нытвенском р-не Пермского края и в Учебном ботаническом саду Пермского государственного национального исследовательского университета в 2005–2010 и 2016–2017 гг. *L. purpureum* изучалась только в ботаническом саду, поскольку она не была встречена в Нытвенском р-не.

При антэкологических исследованиях нами использована методика А.Н. Пономарёва [1960]. Целью данных наблюдений являлось определение длительности тычиночной и пестичной стадий, установление фазы, при которой наиболее вероятно перекрестное опыление и стадии возможного самоопыления. Для определения вероятности самоопыления в форме автогамии проведена изоляция соцветий, находившихся под изолятором до завязывания семян.

Определение фертильности пыльцы производилось методом микроскопирования в ацетокармине [Паушева, 1974; Справочник..., 2004] в период массового цветения.

Семенная продуктивность изучалась согласно указаниям Т.А. Работнова [1960] и И.В. Вайнагия [1973, 1974]. У тех растений, где количество семянпочек детерминировано статистически, за элементарную единицу принимают цветок или плод. К таковым относятся и губоцветные [Вайнагий, 1973]. При изучении семенной продуктивности в расчете на один генеративный побег использовали по 15–20 побегов, взятых от разных особей. При этом на избранных побегах вычислялось среднее число мутовок, причем у 50 мутовок определялось среднее число цветков в мутовке. В последнем случае использовались лишь мутовки из средней части генеративного побега, поскольку число цветков в них уменьшается вверх по стеблю. Эти данные применялись для определения потенциальной семенной продуктивности (ПСП) и реальной семенной продуктивности (РСП) в расчете на один генеративный побег. Кроме потенциальной и реальной семенной продуктивности определялся показатель ПС (процент семянпочек, развившихся в семена). По мнению И.В. Вайнагия [1973], этот признак свидетельствует о степени соответствия между потребностями популяции вида и условиями его обитания. В наших целях ПС может быть использован для суждения об успешности опыления и завязывания семян. Таким образом, нами изучена семенная продуктивность в расчете и на цветок, и на особь

Во все годы наблюдений применялись разные выборки (от 200 до 2 050 плодов) для определения семенной продуктивности в расчете на один цветок и установления структуры семенной продуктивности. Семена (эремы) подсчитывались в стадии восковой спелости во избежание их возможной потери при полном созревании плодов. Важно, что к это-

му времени нормально сформированные семена хорошо отличаются от недоразвитых мелких и шуплых невыполненных семян. Последние также учитывались, поскольку их появление, согласно И.В. Вайнагию [1974], связано с ухудшением условий существования. Весь собранный материал по семенной продуктивности обработан методами вариационной статистики [Лакин, 1990]. Данные о метеоусловиях заимствованы на сайте «Гисметео» [www.gismeteo.ru].

Результаты и их обсуждение

1. Антэкологические особенности исследованных видов *Lamium L.*

Антэкологические особенности изученных видов имеют много общего. Всем им присущ длительный период цветения в течение вегетационного сезона – с половины мая до конца августа, а при обеспеченном увлажнении и достаточно теплой погоде в осеннее время (например, в 2017 г.) до половины октября. Раскрывание цветков у них осуществляется с 7 до 9 ч. (в зависимости от погодных условий). В пасмурные дни распускание цветков несколько задерживается и параллельно уменьшается число распускающихся цветков в пределах генеративного побега. Цветки исследуемых растений слабо протандричны, а не гомогамны, как считалось ранее [Knuth, 1899; Kugler, 1970]. Они проходили идентичные стадии от раскрывания цветков, до их завядания. Цветки изученных видов имеют приблизительно одинаковую фертильность пыльцы в разные годы наблюдений, но отличаются по длительности тычиночной и пестичной фаз цветения и продолжительности их соцветия, что облегчает (но не гарантирует!) возможность самоопыления в форме автогамии или гейтоногамии.

Нектарник у них представлен диском, расположенным на нижней части завязи. Он имеет четыре зубца, чередующихся с лопастями завязи. Из-за глубоко спрятанного нектара [Карташова, 1965] на цветках указанных видов среди насекомых-опылителей нами отмечены шмели, длиннохоботные пчелы, осы и бабочки. Ранее на специфичность опылителей видов *Lamium L.* указывали М. Proctor и Р. Уео [1972]. В прохладные и пасмурные дни активность насекомых-опылителей бывает слабой. Наиболее интенсивное посещение насекомыми цветков разных видов *Lamium L.* отмечено в пестичную стадию, обычно на второй день цветения. Ранее подобное предпочтение опылителями этой стадии цветения зарегистрировано Н.Н. Карташовой [1957] у различных видов из разных семейств цветковых растений.

Следует отметить, что для изученных видов характерно присутствие на одном растении, генера-

тивном побеге и даже в пределах одной мутовки разновозрастных цветков, находящихся в стадии бутонизации, цветения и даже созревания семян.

Обратимся к конкретным примерам. Так, цветки **яснотки белой**, находившиеся в стадии рыхлого бутона, в течение часа полностью раскрываются к 8–9 ч. Пыльники к этому времени уже вскрыты или (реже) открываются при распускании цветка. К этому моменту рыльце имеет вильчатую форму с неравными лопастями. При этом длинная лопасть рыльца располагается между пыльниками длинных (передних) тычинок, а короткая лопасть находится между пыльниками коротких (задних) тычинок. Тычинки в это время скученные, находятся в тесной близости друг к другу, изогнуты внутрь цветка и сдвинуты к верхней губе. На данной стадии цветения кажется возможным самоопыление в форме контактной автогамии. Однако в эту стадию при микроскопировании выявлена гладкая, почти лишенная сосочков поверхность рыльца и отсутствие на ней прорастающих пыльцевых зёрен. Хорошо выраженная сосочковая поверхность рыльца обнаруживается позднее – спустя 2–3 ч. после раскрывания цветков. В это время автогамия становится вполне возможной. По нашему мнению, цветки яснотки белой, как и других изученных видов, слабо протандричны, а не гомогамны, как считалось ранее. По мере развития цветка тычинки начинают расходиться в стороны и выставляются из-под верхней губы. При этом рыльце оказывается полностью лишенным контакта с пыльниками. В это время геркогамия (пространственное разделение генеративных органов) исключает возможность автогамии, которая могла быть вероятной на ранних стадиях распускания цветка. У яснотки белой одновременно цветут 3 (реже 2) мутовки, каждая из которых содержит по 3–7 синхронно раскрытых цветков, что повышает вероятность самоопыления в форме гейтоногамии при посещении нектароносных цветков этого растения.

Во второй день цветения в пыльниках остается незначительное количество пыльцы. Подобное положение является доказательством невозможности самоопыления в форме автогамии на более поздних стадиях развития цветка. Напротив, перекрестное опыление в раскрытом цветке возможно во все стадии цветения, кроме той, когда начинает засыхать нижняя губа венчика, что затрудняет посадку насекомых-опылителей. Пыльца всегда переносится на спинке опылителя. Высыпание пыльцы на спинку насекомого облегчает присутствие на поверхности нектарников длинных железистых волосков, обращенных вниз, за которые задевает насекомое, и встряхивает при этом пыльники.

Продолжительность тычиночной и пестичной стадий цветения у яснотки белой в зависимости от погодных условий составляет соответственно при-

мерно 39 и 96–120 ч., а длительность совмещения этих стадий равняется примерно 27 ч. Продолжительность жизни цветков яснотки белой составляет около 5–6 сут.

Функционирование цветков **яснотки крапчатой** протекает в более сжатые сроки: тычиночная и пестичная стадии соответственно равны 21 и 48–60 ч., а продолжительность их совмещения 7–9 ч. Что касается длительности жизни цветков, то она составляет примерно 3–4 дня. Самоопыление и перекрестное опыление возможны в те же стадии цветения, что и у яснотки белой.

У **яснотки пурпурной** в сравнении с предыдущими видами короче тычиночная и пестичная стадии: соответственно 7 и 18 ч., а продолжительность их совмещения составляет около 5–6 ч. Длительность жизни цветков равна примерно 1–1.5 сут. (в жаркую и сухую погоду) и до 2 сут. (в теплую и влажную). Рыльце, как и у предыдущих видов, некоторое время остается жизнеспособным даже после завядания нижней губы, служащей местом посадки опылителей.

Таким образом, большей длительностью функционирования цветков характеризуется яснотка белая, а наиболее короткой – я. пурпурная. У по-

следней, как и у других видов *Lamium L.*, контактная автогамия возможна лишь в ограниченное время при раскрытии цветков. В дальнейшем развитии цветка контактной автогамии препятствует гермогамия, но она не исключает в данном случае гейтогамию.

2. Фертильность пыльцы исследованных видов *Lamium L.*

Многолетние наблюдения свидетельствуют о значительных колебаниях фертильности пыльцы в разные годы исследований (табл. 1). Так, за семилетний период наблюдений диапазон колебаний этого признака у яснотки белой составлял от 46.5 до 86.3%, у я. крапчатой за шестилетний период исследований – от 70.2 до 95.2%, а у я. пурпурной за четырехлетний период наблюдений – 71.1 до 91.5%. Обобщая полученные результаты, можно свидетельствовать о высокой фертильности пыльцы в популяциях уральских ясноток. Снижение этого показателя отмечалось только в засушливые 2010 и 2016 гг.

Таблица 1

Фертильность пыльцы видов *Lamium L.* в разные годы исследований в Пермском крае

Название растения	Год исследования	Выборка, n цветков	Лимиты	Средняя фертильность пыльцы, %
<i>L. album</i>	2007	20	58.4 – 83.5	73.1
	2008	20	47.4 – 95.3	46.5
	2009	20	44.0 – 82.5	70.1
	2010	20	25.5 – 95.7	63.0
	2011	25	65.1 – 99.6	86.3
	2016	20	45.2 – 81.3	71.4
	2017	20	59.4 – 94.3	83.4
<i>L. maculatum</i>	2008	20	90.8 – 98.4	95.2
	2010	20	20.0 – 95.3	83.8
	2011	25	86.8 – 96.8	93.4
	2012	20	83.4 – 94.2	91.6
	2016	20	53.2 – 82.1	70.2
	2017	20	59.8 – 94.6	78.1
<i>L. purpureum</i>	2010	20	46.7 – 95.1	71.1
	2011	20	68.4 – 99.4	91.5
	2016	20	58.2 – 87.6	75.3
	2017	20	57.1 – 93.1	85.1

3. Семенная продуктивность изученных видов *Lamium L.*

Многолетние исследования показали, что у них семенная продуктивность, как и других растений, колеблется в больших пределах в зависимости от влияния абиотических и биотических факторов. К абиотическим факторам, как известно, прежде всего, относят метеорологические условия, характер

почв, освещенность и др. При этом едва ли не главную роль играют погодные условия, приходящиеся на такие фенофазы, как цветение и формирование семян. Они оказывают воздействие не только на жизненные процессы, но и у энтомофильных растений регулируют активность насекомых-опылителей, что непосредственно сказывается на результативности завязывания семян.

Наши наблюдения свидетельствуют, что у них семенная продуктивность в пасмурные и дождливые сезоны (например, в 2017 г.) снижается в большей степени, чем в засушливые 2010 и 2016 гг., неблагоприятные для жизнедеятельности растений. Такую единодушную реакцию продемонстрировали все три вида уральских ясноток.

Наиболее подробные исследования коснулись *L. album* (табл. 2). Особый интерес представляют показатели семенной продуктивности, полученные в экстремальные по погодным условиям годы.

Рассмотрим детальнее погодные условия в летние сезоны указанных годов. В июле-августе 2010 г. в дневные часы преобладала ясная и малооблачная погода с высокими температурами (24–32°C). Только 3 дня (в августе) оказались дождливыми. В июле-августе 2016 г. также наблюдалась ясная или малооб-

лачная погода. За оба месяца лишь трижды во второй половине дня наблюдались кратковременные дожди. Напротив, в июле-августе 2017 г. преобладала пасмурная и облачная погода, нередко сопровождаемая дождями. На ясную солнечную погоду за оба месяца пришлось 5 дней. Показатели семенной продуктивности оказались самыми низкими в засушливые 2010 и 2016 гг., неблагоприятные для жизнедеятельности растений, и в очень влажный летний сезон 2017 г. Более того, в последнем случае выявлено более значительное снижение семенной продуктивности даже по сравнению с засушливыми 2010 и 2016 гг. Подобное обстоятельство мы увязываем со слабой активностью насекомых-опылителей. Подобное снижение семенной продуктивности мы наблюдали и у *L. maculatum*.

Таблица 2

Семенная продуктивность уральских видов *Lamium* L. в расчете на 1 цветок (плод) в разные годы исследования

Год исследования	2005	2007	2008	2009	2010	2016	2017
<i>Lamium album</i>							
Выборка, шт	1000	1000	1000	500	510	300	550
Показатели	3.92 ± 0.003	3.8 ± 0.01	3.96 ± 0.01	3.90 ± 0.02	3.92 ± 0.01	1.44 ± 0.02	1.52 ± 0.01
<i>Lamium maculatum</i>							
Выборка, шт	-	1000	1000	-	500	200	500
Показатели	-	3.7 ± 0.07	3.92 ± 0.004	-	3.8 ± 0.02	3.29 ± 0.01	1.09 ± 0.01
<i>Lamium purpureum</i>							
Выборка, шт	300	-	-	-	500	300	300
Показатели	3.95 ± 0.01	-	-	-	3.99 ± 0.01	3.41 ± 0.01	2.6 ± 0.01

Меньшая зависимость от погодных условий обнаружена у *L. purpureum*: в засушливый 2010 г. семенная продуктивность в расчете на цветок была такой же высокой, как и в сравнительно благополучный по погодным условиям 2005 г. Тем не менее, в дождливый летний сезон 2017 г. семенная продуктивность этого растения снизилась из-за слабой посещаемости цветков опылителями.

Высказанное предположение о снижении семен-

ной продуктивности в крайне засушливые и чрезмерно влажные в летний период годы демонстрирует и табл. 3: завязывание плодов с 4 эремами (максимально возможное у губоцветных) снижается в такие неблагоприятные сезоны, а количество цветков, не завязавших ни одного эрема, напротив, увеличивается. Параллельно увеличивается и число невыполненных неполноценных семян.

Таблица 3

Структура семенной продуктивности видов *Lamium* L. в разные годы исследований в Пермском крае

Название растения	Год наблюдений	Выборка, n цветков	Эремов в одном цветке (плоде)				
			0	1	2	3	4
Количество цветков, давших указанное число эремов, шт (%)							
<i>L. album</i>	1995	250	6 (2.4)	5 (2.0)	12 (4.8)	1 (0.4)	226 (90.4)
	2005	1000	10 (1.0)	2 (0.2)	8 (0.8)	17 (1.7)	963 (96.3)
	2007	1000	9 (0.9)	16 (1.6)	21 (2.1)	130 (13.0)	824 (82.4)
	2008	1000	3 (0.3)	10 (1.0)	16 (1.6)	118 (11.8)	853 (85.3)
	2016	300	130 (43.3)	56 (18.7)	30 (10.0)	21 (7.0)	63 (21.0)
	2017	550	245 (44.6)	74 (13.5)	58 (10.6)	48 (8.7)	125 (22.7)
<i>L. maculatum</i>	2007	1000	3 (0.3)	3 (0.3)	21 (2.1)	134 (13.4)	839 (83.9)
	2008	1000	11 (1.1)	15 (1.5)	40 (4.0)	141 (14.1)	793 (79.3)
	2011	500	72 (14.4)	11 (2.2)	0	0	417 (83.4)
	2016	200	24 (12.0)	2 (1.0)	11 (5.5)	18 (9.0)	145 (72.5)
	2017	500	337 (67.4)	21 (4.2)	12 (2.4)	18 (3.6)	112 (22.4)

Окончание табл. 3

Название растения	Год наблюдений	Выборка, n цветков	Эремов в одном цветке (плоде)				
			0	1	2	3	4
			Количество цветков, давших указанное число эремов, шт (%)				
<i>L. purpureum</i>	2005	300	1 (0.3)	1 (0.3)	3 (1.0)	3 (1.0)	292 (97.3)
	2010	300	44 (14.7)	0	0	0	256 (85.3)
	2017	300	99 (33.0)	0	4 (1.3)	15 (5.0)	182 (60.7)

Тем не менее, следует отметить, что в расчете на один генеративный побег (обычно их несколько!) во все годы наблюдений (табл. 4), разные по своим метеорологическим условиям, семенная

продуктивность видов яснотки на Урале достаточно высокая. Об успешности завязывания семян у изученных видов свидетельствует и такой важный показатель, как ПС (табл. 4).

Таблица 4

Элементы семенной продуктивности уральских видов *Lamium L.* в разные годы исследований в Пермском крае

Показатель	Год исследования					
	2005	2009	2010	2005	2010	2010
	<i>L. album</i>			<i>L. maculatum</i>		<i>L. purpureum</i>
Мутовок на генеративный побег	6.40 ± 0.28	7.4 ± 0.4	6.9 ± 0.3	5.42 ± 0.27	4.6 ± 0.2	6.5 ± 0.2
Цветков в мутовке	15.14 ± 0.26	12.7 ± 0.1	13.0 ± 0.1	11.59 ± 0.63	10.03 ± 0.1	11.0 ± 0.1
Цветков на генеративном побеге	96.89 ± 4.53	93.98 ± 5.13	89.7 ± 3.95	62.82 ± 4.64	46.14 ± 2.06	71.5 ± 2.29
ПСП на цветок	4 ± 0	4 ± 0	4 ± 0	4 ± 0	4 ± 0	4 ± 0
ПСП на генеративный побег	387.58 ± 18.2	375.92 ± 20.16	358.8 ± 21.32	251.14 ± 17.64	185.7 ± 13.05	286.1 ± 14.1
РСП на цветок	3.92 ± 0.003	3.90 ± 0.02	3.92 ± 0.01	3.95 ± 0.012	3.99 ± 0.01	3.8 ± 0.02
РСП на генеративный побег	379.80 ± 16.98	366.52 ± 20.16	351.6 ± 15.5	248.14 ± 18.36	184.1 ± 8.23	271.7 ± 8.69
ПС на цветок, %	98.0	97.5	98.0	98.8	99.8	95.0
ПС на генеративный побег	9.0	97.5	97.5	99.0	97.5	97.5

При изоляции генеративных побегов я. белой и я. крапчатой мы не обнаружили завязывания семян. Можно предположить, что в условиях изоляции этому препятствует слабая протандричность в начальной стадии цветения и быстро нарастающая гермогамия. В естественных условиях самоопылению в форме автогамии и гейтоногамии могут способствовать насекомые-опылители, активно посещающие нектароносные цветки этих видов. У я. пурпурной при изоляции наблюдается слабое завязывание семян. Для достоверного изучения систем скрещивания в роде *Lamium L.* нужны дополнительные наблюдения и специальные методики исследования.

Заключение

Изученные виды близки по антэкологическим особенностям. Их цветки слабо протандричны, а не гомогамны, как считалось ранее. Цветкам свойственна высокая фертильность пыльцы. Семенная продуктивность, наблюдающаяся в разные годы,

вне зависимости от метеорологических условий в целом достаточно высокая, способная эффективно осуществлять семенное размножение этих видов. Значительное снижение семенной продуктивности наблюдалось лишь в сезоны с пасмурной и дождливой погодой, совпадающей с цветением и опылением, и препятствующей активному посещению насекомыми энтомофильных цветков изученных видов. Снижение показателей семенной продуктивности в такие сезоны проявлялось даже сильнее, чем в засушливые.

Библиографический список

- 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.

- Глухов М.М. Медоносные растения. М.: Колос, 1974. 303 с.
- Горшкова С.Г. Род Яснотка – *Lamium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 21. С. 124–138.
- Демьянова Е.И. Об особенностях распространения гинодиэзии в семействе Губоцветных // Биологические науки. 1981. № 9. С. 69–73.
- Демьянова Е.И. Распространение гинодиэзии у цветковых растений // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 34 с.
- Демьянова Е.И. Половая структура популяций и семенная продуктивность *Stachys palustris* L. s.l. на Урале // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2017. Вып. 1. С. 1–9.
- Демьянова Е.И., Пономарёв А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Ботанический журнал. 1979. Т. 64, № 7. С. 1017–1024.
- Дикорастущие полезные растения России / под ред. А.Л. Буданцева и Е.Е. Лесиовской. СПб.: Изд-во СПХФА, 2001. 662 с.
- Иллюстрированный определитель растений Пермского края / под ред. С.А. Овеснова. Пермь: Кн.мир, 2007. 740 с.
- Камелина О.П. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул: Artika, 2009. С. 468–470.
- Карташова Н.Н. О зависимости нектаровыделения от фаз развития цветка некоторых растений // Труды Томского ун-та. 1957. Т. 114. С. 56–62.
- Карташова Н.Н. Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1965. 194 с.
- Кучеров Е.В., Сираева С.М. Медоносные растения Башкирии. М.: Наука, 1980. 128 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 351 с.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с.
- Пельменев В.К. Медоносные растения. М.: Россельхозиздат, 1985. 144 с.
- Пономарёв А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.
- Пономарёв А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодиэзии у растений // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 1. С. 3–15.
- Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 20–40.
- Русских И.В. Эколого-биологические особенности представителей родов *Lamium* L. и *Stachys* L. (*Lamiaceae*) северо-западного Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 2009. 24 с.
- 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.
- Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23, № 3. P. 135–233.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. *Lamium* Tourn. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. Bd. 2, T. 2. S. 256–261.
- Kugler H. Blütenökologie. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 1970. 345 S.
- Proctor M., Yeo P. The pollination of flowers. New York: Taplinger Publishing Company, 1972. 418 p.

References

- 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.).
- Gluhov M.M. *Medonosnye rastenija* [Melliferous plants] Moscow, Kolos Publ., 1974, 303 p. (In Russ.).
- Gorshkova S.G. [*Lamium* L. generum]. *Flora SSSR* [Flora USSR]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1954, V. 21, pp. 124-138. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [About the features of the extent of gynodioecy in Lamiaceae] *Naučnye doklady vysshej školy. Biologičeskie nauki*. N 9 (1981): pp 69-73. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [The extent of gynodioecy in Angiosperms]. *Botaničeskij žurnal*. V. 70, N 10 (1985): pp. 1289-1301. (In Russ.).
- Demyanova E.I. *Polovoj polimorfizm cvetkovych rastenij. Avtoref. dis.* [Sexual polymorphism of Angiosperms.] Ph.D. in biology thesis abstract. Moscow, 1990, 34 p.
- Demyanova E.I. [The sex structure of populations and seed productivity of *Stachys palustris* L. s.l. in the Urals]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 1 (2017): pp. 1-9. (In Russ.).
- Demyanova E.I., Ponomarev A.N. [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.).
- Budancev A.L., Leviovskaya E.E., eds. *Dikorastušie poleznye rastenija Rossii* [Wild useful plants of Russia]. St-Peterburg, SPCPA Publ., 2001, 663 p. (In Russ.).
- Ovesnov S.A., ed. *Illjustrirovannyj opreditel' rastenij Permskogo kraja* [Illustrated Key of Plants of

- Perm Region]. Perm, Knizhnyi Mir Publ., 2007. 742 p. (In Russ.).
- Kamelina O.P. *Sravnitel'naja ėmbriologija cvetkovykh rastenij. Dvudol'nye* [Systematic embryology of Angiosperms. Magnoliopsida]. Barnaul, Arctica, 2009, pp. 468–470. (In Russ.).
- Kartashova N.N. [About dependence of nectar production on the phases of flower development of some species]. *Trudy Tomskogo Universiteta*. V. 114 (1957): pp. 56–63. (In Russ.).
- Kartashova N.N. *Stroenie i funkcija nektarnikov cvetka dvudol'nykh rastenij* [Structure and function of Magnoliopsida flower nectaries]. Tomsk, 1965, 192 p. (In Russ.).
- Kucherov E.V., Siraeva S.M. *Medonosnye rastenija Baškirii* [Melliferous plants of Bashkortostan]. Moscow, Nauka Publ., 1980, 128 p. (In Russ.).
- Lakin G.F. *Biometrija* [Biometry]. Moscow, Vysshaja Shkola Publ., 1990, 351 p. (In Russ.).
- Pausheva Z.P. *Praktikum po citologii rastenij* [Practicum in plant cytology]. Moscow, Kolos Publ., 1974, 288 p. (In Russ.).
- Pelmenev V.K. *Medonosnye rastenija* [Melliferous plants]. Moscow, Rossel'hozizdat Publ., 1985, 144 p. (In Russ.).
- Ponomarev A.N. [Study of flowering and pollination of plants]. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1960, V. 2, pp. 9–19. (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. [In addition to study of gynodioecy of plants]. *Botaničeskij žurnal*. V. 60. N 1 (1975): pp. 3–15. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. [Methods of study of seed reproduction of herbaceous plants in populations]. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1960, V. 2, pp. 20–40. (In Russ.).
- Russkih I.V. *Ėcologo-biologičeskie osobennosti predstavitelej rodov Lamium L. i Stachys L. (Lamiaceae) severo-zapadnogo Kavkaza. Avtoref. diss.* [Ecological and biological features of species of *Lamium L.* and *Stachys L.* in northern-west of Caucasus. Abstract Cand. Diss.] Krasnodar, 2009, 24 p. (In Russ.).
- Spravočnik po botaničeskoj mikrotechnike. Osnovy i metody.* [Handbook of botanical material processing. Bases and Methods]. Moscow, MSU Publ., 2004, 311 p. (In Russ.).
- Fagri K., Pijl L. van der *Osnovy ėkologii opylenija* [The principles of Pollination Ecology.] M.: Mir Publ., 1982, 377 p. (In Russ.).
- Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants. *Bot. Rev.*, Vol. 23, N 3 (1957): pp. 135–233.
- Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie.* Leipzig, Wilhelm Engelmann Publ., 1899, Bd. 2, T. 2. S. 256–261.
- Kugler H. *Blutenökologie.* Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 1970, 345 S.
- Proctor M., Yeo P. *The pollination of flowers.* New York, Taplinger Publishing Company, 1972, 418 p.

Поступила в редакцию 05.12.2017

Об авторе

Демьянова Евгения Ивановна, доктор биологических наук, заслуженный профессор кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
ORCID: 0000-0003-4829-053X
614099, Пермь, ул. Букирева, 15;
OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396229

About the author

Demyanova Evgeenija 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

Информация для цитирования:

Демьянова Е.И. Антология и семенная продуктивность видов *Lamium L.* (*Lamiaceae*), встречающихся на Урале // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2018. Вып. 1. С. 8–15. DOI: 10.17072/1994-9952-2018-1-8-15.

Demyanova E.I. [Anthecology and seed production of the Ural species of *Lamium L.* (*Lamiaceae*)]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 1 (2018): pp. 8–15. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2018-1-8-15.

