

УДК 581.162

DOI: 10.17072/1994-9952-2019-1-12-20.

Е. И. Демьянова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

О ПОЛОВОМ ПОЛИМОРФИЗМЕ В РОДЕ *NEPETA* L.

У гинодиэичного *Nepeta pannonica* L. половая структура популяций изучалась в течение 8 лет в Центральном-Черноземном биосферном заповеднике и заказнике Предуралья (Пермский край). Пропорция женских форм в популяциях оказалась несколько выше в первом районе исследования (24 против 17.1%). У *Nepeta parviflora* Bieb. структура популяций и семенная продуктивность изучалась в заповедниках Аскания-Нова и Хомутовская степь в течение 5 лет. Доля женских особей в природных популяциях оказалась высокой (62–63%) и почти одинаковой в обоих районах исследования. Изучение семенной продуктивности обеих половых форм показало, что семенное воспроизведение этого вида реализуется в основном за счет женской формы. Для гермафродитной формы характерно почти полное отсутствие завязывания семян. Ее морфологически обоопольные цветки в сущности выполняют донорскую функцию по отношению к андростерильным цветкам женской формы, снабжая их пыльцой. Это субдвудомное (функционально двудомное) растение, половой полиморфизм которого впервые отмечается в литературе.

Ключевые слова: *Lamiaceae*; половая структура популяций; семенная продуктивность; субдиэция.

Е. I. Demyanova

Perm State University, Perm, Russian Federation

CONCERNING SEXUAL POLYMORPHISM IN *NEPETA* L.

The sexual structure of the population of gynodioecic species *Nepeta pannonica* L. was studied during 8 years in the Central Black Earth Biosphere Reserve and the Kungur Forest Reserve (Perm region). The proportion of female forms in populations was slightly higher in the first study area (24 versus 17.1%). In *Nepeta parviflora* Bieb. the sexual structure of populations and seed productivity were studied during 5 years in the reserves Askania-Nova and Khomutovskaya Steppe. The proportion of females in natural populations was high (62–63%) and almost the same in both areas of the study. The study of the seed productivity of both sexual forms proved that the seed reproduction of this species is mainly realized through the female form. Hermaphroditic form is characterized by almost complete absence of seed set. Its flowers are morphologically bisexual but mainly perform only donor function to androsterile flowers of the female form, supplying them with pollen. This is a sub-dioecious (functionally dioecious) plant, the sexual polymorphism of which is noted for the first time in the literature.

Key words: *Lamiaceae*; sexual structure of population; seed production; sub-dioecy.

Род *Nepeta* L. (котовник) в семействе *Lamiaceae* относится к крупным таксонам и насчитывает около 250 видов, распространенных только в Старом Свете [Полякова, 1954]. На территории России встречается 15 видов этого рода, произрастающих на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке [Буданцев, 1993]. Этот род относится к трудным в систематическом отношении из-за широкой представленности видообразовательных процессов, ведущих к формированию чрезвычайно полиморфных комплексов [Буданцев, 1993; Ковтун-Водяницкая, Рахметов, 2010]. Трудности в таксономической ревизии р. *Nepeta* L. осложняются и переходами в пределах рода к облигатной или смешанной двудомности [Буданцев, 1993].

Впервые в литературе о половом полиморфизме в р. *Nepeta* L. стало известно из работы П. Кнута [Knuth, 1899], где автор у некоторых видов это-

го рода зафиксировал наличие гиномоно- и гинодиэции, а также отметил свойственную их цветкам протандрию и отсутствие самоопыления. Позднее Е.И. Демьяновой [1981, 1985] на основании литературных сведений и собственных исследований составлен список гинодиэичных видов р. *Nepeta* L., включающий *N. cataria* L.¹, *N. grandiflora* Bieb., *N. transcaucasica* Grossh. (*N. longiflora* C.A.Mey.), *N. mussinii* Spreng., *N. pannonica* L., *N. parviflora* Bieb., *N. sibirica* L. Как показали более детальные исследования, о чем речь пойдет далее, *N. parviflora* правильнее относить не к гинодиэичным, а к субдвудомным видам, переходным к истинной двудомности.

¹ Названия даны по Флоре СССР, т. 20.

Виды котовника имеют прикладное значение. В народной медицине употребляют при простудных заболеваниях, малокровии, головной боли [Полезные..., 1972]. Как лекарственные растения они оказывают терапевтическое действие в качестве общеукрепляющих, отхаркивающих, желчегонных, спазмолитических средств. Их используют при болезнях нервной, сердечно-сосудистой и дыхательной систем [Дикорастущие..., 2001]. Это эфиромасличные растения, масло из семян некоторых из них высоко ценится в парфюмерии [Тропникова и др., 1998; Дикорастущие..., 2001]. Медоносы. В Башкирии, например, *N. pannonica* считается одним из лучших медоносов [Кучеров, Сираева, 1980]. Многие виды котовника (*N. grandiflora* и *N. sibirica* и др.) имеют декоративное значение [Растения..., 1961; Интродукция..., 1965] и рекомендованы для озеленения городских парков и скверов.

Задача нашего исследования – изучение половой структуры популяций *N. pannonica* и *N. parviflora* и их семенной продуктивности в природе и опыте. Частично материал опубликован ранее [Демьянова, 1997; Демьянова, Надольская, 1982; Демьянова, Мухлынина, Козина, 1984].

Организация и методика исследований

С разной степенью подробности наблюдения коснулись *Nepeta pannonica* L. и *N. parviflora* Bieb. У котовника венгерского (*N. pannonica*) изучена половая структура популяций и семенная продуктивность в заказнике Предуралье (Пермский край) в 1974–1978 гг. и в Центрально-Черноземном биосферном заповеднике в 1979–1981 гг. У котовника мелкоцветкового (*N. parviflora*) половая структура популяций и семенная продуктивность исследованы в заповедниках Аскания-Нова и Хомутовская степь (1976–1979 гг.). В дополнение к этим исследованиям семенная продуктивность к. мелкоцветкового также изучена и на коллекционном участке Троицкого лесостепного заказника (Челябинская область) в 1984 г. Семена для посева были собраны в заповеднике Аскания-Нова.

Половая структура популяций изучалась методом ходовых линий [Пономарев, Демьянова, 1975]. Подсчеты осуществлялись в нескольких ценопопуляциях (обычно 5–7), а затем данные суммировались для географической популяции в целом. В зависимости от обилия вида за один сезон просматривалось от нескольких сотен до нескольких тысяч особей.

Цветение и опыление растений изучалось по методике А.Н. Пономарева [1960]. Семенная продуктивность исследовалось согласно методикам Т.А. Работнова [1960] и И.В. Вайнагия [1973, 1974] с отдельным определением потенциальной и фактической семенной продуктивности (ПСП и

ФСП). Помимо этих показателей рассчитывался процент семенификации (ПС). Он устанавливался как процентное соотношение между ФСП и ПСП, т.е. ПС – процент семян, развившихся в семена. Этот показатель может быть использован для суждения об успешности опыления и завязывания семян одной половой формы в сравнении с другой. В качестве элементарной единицы семенной продуктивности избран цветок (плод). Для подсчета использовались плоды со средней части главного генеративного побега. Собранный материал обработан методиками вариационной статистики [Лаккин, 1973, 1990]. Определение лабораторной всхожести семян проводилось методом их проращивания в чашках Петри на увлажненной фильтровальной бумаге в 5-кратной повторности [Справочник..., 1985]. Энергию прорастания семян устанавливали на 3-й день. Определение насекомых-опылителей проведено доцентом кафедры зоологии беспозвоночных В.А. Лыковым, которому приношу искреннюю благодарность.

1. Половая структура природных популяций котовника венгерского (*N. pannonica* L.) и к. мелкоцветкового (*N. parviflora* Bieb.)

1.1. В популяциях к. венгерского отмечены гермафродитные, женские и гиномоноэцичные растения. В последнем случае на одних и тех же растениях встречаются обоеполые и женские цветки. Гермафродитные особи этого вида имеют цветки с нормально развитыми тычинками и пестиками. В цветках женских растений тычинки редуцированы, т.е. цветки андростерильны. Они отличаются от обоеполых цветков несколько меньшими размерами. У гиномоноэцичных особей к. венгерского женские цветки крайне немногочисленны, а гиномоноэцичные особи в популяциях этого растения весьма малочисленны (не более 0.3%). По этой причине при подсчетах они отдельно не выделялись, и мы относили их к гермафродитным растениям.

Как уже указывалось, половая структура популяций к. венгерского определялась в Пермском крае в заказнике Предуралье и в Центрально-Черноземном биосферном заповеднике [Демьянова, 1997, 2013].

Первый указанный район исследования, как и вся территория Пермского края, относится к Евразийской таежной области Урало-Западно-Сибирской таежной провинции и Камско-Западно-уральской таежной подпровинции [Лавренко, 1980а]. Заказник расположен на северо-восточной окраине Кунгурской лесостепи, выделенной П.Н. Крыловым [1878] и С.И. Коржинским [1891]. Здесь к. венгерский встречается на суходольных

лугах, в зарослях степных кустарников, степных склонах [Иллюстрированный..., 2007]. Наблюдения проведены на суходольном лугу и в зарослях степных кустарников.

Как следует из табл. 1, половая структура популяций (соотношение разных половых форм) была неоднозначной: в разные годы процент женских особей в популяциях колебался от 10.6 до 26.2%. Самый высокий процент женских особей в популяциях к. венгерского зарегистрирован в 1974 г.¹ при наиболее благоприятном сочетании почвенного и атмосферного увлажнения. В этом году весна оказалась умеренно теплой и умеренно влажной. В мае – начале июля потребность растений во влаге была полностью обеспечена. Напротив, весна 1975 г. была ранней, теплой и сухой, а лето – засушливым. Недостаточное почвенное увлажнение, особенно в первой половине лета, отмечалось и в 1976 г. В эти годы участие женских особей в составе популяций к. венгерского значительно снизилось. Сезон 1977 г. в сравнении с предыдущими в целом характеризовался хорошей обеспеченностью теплом и влагой. В этом году процент женских особей в популяциях к. венгерского несколько повысился в сравнении с предыдущими годами.

В дополнение к исследованиям половой структуры популяций к. венгерского здесь же, в заказнике Предуралье, были проведены наблюдения за насекомыми-опылителями этого гинодиэичного растения. Мы пришли к следующим заключениям.

Зигоморфные цветки к. венгерского, цветущего в районе исследования с июня до середины августа и имеющие узкую трубку венчика, могут успешно опыляться только высокоспециализированными опылителями из отр. Hymenoptera. Явное преобладание перепончатокрылых в сборах насекомых на цветках этого растения (52.2%) еще раз подтверждает их роль как наиболее надежных опылителей подобных типов цветка. Неспециализированные опылители в сборах были немногочисленны. Так, виды из отр. Diptera составляли в сборах 6% и были представлены 4 видами. Цветки с узкой трубкой венчика явно неудобны для питания нектаром этой группы насекомых, но торчащие из трубки венчика тычинки делают доступной для насекомых (виды Syrphidae и Bombyliidae) пыльцу. По этой же причине жуки из отр. Coleoptera, питающиеся пыльцой, довольно многочисленны на обоеполюх цветках к. венгерского (21.4%, 2 вида). На женских цветках они встречаются крайне редко. Отмечены единичные посещения бабочками.

Следует заметить, что для насекомых, посещающих цветки полиморфных растений, особо важной чертой является неравноценность кормовой базы

обоеполюх и женских цветков гинодиэичного к. венгерского, как и других гинодиэичных растений: одни из них (обоеполюе) производят пыльцу и нектар и являются более привлекательными в сравнении с женскими андростерильными цветками, предлагающими только нектар. Заранее можно предположить, что более разнообразный и многочисленный круг опылителей должен быть у обоеполюх цветков. Наши наблюдения подтвердили высказанное предположение. При изучении динамики посещений насекомыми разных половых форм мы установили, что обоеполюе цветки посещались активнее женских, и круг опылителей был более разнообразен. Общими для обеих половых форм цветков к. венгерского, а следовательно, истинными опылителями этого гинодиэичного вида оказались 15 видов насекомых: из отр. Hymenoptera – *Apis mellifera* Linnaeus, 1758; *Anthophora furcata* (Panzer, 1798); *Bombus lucorum* (Linnaeus, 1761); *B. modestus* Eversman, 1852; *B. muscorum* (Linnaeus, 1758); *B. pratorum* (Linnaeus, 1761); *B. soroeensis* (Fabricius, 1777); *B. terrestris* (Linnaeus, 1758); *Ophion ventricosus* Gravenhorst, 1829; из отр. Diptera – *Bombylius posticus* Fabricius, 1805; из отр. Coleoptera – *Coccinella quinquepunctata* Linnaeus, 1758; *C. septempunctata* Linnaeus, 1758; из отр. Heteroptera – *Aradus annulicornis* Fabricius, 1803; *Kleidocerys resedae* (Panzer, 1797); из отр. Lepidoptera – *Pieris napi* (Linnaeus, 1758). В представленном списке явно преобладают длиннохоботные насекомые из отр. Hymenoptera (9 видов из 15), и прежде всего шмели. Насекомые-опылители из других отрядов немногочисленны. Всех перечисленных выше насекомых следует считать подлинными опылителями к. венгерского, способствующими поддержанию гинодиэичии как половой формы. Насекомые, навещающие исключительно обоеполюе цветки, способствуют перекрестному опылению только между гермафродитными особями. Тех же из них, которые посещают только женские андростерильные цветки, правильнее следует рассматривать как посетителей этих цветков, а не опылителей. При антологическом изучении разных половых форм у растений необходимо дифференцировать опылителей и посетителей цветков, что обычно не делается.

Семенная продуктивность к. венгерского, определенная в 1977 г. (благоприятном по почвенному и атмосферному увлажнению), оказалась более высокой у гермафродитных особей. Так, в пересчете на 1 цветок ФСП² у обоеполюх цветков равнялась 3.34, у женских – 3.01 эрема. ПС обоеполюх цветков равен 83.5, женских – 75.3%. В расчете на 1 генеративный побег также лидирует гермафродитная форма (соответственно 891 и 602.6 эрема).

Вторым пунктом наблюдений за половой структурой популяций к. венгерского явился Централь-

¹ Приводимые метеорологические данные взяты из «Обзора метеорологических условий вегетационного периода за 1974–1978 гг.» для Пермской области.

² Выборка составляет по 5000 цветков для каждой половой формы.

но-Черноземный заповедник (табл. 1). В ботанико-географическом отношении район относится к подзоне луговых степей и остепненных лугов (лесостепь) Восточно-европейской лесостепной провинции Причерноморско-Казахстанской подобласти Евразийской степной области [Лавренко, 1980б]. В этом районе средний уровень женской формы

оказался выше по сравнению с тем же показателем в предыдущем районе наблюдений (24 против 17%). Наиболее высокий уровень женских форм отмечен в 1979 г. – самом благоприятном по почвенному увлажнению и температурным условиям за три года наблюдений.

Таблица 1

Половая структура природных популяций некоторых гинодиэцичных видов *Nepeta* L.

Район наблюдений	Год наблюдений	Число учетных особей	Женские особи, %	Общее число учетных особей	Средний уровень женской формы (%)
<i>Nepeta pannonica</i>					
Заказник Предуралья (Пермский край)	1974	344	26.2	2989	17.1
	1975	163	15.4		
	1976	416	15.5		
	1977	673	17.9		
	1978	793	10.6		
Центрально-Черноземный заповедник	1979	3000	32.7	8021	24.0
	1980	2558	17.9		
	1981	2463	21.4		
<i>Nepeta parviflora</i>					
Аскания-Нова	1976	1041	61.6	2973	62.4
	1977	1104	64.6		
	1978	828	61.0		
Хомутовская степь	1978	1631	59.3	4971	62.9
	1979	3340	66.5		

У к. венгерского особенно четко прослеживалась приуроченность женских форм к местообитаниям с более благоприятным почвенным увлажнением, как это позднее было отмечено и у других гинодиэцичных видов [Демьянова, 1990]. Так, в 1979 г. на прибальном склоне из 457 просмотренных особей лишь 48 оказались женскими (10.3%), а в лесу Дуброшина (дубняк ломоносово-снытевый и дубняк полевико-разнотравный) из 1 088 учетных особей 608 оказались женскими, что составило 55.8%. Такую же склонность женских форм к лучшему почвенному увлажнению мы наблюдали и у других гинодиэцичных видов в этом районе в разные годы исследования. Так, например, женские особи несравненно чаще встречаются в некосимой степи по сравнению с косимым участком. В последнем случае они тяготеют к степным западинам.

1.2. Популяции к. мелкоцветкового (*N. parviflora* Vieb.) исследованы в заповедниках Аскания-Нова и Хомутовская степь (филиал Украинского степного заповедника).

В ботанико-географическом отношении первый из названных районов исследования относится к подзоне типчаково-ковыльных степей Причерноморской (Понтической) степной провинции Причерноморско-Казахстанской подобласти Евразийской степной области [Лавренко, 1980б].

Вегетационные сезоны (1976–1978 гг.) оказались крайне неодинаковыми по количеству выпавших осадков и их распределению. Так, весенне-летний период 1976 г. отличался значительной засушливостью. Напротив, для сезона 1977 г. были характерны более низкая, чем в 1976 г., температура воздуха и большее количество осадков: с начала вегетации до середины июля осадков выпало в 2.5 раза больше, чем в предшествующем году. В 1978 г., в связи с понижением температуры в конце весны и начале лета и одновременно с почвенной и атмосферной сухостью, травостой был низким и многие виды степных растений зацвели позднее обычного. Таким образом, наиболее благоприятные условия для растительности были отмечены в 1977 г. Именно к этому сезону приурочена и более высокая пропорция женских особей в популяциях к. мелкоцветкового.

Заповедник Хомутовская степь в ботанико-географическом отношении расположен в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей Причерноморской (Понтической) степной провинции Причерноморско-Казахстанской подобласти Евразийской степной области [Лавренко, 1980б].

В этом районе наблюдений численность женской формы к. мелкоцветкового была почти такой же, как и в популяциях Аскания-Нова [Демьянова, Мухлынина, Козина, 1984]. Вероятно, такое положение связано с территориальной близостью двух

районов исследования и схожестью их климатических факторов. Климату Приазовья также присущи черты континентальности, как и предыдущему району исследования, однако здесь заметно сказывается смягчающее влияние Азовского моря. Обращает на себя внимание и довольно стабильная по соотношению половых форм половая структура популяций, изученная в двух районах в течение четырех сезонов. Следует отметить, что в обоих районах исследования у к. мелкоцветкового не обнаружено гиномоноэцичных особей, что довольно обычно для гинодиэцичных растений. Последнее обстоятельство еще раз демонстрирует более четкое разделение полов у этого вида, приближающее его в данном отношении к двудомным растениям.

Данный феномен особенно интересен и потому, что гинодиэция у губоцветных выражена очень типично и резко отграничена от истинной двудомности: в этом семействе отсутствуют мужские (тычиночные) цветки и особи.

II. Семенная продуктивность котовника мелкоцветкового

Она изучена в природных популяциях заповедников Аскания-Нова и Хомутовская степь и на коллекционном участке Троицкого лесостепного заказника (табл. 2). В последнем случае семена для посева были собраны в Аскания-Нова.

Таблица 2

Семенная продуктивность *Nepeta parviflora* Vieb. в расчете на один плод в природных популяциях и в интродукции

Год наблюдений	Половая форма цветков	Выборка, шт	ПП, %	$M \pm m$	C_v , %	ПС на плод, %	td
Аскания-Нова							
1976	Обоеполый	5000	7.98	0.12 ± 0.001	56.9	3.0	108.1
	Пестичный	5000	86.52	1.85 ± 0.016	61.3	46.3	
1977	Обоеполый	5000	8.24	0.14 ± 0.001	52.8	3.5	14.3
	Пестичный	5000	11.8	0.16 ± 0.001	45.9	4.0	
1978	Обоеполый	5000	16.48	0.24 ± 0.008	232.0	6.0	42.5
	Пестичный	5000	58.5	0.92 ± 0.014	110.7	23.0	
Хомутовская степь							
1978	Обоеполый	5000	4.5	0.06 ± 0.002	594.03	1.5	177.8
	Пестичный	5000	62.3	1.02 ± 0.005	108.6	25.5	
1979	Обоеполый	3000	16.8	0.34 ± 0.001	83.7	8.5	69.3
	Пестичный	3000	71.3	1.31 ± 0.014	82.5	32.8	
Зауралье (интродукция)							
1984	Обоеполый	1000	34.3	0.63 ± 0.004	21.9	15.8	236.0
	Пестичный	1000	88.3	1.81 ± 0.003	4.59	45.3	

Обращает на себя внимание огромная разница в проценте плодоцветения и семенной продуктивности в расчете на цветок между обоеполыми и женскими (пестичными) цветками, обнаруженная во всех районах наблюдений. У гермафродитных растений их обоеполые цветки почти не завязывают семян. Об этом свидетельствуют и очень высокие коэффициенты достоверности, отмеченные в разные годы исследований. При морфологической обоеполости они в основном функционируют как доноры пыльцы для андростерильных цветков женской формы. У последних тычинки сильно редуцированы и почти не видны в трубке венчика. По размерам венчики обоеполых цветков крупнее женских.

При пересчете семенной продуктивности на особь (табл. 3) установлено, что среднее число побегов и цветков на одном генеративном побеге у обеих половых форм примерно одинаково. Следовательно, и потенциальная семенная продуктивность приблизительно идентична. Напротив, фак-

тическая семенная продуктивность резко различается из-за крайне скудного завязывания семян в расчете на цветок (плод) у гермафродитной формы. В пересчете на особь женские растения оказываются в 15 раз более плодовитыми в сравнении с гермафродитными. В культуре (Троицкий лесостепной заказник) получены аналогичные результаты (табл. 2).

Структура семенной продуктивности разных половых форм цветков, взятых от растений из природных популяций и в культуре (табл. 4), свидетельствует, что от 65 до 92% морфологически обоеполых цветков не завязывают семена. Немногие из них все же образуют семена: обычно по 1 эрему, еще меньше цветков формируют по 2–3 эрема. Напротив, женские цветки чаще всего завязывают по 2–3 эрема (табл. 4). Обращает на себя внимание, что в дождливый сезон (например, в 1977 г. в Аскания-Нова) семенная продуктивность женских цветков энтомофильного к. мелкоцветкового резко сократилась (табл. 2), поскольку в такие

сезоны значительно затруднена активность насекомых-опылителей. Следует отметить, что семенная продуктивность этого растения даже у женских

цветков относительно невелика, хотя, безусловно, семенное воспроизведение к. мелкоцветкового в основном реализуется за счет женской формы.

Таблица 3

Семенная продуктивность гермафродитных и женских особей *Nepeta parviflora* Vieb. в 1976 г. в заповеднике Аскания-Нова

Показатели	Половая форма	
	Обоеполая	Женская
РСП на цветок (M ± m)	0.12 ± 0.001	1.85 ± 0.016
td	108.1	
Cv, %	56.9	61.3
Среднее число цветков на 1 генеративном побеге	308 ± 15	310 ± 15
td	0.09	
Cv, %	47.3	48.7
Среднее число генеративных побегов на особь	29.0 ± 1.4	29.0 ± 1.2
td	0	
Cv, %	49.1	39.1
Среднее число цветков на особь	8932	8990
ПСП на особь	35728	35960
ФСП на особь	1099	16605
ПС на особь, %	3.1	46.0

Таблица 4

Структура семенной продуктивности разных половых форм *Nepeta parviflora* Vieb. при свободном опылении в природных популяциях и в интродукции

Половая форма цветков	Год наблюдения	Выборка, шт	Число эремов в одном плоде, шт				
			0	1	2	3	4
			Число цветков, давших указанное число эремов, шт (%)				
Аскания-Нова							
Обоеполый	1976	5000	460 (92.02)	185 (3.7)	151 (3.02)	54 (1.08)	9 (0.18)
Пестичный		5000	674 (13.48)	1234 (24.68)	1648 (32.98)	1068 (21.36)	376 (7.52)
Обоеполый	1977	5000	4588 (91.76)	213 (4.26)	124 (2.48)	42 (0.84)	33 (0.66)
Пестичный		5000	4409 (88.18)	400 (8.0)	134 (2.68)	52 (1.04)	5 (0.1)
Обоеполый	1978	5000	4176 (83.52)	545 (10.9)	200 (4.0)	58 (1.16)	21 (0.42)
Пестичный		5000	2075 (41.5)	1731 (34.62)	823 (16.46)	254 (5.08)	117 (2.34)
Зауралье (интродукция)							
Обоеполый	1984	1000	657 (65.7)	165 (16.5)	96 (9.6)	56 (5.6)	26 (2.6)
Пестичный		1000	117 (11.7)	289 (28.9)	320 (32.0)	212 (21.2)	62 (6.2)

При изоляции генеративных побегов обеих половых форм семена практически не формируются (табл. 5). Возможно, что у к. мелкоцветкового отсутствует апомиксис. Однако об этом достоверно можно судить только после цитогенетического исследования этого растения.

При определении всхожести свежесобранных семян обнаружилось, что у семян, полученных от гермафродитных особей, энергия прорастания равна 4%, а всхожесть, определенная на 25-й день от начала посева, установлена в 11.4%. Доля непроросших семян составляла 42.3, сгнивших – 46.3%. Все показатели посевных качеств семян, полученные от женской формы, были иными: энергия прорастания составляла 11.3, всхожесть семян – 57.7%, доля непроросших семян равнялась 25.8, а сгнивших – 16.5%. Таким образом, энергия прорастания и всхожесть семян у женской формы к. мелкоцветкового оказались гораздо более высо-

кими в сопоставлении с теми же показателями у гермафродитной формы.

Обсуждение результатов

Рассмотренные выше виды *Nepeta* L. неодинаковы по половой дифференциации. Котовник венгерский (*N. pannonica* L.) является подлинным гинодиэичным растением, у которого фертильны обе половые формы. Напротив, у к. мелкоцветкового (*N. parviflora* Vieb.) половая структура популяций и семенная продуктивность напоминают двудомные растения. Это растение безоговорочно нельзя отнести ни к гинодиэичным, ни к двудомным растениям, где одна из половых форм абсолютно бесплодна. Это субдиэичное растений, поскольку «обоеполые» (морфологически обоеполые) цветки в значительной степени являются функционально тычиночными. Они выступают в основном

как доноры пыльцы для женской формы, а их семенная продуктивность ничтожна.

Таблица 5

Завязывание плодов при изоляции “гермафродитных” и женских особей *Nepeta parviflora* Vieb. в Хомутовской степи в 1979 г.

Половая форма	Выборка материала			Плодоцветение
	изолированных побегов	исследованных цветков	завязавшихся плодов	
Обоеполая	15	2295	9	0.38
Женская	15	2565	18	0.73

Как известно, среди исследователей нет единодушного мнения об эволюционных путях, ведущих к двудомности. В качестве промежуточного этапа на пути от гермафродитизма к истинной двудомности наиболее часто рассматривается гинодиэция. Впервые эта идея была высказана Ч. Дарвином [Darwin, 1877], а позднее В.А. Монюшко [1937], М.Д. Росс [1970] и др. По мнению М.Д. Росс [1970] примерно равное соотношение полов в популяциях гинодиэтичных видов свидетельствует о намечающемся разделении полов. Это разделение обеспечивается или повышенной семенной продуктивностью женских особей, или преимущественной гетерозиготностью семян женской формы.

Напротив, другие авторы считают, что гинодиэция обеспечивает эффективный механизм перекрестного опыления (женские цветки андростерильны и могут опыляться только чужеродной пыльцой!) и предполагают, что она нечасто дает начало двудомности [Lewis, 1942; McComb, 1966]. Такого же суждения придерживаются Е.Л. Кордюм и Г.И. Глущенко [1976]. Согласно их гипотезе, возникновение гинодиэции и двудомности шло параллельно и независимо друг от друга от гермафродитизма в пределах различных родов. Согласно суждениям всех вышеперечисленных авторов, гинодиэция представляет собой устойчивое состояние, а не обязательно является переходным этапом в эволюции, хотя в принципе не исключена возможность возникновения двудомности из гинодиэции. В отношении губоцветных мы придерживаемся такой же точки зрения. Как показали исследования Ц. и Н. Ямпольских [1922], двудомность у губоцветных в рамках мировой флоры крайне редка. Наличие субдвудомности у *Nepeta parviflora* демонстрирует разнообразие половой дифференциации в семействе губоцветные наряду с гиномоно- и гинодиэцией и, возможно, является переходной ступенью к двудомности.

Библиографический список

Буданцев А.Л. Конспект рода *Nepeta* (Lamiaceae) // Ботанический журнал. 1993. Т. 78, № 1. С. 91–105.

Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Растительные ре-

сурсы. 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. Об особенностях распространения гинодиэции в семействе губоцветных // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1981. № 9. С. 69–73.

Демьянова Е.И. Распространение гинодиэции 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 природных популяций сексуально-полиморфных растений Предуралья // Вестник Пермского университета. 1997. Вып. 3. Биология. С. 9–13.

Демьянова Е.И. Половой полиморфизм некоторых степных растений Центрально-Черноземного заповедника // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2013. Вып. 2. С. 11–18.

Демьянова Е.И., Мухлынина Э.Н., Козина Т.А. Половая структура природных популяций гинодиэтичных и двудомных растений Хомутовской степи // Экология опыления растений. Пермь, 1984. С. 15–25.

Демьянова Е.И., Надольская Е.И. К изучению полового полиморфизма растений целинной степи заповедника Аскания-Нова // Экология опыления растений. Пермь, 1982. С. 70–79.

Дикорастущие полезные растения России / под ред. А.Л. Буданцева и Е.Е. Лесиовской. СПб.: Изд-во СПХФА, 2001. 663 с.

Иллюстрированный определитель растений Пермского края / под ред. С.А. Овеснова. Пермь: Кн. мир, 2007. 740 с.

Интродукция лекарственных, ароматических и технических растений. М.; Л.: Наука, 1965. 424 с.

Ковтун-Водяницкая С.М., Рахметов Д.Б. Морфологические особенности цветка растений рода *Nepeta* L. в связи с гиномоноэцией // Биология развития: морфогенез репродуктивных структур и роль соматических, стволовых клеток в онтогенезе и эволюции: междунар. конф. СПб., 2010. С. 73–75.

Кордюм Е.Л., Глущенко Г.И. Цитозембриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев: Наук. думка. 1976. 197 с.

Коржинский С.И. Северная граница черноземно-

- степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1891. Т. 22. 201 с.
- Крылов П.Н. Материалы к флоре Пермской губернии // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1878. Т. 6, вып. 6. 110 с.
- Кучеров Е.В., Сираева С.М. Нектаропродуктивность и состав сахаров нектара некоторых дикорастущих медоносов Башкирии // Растительные ресурсы. 1980. Т. 16, вып. 4. С. 523–530.
- Лавренко Е.М. Заволжско-казахстанские настоящие (типичные) и пустынные степи // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980а. С. 255–259.
- Лавренко Е.М. Причерноморские настоящие (типичные) и пустынные степи // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980б. С. 231–254.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. 343 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 351 с.
- Моношко В.А. Половые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1973. Сер. I, № 2. С. 107–152.
- Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции. Новосибирск: Наука, 1972. 379 с.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодиэции у растений // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 1. С. 3–15.
- Пояркова А.И. Род котовник – *Nepeta* L. // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 20. С. 286–437.
- Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 20–40.
- Растения природной флоры СССР. Краткие итоги интродукции. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 359 с.
- Справочник по проращиванию покоящихся семян / сост. М.Г. Николаева, М.В. Разумова, В.Н. Гладкова. Л.: Наука, 1985. 347 с.
- Тропникова И.В., Буданцев А.Л., Зенкевич И.Г. Содержание и состав эфирных масел видов рода *Nepeta* L. // Растительные ресурсы. 1998. Т. 34, вып. 4. С. 84–103.
- Darwin C. The different forms of flowers on plants on the same species. London: John Murray. 1877. 352 p.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. Bd. II, T. 2. 705 S.
- Lewis D. The evolution of sex in flowering plants // Biol. Rev., 1942. Vol. 17, № 1. P. 46–67.
- McComb J.A. The sex forms of species in the floral of the south-west of Western Australia // Austral. J. Bot. 1966. Vol. 14, № 3. P. 303–316.
- Ross M.D. Evolution of dioecy from gynodioecy // Evolution. 1970. Vol. 24, № 4. P. 827–828.
- Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora // Bibliotheca Genetica. 1922. Vol. 3. P. 1–62.

References

- Budancev A.L. [Conspect of genus *Nepeta* (Lamiaceae)]. *Botaničeskij žurnal*. V. 78, N 1 (1993): pp. 91–105. (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. [About the features of the extent of gynodioecy in Lamiaceae] *Naučnyje doklady vysšej školy. Biologičeskie najki*. 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. [Sexual structure of natural populations of sexual polymorphic plants of Preduralie]. *Vestnik Permskogo universiteta*. Iss. 3. *Biology*. (1997): pp. 9–19. (In Russ.).
- Demyanova E.I. *Polovoj polimorfizm cvetkovykh rastenij. Avtoref. diss. dokt. nauk* [Sexual polymorphism of Angiosperms. Ph.D. in biology thesis abstract]. Moscow, 1990. 35 p. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [Sexual polymorphism of some steppe plants of Central Black Earth Reserve]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 2 (2013): pp. 11–18. (In Russ.).
- Demyanova E.I., Muchlynina E.N., Kozina T.A. [Sexual structure of natural populations of gynodioecious and dioecious plants in Chomutovskaya Steppe]. *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of plant pollination]. Perm, 1984, pp. 15–25. (In Russ.).
- Demyanova E.I., Nadolskaya E.I. [To the study of sexual polymorphism of plants from the virgin steppe of Askania-Nova Reserve]. *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of pollination]. Perm, 1982. pp.70–79 (In Russ)
- Budancev A.L., Lesiovskaya 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 opredelitel' rastenij Permskogo kraja* [Illustrated Key of Plants of Perm Region]. Perm, Knizhnyi Mir Publ., 2007. 742 p. (In Russ.).
- Introdukcija lekarstvennykh, aromatičeskikh i tehničeskikh rastenij* [Introduction of medicinal, aromatic and technical plants]. Moscow, Leningrad: Nauka Publ., 1965. 424 p. (In Russ.).
- Kovtun-Vodyanitskaya S.M., Rahmetov D.B. [Morphological features of the flower in *Nepeta* L. genus from the point of gynodioecy]. *Biologija razvitija: morfogenez reproduktivnykh struktur i rol' somatičeskikh stvolovykh kletok v ontogeneze i evoljucii* [International conf. "Biology of development: morphogenesis of reproduction structures and role of somatic, stem

- cells in ontogenesis and evolution”]. St-Peterburg, 2007, pp. 73-75. (In Russ.).
- Korzhinskii S.I. [The Northern border of the Black Earth – steppe region of the Eastern part of European Russia in botanical geographical and soil study]. *Trudy obščestva estestvoispytatelej pri Kazanskom universitete*. V. 2 (1891): pp. 1-201. (In Russ.).
- Krylov P.N. [Materials about flora of Perm province]. *Trudy obščestva estestvoispytatelej pri Kazanskom universitete*. V. 6, Iss. 6 (1878): pp. 1-203. (In Russ.).
- Kucherov E.V., Siraeva S.M. [Nectar productivity and sugar content in the nectar of some wild melliferous plants of Bashkortostan]. *Rastitel'nye resursy* V. 16, Iss. 4 (1980): pp. 523-530. (In Russ.).
- Lavrenko E.M. [Zavolzhsko-Kazakhstan real (typical) and desert steppes] *Rastitel'nost' Evropejskoi časti SSSR* [Vegetation of the European part of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1980a. pp. 255-259. (In Russ.).
- Lavrenko E.M. [The black sea current (typical) and desert steppe] *Rastitel'nost' Evropejskoi časti SSSR* [Vegetation of the European part of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1980b. pp. 231-254. (In Russ.).
- Lakin G.F. *Biometrija* [Biometry]. Moscow, Vysšaja škola Publ., 1973. 343 p. (In Russ.).
- Lakin G.F. *Biometrija* [Biometry]. Moscow, Vysšaja škola Publ., 1990. 351 p. (In Russ.).
- Monyushko V.A. [Sexual forms of Angiosperms and regularities in their geography and origin]. *Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*. Ser. I, N 2 (1973): pp. 107-152. (In Russ.).
- Poleznye rastenija Zapadnoj Sibiri i perspektivy ich introdukcii* [Useful plants of Western Siberia and prospects of introduction]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1972. 379 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.).
- Poyarkova A.I. [The genus of *Nepeta* L.]. *Flora SSSR* [Flora USSR]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1954, V. 20, pp. 286-437. (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.).
- Rastenija prirodnoj flory SSSR. Kratkie itogi introdukcii*. [Plants of the natural flora of the USSR. Results of introduction]. Moscow, AN SSSR Publ., 1961. 359 p. (In Russ.).
- Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N., comps. *Spravočnik po proraščivaniju pokojaščichsja semjan* [Handbook of dormant seeds germination]. Leningrad, Nauka Publ., 1985. 346 p. (In Russ.).
- Tropnikova I.V., Budancev A.L., Zenkevich I.G. [Content of ether oils in species of *Nepeta* L.]. *Rastitel'nye resursy* V. 34, Iss. 4 (1998): pp. 84-103. (In Russ.).
- Darwin C. 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, V.2. 705 S.
- Lewis D. The evolution of sex in flowering plants. *Biological Review*. V. 17, N 1 (1942): pp. 46-67.
- McComb J.A. The sex forms of species in the floral of the south-west of Western Australia. *Australian Journal of Botany*. V. 14, N 3 (1966): pp. 303-316.
- Ross M.D. Evolution of dioecy from gynodioecy. *Evolution*. V. 24, N 4 (1970): pp. 827-828.
- Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica*. V. 3 (1922): pp. 1-62.

Поступила в редакцию 01.12.2018

Об авторе

Демьянова Евгения Ивановна, доктор биологических наук, заслуженный профессор кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУ ВПО «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. О половом полиморфизме в роде *Nepeta* L. // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2019. Вып. 1. С. 12–20. DOI: 10.17072/1994-9952-2019-1-12-20.

Demyanova E.I. [Concerning sexual polymorphism in *Nepeta* L.]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 1 (2019): pp. 12-20. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2019-1-12-20.

