

УДК 581.162

DOI: 10.17072/1994-9952-2020-2-78-86.

**Е. И. Демьянова**

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

## О ПОЛОВОМ ПОЛИМОРФИЗМЕ В РОДЕ *PRUNELLA* L.

У гинодиэцичных черноголовки обыкновенной и ч. крупноцветковой изучена половая структура природных популяций. Многолетние исследования свидетельствуют о неодинаковой представленности в их популяциях женских форм, гарантирующих только перекрестное опыление, как в разных ботанико-географических районах, так и в разных местообитаниях в пределах одного района. Для обоеполюх особей обоих видов характерно сочетание перекрестного опыления с самоопылением в форме автогамии и геитоногамии. опыты с изоляцией генеративных побегов показали неодинаковую степень самосовместимости у разных растений и, следовательно, разный результат завязывания семян. Черноголовка крупноцветковая рекомендована в озеленительную практику в условиях Приуралья. Это растение характеризуется высокой декоративностью, длительным цветением, успешным завязыванием семян при интродукции, высокой зимостойкостью.

**Ключевые слова:** гинодиэция; половая структура популяций; анэкология; семенная продуктивность

**Е. I. Demyanova**

<sup>a</sup> Perm State University, Perm, Russian Federation

## ABOUT SEXUAL POLYMORPHISM IN GENUS *PRUNELLA* L.

We studied sexual structure, anthecology and seed production in natural populations of two gynodioecic species: *Prunella vulgaris* L. and *P. grandiflora* (L.) Jacq. The population of *Prunella grandiflora* had a small part of female plants (less than 1%). The part of female plants in the population of *Prunella vulgaris* varied from 1% (in forest steppe Chernozemie) to 1% - 25% (in Priuralie). Bisexual flowers of these species had a weak proterandria and probability of combination of allogamy and autogamy. The evidence is the probability of seed formation while isolation of generative shoots. This experiment showed varying degrees of self-compatibility of these plants. Such difference result in different seed production in natural and experimental conditions. *Prunella grandiflora* is recommended for landscaping in Priuralie.

**Key words:** gynodioecy; sexual structure of populations; anthecology; seed production.

Род *Prunella* L. объединяет около 15 видов, 3 из которых (*P. vulgaris* L., *P. grandiflora* (L.) Jacq. и *P. laciniata* L.) встречаются на территории России [Борисова, 1954].

Из отечественных представителей этого рода лучше других исследована *P. vulgaris* L. – черноголовка обыкновенная. Ареал этого вида охватывает почти все континенты – Европу, Азию, Сев. Америку, Сев. Африку и Австралию [Закамская, Скочиллов, 2010]. На территории нашей страны растение широко распространено в Европейской части России, на Кавказе, а также в Западной и Восточной Сибири, Дальнем Востоке, и в Средней Азии. Полиморфный вид [Борисова, 1954]. Широкое распространение ч. обыкновенной объясняется особенностями ее экологической амплитуды: она относится к эврибионтным видам [Закамская, Скочиллов, 2010], хорошо приспособленным к различным условиям среды. Самоподдержание ценопопуляций ч. обыкновенной осуществляется семенным и вегетативным способом [Абрамова,

1996]. В Пермском крае часто встречается на лугах, опушках, полянах, залежах, в посевах, у дорог, по берегам водоёмов [Иллюстрированный..., 2007].

*P. grandiflora* (L.) Jacq. – ч. крупноцветковая. Произрастает в лесном и лесостепном поясах гор, на сухих горных лугах, в кустарниках, по опушкам [Борисова, 1954]. В Пермском крае изредка встречается в районе островной Кунгурской лесостепи [Иллюстрированный..., 2007].

*P. laciniata* L. – ч. разрезная. Свойственна лесостепным и степным поясам гор, светлым лесам, суходольным лугам, кустарникам [Борисова, 1954]. В Пермском крае не отмечена.

Виды *Prunella* L. имеют прикладное значение как лекарственные, эфирномасличные, нектароносные и декоративные растения. В качестве лекарственных растений они используются как в народной, так и в официальной медицине [Полезные..., 1972; Дикорастущие..., 2001; Дутова и др., 2015].

Род *Prunella* L. характеризуются наличием полового полиморфизма [Knuth, 1899; Пономарёв, Демьянова, 1975; Демьянова, 1985; Демьянова, 1990; Годин, Демьянова, 2013]. Согласно сообщению П. Кнута [Knuth, 1899], у *P. vulgaris*, *P. grandiflora* и *P. laciniata* отмечены гинодизэция и гиномоноэция. Что касается систем скрещивания у видов *Prunella* L., то однозначного суждения по этому вопросу нет. Так, соответственно мнению авторов, упомянутых в работе П. Кнута, Г. Мюллер полностью отрицал возможность самоопыления у ч. обыкновенной, а S. Axell, напротив, полагал, что и самоопыление может привести к завязыванию семян. По взглядам П. Фриксела [Fryxell, 1975] для ч. обыкновенной характерно перекрестное опыление. Л.И. Абрамова (1996) это растение относит к самоопылителям, продуцирующим в Московской области большое количество семян. При этом названный автор ссылается на наблюдения А. Винна и Р. Вернера [Winn, Werner, 1987], относившим это растение к самоопылителям. По мнению современных исследователей [Qu, Widrlechner, 2011], система скрещиваний у *Prunella vulgaris* является географически структурированной. На разных континентах, где встречается это растение, и даже в пределах одного континента (в Сев. Америке), способность к самооплодотворению у ч. обыкновенной, согласно авторам, выражена весьма неодинаково. В опытных образцах были отмечены растения как с высоким, так и с низким уровнем самосовместимости.

У ч. крупноцветковой, по мнению П. Кнута [Knuth, 1899], спонтанное самоопыление исключено. Что касается ч. разрезной, то литературных сведений о её системах скрещивания мы не обнаружили.

Задача нашего исследования – изучение половой структуры популяций ч. обыкновенной и ч. крупноцветковой в природных местообитаниях, а также антропоэкологии и семенной продуктивности всех трёх видов (включая ч. разрезную) в условиях интродукции. Последнему вопросу уделялось особое внимание, поскольку, как справедливо указывает Н.А. Базилевская [1964], одной из важных оценок успеха интродукции являются показатели семенной продуктивности.

### Организация и методика исследований

Объектом исследования явились три вида *Prunella* L.: *P. vulgaris* L. (черноголовка обыкновенная), *P. grandiflora* (L.) Jacq. (ч. крупноцветковая), *P. laciniata* L. (ч. разрезная). Черноголовка обыкновенная изучалась в естественных местообитаниях в Центрально-Чернозёмном биосферном заповеднике (ЦЧЗ) и в Пермском крае в районе островной Кунгурской лесостепи [Иллюстрирован-

ный..., 2007] в заказнике «Предуралье», а также в Учебном ботаническом саду Пермского университета (УБС). Ч. крупноцветковая наблюдалась в ЦЧЗ и в УБС. Ч. разрезная изучалась только в УБС. Семена для посева всех трёх видов *Prunella* L. получены по делектусному обмену.

Половая структура популяций исследовалась методом ходовых линий [Пономарев, Демьянова, 1975]; при этом просматривали все растения подряд, независимо от их обилия. Результаты подсчётов, сделанных в отдельных ценопопуляциях (обычно 5–7), суммировались для местной популяции в целом. В зависимости от обилия исследуемого вида за один сезон просматривалось от нескольких сотен до нескольких тысяч особей.

Антропоэкологические наблюдения проводились по методике А.Н. Пономарева [1960]. Фертильность пыльцы определялась методом микроскопирования в ацетокармине [Паушева, 1974] в период массового цветения вида. Семенная продуктивность изучалась согласно предложениям Т.А. Работнова [1960] и И.В. Вайнагия [1973, 1974] с отдельным определением потенциальной (ПСП) и фактической (ФСП) семенной продуктивности. О необходимости разграничения потенциальной и реальной (фактической) семенной продуктивности и определения их соотношения подчеркивается в работе Р.Е. Левиной [1965]. Процент семенификации (ПС) устанавливался как процентное соотношение между ФСП и ПСП, т.е. ПС – процент семян, развившихся в семена. В опытах для подсчета использовали плоды из средней части главного побега. Для определения возможности самоопыления на генеративные побеги в стадию бутонизации надевались изоляторы из акрилового материала. Вес семян определялся на аналитических весах (по 1000 семян в 3-кратной повторности). Лабораторная всхожесть семян устанавливалась методом их проращивания в чашках Петри на увлажненной фильтровальной бумаге – по 100 семян в 5-кратной повторности [Справочник..., 1985]. При этом отдельно фиксировались всхожие, твёрдосеменные и сгнившие семена. Определение насекомых-опылителей проведено доцентом кафедры зоологии беспозвоночных животных В.А. Лыковым и профессором этой же кафедры С.Л. Есюниным, которым приношу искреннюю благодарность.

### Результаты и их обсуждение

#### 1. Черноголовка обыкновенная (*Prunella vulgaris* L.)

Как и у других гинодизэчных видов, у ч. обыкновенной женские (андростерильные) цветки мельче обоеполых и хорошо отличимы по этому признаку при определении половой структуры популяций. Кроме того, у обоеполых цветков зев от-

крыт так широко, что отчётливо видны тычинки и рыльце. Напротив, у женских цветков венчик кажется полуоткрытым: верхняя губа сильнее, чем у обоеполюх цветков нависает над нижней губой.

Изучение половой структуры популяций ч. обыкновенной, проведенное в двух разных ботанико-географических районах, привело к неоднозначным результатам. В лесостепном ЦЧЗ доля женских особей в её популяциях весьма мала и составила за 2 года наблюдений всего 0.81% от учтённых за это время 4 349 особей [Демьянова, 2013]. Андростерильные женские особи встречались довольно редко, и их можно было обнаружить лишь при достаточно большой выборке материала. Гиномоноэцичные особи отмечались ещё реже.

Половая структура популяций этого растения в Пермском крае в заказнике «Предуралье» была совсем иной (табл. 1): участие женских растений в её ценопопуляциях в разные годы колебалось от 11 до 41% (в зависимости от местообитания и погодных условий сезона). За годы наблюдений в этом районе просмотрено 7 340 особей, из которых 1 826 были женскими (24.9%). Таким образом, гинодизия как половая форма играет неодинаковую роль в разных ботанико-географических районах: участие женских растений с их гарантированным перекрёстным опылением весьма различно. Следовательно, соотношение роли перекрёстного опыления и самоопыления в разных географических популяциях также будет неодинаковым.

Таблица 1

**Половая структура природных популяций гинодизичной *Prunella vulgaris* L. в заказнике «Предуралье» (Пермский край) в 2001–2004 гг.**

Местонахождение ценопопуляций	Год наблюдений	Общее число учтенных особей	Число женских особей	Доля женских особей в ценопопуляциях, %
Пойменный луг	2001	764	114	14.9
	2002	700	134	19.1
	2003	1883	703	37.3
	2004	1387	335	24.6
Суходольный луг	2003	557	229	41.1
	2004	416	67	16.1
Поляны в темнохвойном лесу	2001	819	91	11.1
	2002	509	68	13.4
	2004	305	85	27.9
Всего учтенных особей	2001-2004	7340	1826	24.9

Сроки цветения ч. обыкновенной в природе и в интродукции в условиях Урала совпадают – с середины июня до середины сентября. Цветение начинается с нижних мутовок (акропетально). Наряду с обычной окраской венчика (фиолетовой) в природе и в интродукции отмечена розовоцветковая форма. По наблюдениям в УБС последняя зацветает несколько позднее. Следует отметить, что у растений с розовыми цветками столбик пестика короче, а его длина не превышает размеры длинных тычинок, в отличие от цветков с фиолетовой окраской.

В начале цветения на генеративных побегах обоеполюх формы наблюдается 2–4 одновременно распусившихся цветков, далее количество таких цветков постепенно возрастает, а в конце цветения генеративных побегов на них отмечается до 14 одновременно раскрывшихся цветков. Цветение генеративных побегов женской формы протекает более энергично: во все указанные периоды цветения на них отмечается больше раскрывшихся цветков, чем у обоеполюх формы. Сроки и длительность их цветения вполне укладываются в период цветения обоеполюх особей – доноров пыльцы. Согласно нашим наблюдениям, длительность цветения генеративного побега с обоеполюхи

цветками составляла примерно 15 дней, а с женскими андростерильными цветками – 10 дней.

Начало суточного распускания цветков обоеполюх форм происходит практически одновременно и обычно приурочено к 6–8 ч. (в зависимости от погодных условий). Максимальное раскрытие цветков наблюдается около 13–14 ч. К моменту раскрытия цветка рыльце у обоеполюх цветков располагается под верхней губой, а на пыльниках намечаются продольные щели, через которые хорошо видна пыльца. Примерно через один час полностью вскрываются пыльники. В жаркую погоду они открываются одновременно с распусканием цветка. Напротив, при невысоких температурах воздуха пыльники полностью вскрываются только через 1–1.5 ч. после распускания цветка. Таким образом, протандрия, свойственная губоцветным, у ч. обыкновенной выражена довольно слабо и не служит серьезным препятствием для самоопыления в случае самосовместимости у этого растения. Самоопылению в форме автогамии могут способствовать и насекомые-опылители, одновременно задевающие рыльце и пыльники. Кроме того, посещая многочисленные распусившиеся цветки одного и того же соцветия, они могут содействовать и самоопылению в форме

гейтоногамии. Близкородственному скрещиванию способствует и «очаговость» в произрастании этого растения, вызванная интенсивным вегетативным размножением. Как следствие этого процесса в пределах ценопопуляции встречаются «очаги» (скопления) только женских или только гермафродитных растений с их многочисленными генеративными побегами и цветками той или иной половой формы.

При солнечной погоде тычиночная стадия продолжается примерно около суток. К сроку её окончания рыльце выдвигается за край верхней губы и принимает якоревидную форму. При микроскопировании в ацетокармине мы отметили лучшее прорастание пыльцевых зёрен на якоревидном рыльце в сравнении с вилочковидной стадией. Кроме того, на нижней более отогнутой лопасти рыльца прорастающих зёрен всегда бывает значительно больше, чем на верхней. На третий день цветения появляются признаки завядания венчика: снижается его тургор, лепестки становятся неравномерно окрашенными. Продолжительность жизни обоеполого цветка составляет около 3 дней.

Сроки цветения женских (пестичных) цветков короче, чем у обоеполых (обычно 2 дня), а рыльцевая стадия (единственная у них), напротив, более продолжительная. Она начинается одновременно с распусканием цветка и продолжается до его полного увядания. Эта особенность женских цветков значительно повышает вероятность перекрёстного опыления с помощью насекомых-опылителей, единственно возможного у женских растений с их андростерильными цветками.

В качестве насекомых-опылителей ч. обыкновенной в Пермском крае (заказник «Предуралье») отмечены *Bombus agrorum* (Fabricius, 1787), *B.*

*hypnorum* (Linnaeus, 1758) – сем. Apidae; *Halictus maculatus* (Smith, 1848), *Lasioglossum lativentre* (Schenk, 1853), *L. leucopus* (Kirby, 1802) – сем. Halictidae; *Chelostoma fuliginosum* (Panzer, 1798) – сем. Megachelidae.

В годы исследований фертильность пыльцы ч. обыкновенной в природных популяциях колебалась от 67 до 85%. У некоторых растений она была резко снижена – до 7.1%. Ещё со времен Ч. Дарвина [Darwin, 1877] известно, что у всех гинодиэичных видов, наряду с растениями с обоеполами или только с андростерильными цветками, отмечаются особи переходного типа. Цветки последних имеют тычинки на различных стадиях редукции, что, бесспорно, указывает на происхождение андростерильных женских цветков от обоеполых путём редукции андроцея. Переходные формы у гинодиэичных растений отмечены и другими авторами [Хохлов, 1968; Гогина, 1970, 1973 и др.]. Цветки таких форм имеют пыльники, которые вскрываются обычно только частично и содержат небольшой процент фертильной пыльцы. Этот половой полиморфизм, проявляющийся на цитологическом уровне, хорошо заметен именно на примере гинодиэичных растений [Демьянова, 1982]. Значительные колебания в фертильности пыльцы у различных особей ч. обыкновенной зарегистрированы и в условиях интродукции.

Изучение семенной продуктивности в природных популяциях ч. обыкновенной в 2002–2003 гг. (табл. 2) доказало её более высокую значимость у обоеполых цветков. У последних выше показатели в расчете на цветок, больше процент семенификации (ПС), а также процент плодоцветения (ПП). В 2004 г. такой разницы не обнаружено.

Таблица 2

Элементы семенной продуктивности видов *Prunella* L. при свободном опылении в природе и в интродукции в Пермском крае

Год наблюдений и условия опыта	Половая форма цветков	Выборка, n	ПП, %	В расчете на цветок		
				M ± m	td	ПС, %
<i>Prunella vulgaris</i> L.						
2002 г., в природе	обоеполый	50	87.2	2.18 ± 0.04	3.7	54.5
	женский	50	81.1	1.88 ± 0.07		47.0
2003 г., в природе	обоеполый	520	89.0	3.21 ± 0.06	4.2	80.3
	женский	520	80.8	2.82 ± 0.07		70.5
2004 г., в природе	обоеполый	150	92.7	3.50 ± 0.11	1.92	87.0
	женский	150	90.0	3.20 ± 0.11		80.0
2008 г., в интродукции	обоеполый	728	51.1	1.69 ± 0.07	-	42.3
2009 г., в интродукции	обоеполый	200	85.3	3.3 ± 0.07	-	82.5
2010 г., в интродукции	обоеполый	1000	89.5	3.5 ± 0.12	-	87.5
<i>Prunella grandiflora</i> (L.) Jacq.						
2010 г., в интродукции	обоеполый	500	98.8	3.68 ± 0.16	-	92.0
2016 г., в интродукции	обоеполый	600	93.5	3.26 ± 0.01	-	81.5
2017 г., в интродукции	обоеполый	340	58.5	1.63 ± 0.01	-	40.8

Окончание табл. 2

Год наблюдений и условия опыта	Половая форма цветков	Выборка, n	ПП, %	В расчете на цветок		
				М ± m	td	ПС, %
2018 г., в интродукции	обоеполый	1000	81.5	2.65 ± 0.002	-	66.3
2019 г., в интродукции	обоеполый	1000	61.5	1.58 ± 0.01	-	39.5
<i>Prunella laciniata</i> L. var. <i>subintegra</i> Hamilt.						
2008 г., в интродукции	обоеполый	126	62.7	2.1 ± 0.12	-	52.5
2009 г., в интродукции	обоеполый	200	63.0	1.31 ± 0.14	-	32.8
2010 г., в интродукции	обоеполый	500	89.0	2.96 ± 0.14	-	74.0
<i>Prunella laciniata</i> L. var. <i>pinnatifida</i> (Koch.) Briq.						
2010 г., в интродукции	обоеполый	500	88.4	3.01 ± 0.14	-	75.3

Условные обозначения: ПП – процент плодоцветения; ПС – процент семенификации; td – коэффициент достоверности.

В интродукции из-за малочисленности особей этого вида семенная продуктивность изучена только у гермафродитных растений (данные за 2009–2010 гг., табл. 2). Обращает на себя внимание довольно высокий процент семенификации, отмеченный как в природных местообитаниях, так и в интродукции. Подобное обстоятельство является свидетельством успешного завязывания семян у ч. обыкновенной в различных условиях произрастания. Исключение представляет данный признак в 2008 г., характеризовавшемся крайне неблагоприятными погодными условиями, затруднявшими активность насекомых-опылителей.

Установление массы семян у обеих половых форм из природных популяций (табл. 3) продемонстрировало связь между семенной продуктивностью в расчете на цветок (плод), процентом се-

менификации и весом формирующихся у них семян. При более высоких показателях семенной продуктивности вес семян также выше (2003 г.), а при отсутствии разницы между ними он почти одинаков (2004 г.). По мнению зарубежных исследователей [Winn, 1992; Winn, Gross, 1993], для ч. обыкновенной характерны вариации в весе семян, обусловленные разными причинами. Таковыми могут быть длина вегетационного периода в районе произрастания этого растения, различия между особями и соцветиями, число семян, приходящихся на один цветок (плод), положение цветка в соцветии и другие причины. Согласно суждению упомянутых исследователей, основную массу семян давали терминальные соцветия, вероятно, за счет более раннего раскрытия цветков на них по сравнению с пазушными соцветиями.

Таблица 3

**Масса семян обоеполой и женской форм черноголовки обыкновенной из природных популяций в 2003–2004 гг.**

Половая форма	М ± m	td
2003 г.		
Обоеполая	0.073 ± 0.003	3.3
Женская	0.061 ± 0.002	
2004 г.		
Обоеполая	0.072 ± 0.004	1.2
Женская	0.066 ± 0.003	

Определение всхожести семян обеих половых форм (табл. 4) показало небольшую разницу в пользу семян от гермафродитной формы (2004 г.) и достоверное отсутствие ее в 2003 г. Однако энергия прорастания семян, определяемая на 3–5 день, была всегда выше у женской формы. У последней семена образуются только после перекрестного опыления. Опыты с изоляцией генеративных побегов обоеполых растений (n=15) привели к неоднозначным результатам: отдельные растения (n=10) обильно завязывали семена, у других (n=3) отмечено крайне слабое завязывание семян, а третьи (n=2) совсем не завязывали семян. Данный эксперимент подтверждает наличие разной степени

совместимости растений в составе популяций черноголовки обыкновенной.

## 2. Черноголовка крупноцветковая (*Prunella grandiflora* (L.) Jacq.)

Изучение половой структуры популяций этого растения в лесостепном ЦЧЗ, проведенное в течение двух сезонов [Демьянова, 2013], показало, что средний уровень женской формы у этого вида составляет менее 1% (0.85%). При этом число учтенных особей за два года наблюдений довольно значительное (1529). Таким образом, в системах скрещивания ч. крупноцветковой гинодиэция играет небольшую роль. Только перекрестное опыле-

ние наблюдается у незначительной части популяции, представленной андростерильными женскими

особями. Гиномоноэичные особи у этого вида также крайне редки, как и у ч. обыкновенной.

Таблица 4

**Всхожесть семян обоеполой и женской формы черноголовки обыкновенной в 2003–2004 гг.<sup>1</sup>**

Пол цветка	Среднее значение всхожести семян (%)	td	Среднее значение твердосемянности (%)	Среднее значение заплесневевших семян (%)
2003 г.				
Обоеполый	97.0 ± 1.08	2.87	2.50 ± 0.87	0.50 ± 0.29
Женский	88.75 ± 2.66		10.25 ± 2.72	1.0 ± 0.7
2004 г.				
Обоеполый	96.25 ± 0.48	3.57	3.00 ± 0.71	0.75 ± 0.23
Женский	94.00 ± 0.41		5.75 ± 0.25	0.25 ± 0.0

Примечание: <sup>1</sup> – семена собраны в заказнике «Предуралье» (Пермский край)

Ч. крупноцветковая цветет с середины июня до середины сентября. Как и у предыдущего вида, цветение начинается с нижних мутовок. Соцветие с крупными (20–27 мм длиной) сине-фиолетовыми цветками, хорошо заметными для опылителей. К тому же верхняя пара листьев отдалена от соцветия, что делает цветки еще более видимыми для насекомых.

В антропоэкологическом отношении у ч. крупноцветковой и ч. обыкновенной много общих особенностей в прохождении фаз цветения отдельных цветков и особей. Обоеполые цветки у нее также протандричны. Продолжительность жизни обоеполого цветка примерно 72 ч., но в жаркую и сухую погоду сокращается до 48–50 ч. Женские цветки и особи процветают быстрее.

В разные годы исследования фертильность пыльцы в природных популяциях колебалась от 69 до 75%, а в условиях интродукции у одновозрастных особей она изменялась от 48 до 96%. Таким образом, как и у ч. обыкновенной, у этого растения наблюдалось проявление полового полиморфизма на цитологическом уровне [Демьянова, 1982].

Семенная продуктивность в расчете на цветок в условиях интродукции, где были представлены лишь гермафродитные особи, была довольно успешной, о чем свидетельствуют показатели ПС (см. табл. 2). Более низкая семенная продуктивность зарегистрирована в 2017 и 2019 гг., когда погода в июле-августе из-за большого числа пасмурных и дождливых дней была неблагоприятной для лета насекомых-опылителей. Отмеченная закономерность хорошо подтверждается и показателями структуры семенной продуктивности: в годы, благоприятные для высокой активности опылителей (2016 и 2018 гг.), больший процент цветков завязывают по 4 зрелых и, напротив, меньше цветков остаются бесплодными в сравнении с 2017 и 2019 гг., неблагоприятными для насекомых-опылителей. При изоляции генеративных побегов (n=10) получены крайне неодинаковые результаты: от обильного завязывания семян до единичного или даже полного их отсутствия. Вероятно, как и у

ч. обыкновенной, степень самосовместимости у разных растений бывает различной.

### 3. Черноголовка разрезная (*Prunella laciniata* L.)

В коллекции УБС были представлены только гермафродитные растения двух разновидностей ч. разрезной: *P. laciniata* var. *subintegra* Hamilt. – с цельными листьями и *P. laciniata* var. *pinnatifida* (Koch.) Briq. – с перисто рассеченными листьями [Борисова, 1954]. Последний выпал из коллекции зимой 2011 г. из-за коммунальной аварии.

Цветки ч. разрезной (*P. laciniata* var. *subintegra* Hamilt.) желтовато-белого цвета. Венчик длиной около 12–13 мм и лишь немного длиннее чашечки. Цветки этого вида реже посещаются опылителями, чем цветки предыдущих двух видов.

В антропоэкологическом плане отличие этого вида от предыдущих заключается в том, что пыльники в цветках ч. разрезной вскрываются раньше, чем у ч. обыкновенной и крупноцветковой: всегда на стадии рыхлого бутона. Тычиночная стадия продолжается около 24 ч. Столбик пестика короче, чем у предыдущих видов. Рыльце на стадии бутона имеет вилочковидную форму. При проведении ацетокарминового анализа отмечено, что проросшие пыльцевые зёрна бывают обнаружены только на рыльцах с максимально расставленными лопастями на вторые сутки цветения. Самоопыление возможно в конце тычиночной стадии при уже зрелом рыльце. Продолжительность жизни цветка составляет около 72 ч., а в жаркую и сухую погоду сокращается до 48 ч. Фертильность пыльцы у этого подвида в 2008 г. составила 65.5% (при выборке 10 растений). Фактическая семенная продуктивность в расчете на цветок (плод) была сравнительно невысокой в 2008–2009 гг., о чем свидетельствуют показатели ПП и ПС (см. табл. 2). Напротив, в 2010 г. при ясной и солнечной погоде и, следовательно, активном лете опылителей, семенная продуктивность значительно повысилась.

К сожалению, из-за гибели второго подвида

ч. разрезной (*P. laciniata* var. *pinnatifida* (Koch.) Briq.) наблюдения проведены только в 2010 г. и нуждаются в повторении опыта. Судя по предварительным данным, семенная продуктивность этого подвида примерно такая же, как и у предшествующего в том же году (см табл. 2).

### Заключение

Многолетние наблюдения за половой структурой природных популяций черноголовки обыкновенной свидетельствуют, что у этого растения гинодиэция как половая форма играет неодинаковую роль как в разных ботанико-географических районах, так и в разных местообитаниях в пределах одного района. Участие женских особей в ценопопуляциях с их гарантированным перекрёстным опылением с помощью насекомых-опылителей было весьма неодинаковым. Обоеполые особи этого вида совмещают перекрёстное опыление с самоопылением в форме автогамии и гейтоногамии. Свидетельством последнего является завязывание семян при изоляции генеративных побегов, хотя и крайне неодинаковое у разных особей. Отличия в успешности завязывания семян при изоляции может свидетельствовать о неодинаковом проявлении самосовместимости особей в ценопопуляциях и, следовательно, их разной семенной продуктивности в природе и опыте. Черноголовка крупноцветковая так же, как и черноголовка обыкновенная, совмещает перекрёстное опыление с самоопылением. Высокая декоративность, длительность цветения, успешное завязывание семян и высокая зимостойкость в условиях интродукции позволяют рекомендовать черноголовку крупноцветковую для озеленения скверов и парков на Урале.

### Библиографический список

- Абрамова Л.И. Род Черноголовка – *Prunella* L. // Биологическая флора Московской области. М.: Аргус, 1996. Вып. 12. С. 113–123.
- Базилевская Н.А. Теория и методы интродукции растений. М.: Изд-во МГУ, 1964. 132 с.
- Борисова А.Г. Род Черноголовка – *Prunella* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 20. С. 494–498.
- 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.
- Гогина Е.Е. О некоторых особенностях цветения тимьянов // Бюллетень Главного ботанического сада. 1970. Вып. 77. С. 64–71.
- Гогина Е.Е. О наследовании женской двудомности у *Thymus loevyanus* Opiz. // Бюллетень Главного ботанического сада. 1973. Вып. 88. С. 54–59.
- Годин В.Н. Распространение гинодиэзии в системе APG IV // Ботанический журнал. 2019. Т. 104, № 5. С. 669–683.
- Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодиэзии у цветковых растений // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
- Демьянова Е.И. Фертильность пыльцы у гинодиэчных растений лесостепного Зауралья // Экология опыления растений. Пермь, 1982. С. 93–106.
- 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. 35 с.
- Демьянова Е.И. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралье и Зауралье) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 10. С. 1297–1315.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм некоторых степных растений Центрально-Черноземного заповедника // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2013. Вып. 2. С. 11–18.
- Дикорастущие полезные растения России / под ред. А.Л. Буданцева и Е.Е. Лесиовской. СПб: Изд-во СПХФА. 2001. 663 с.
- Дутова Е.В., Мяделец М.А., Карпова М.Р. Иммуностимулирующие свойства некоторых растений Сибири // Фармация. 2015. № 2. С. 51–53.
- Закамская Е.С., Скочилов Е.А. Характеристика ценопопуляций *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) // Растительные ресурсы. 2010. Вып. 4. С. 55–62.
- 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.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 351 с.
- Левина Р.Е. Биология семенного размножения как научная проблема // Вопросы биологии семенного размножения: учен. зап. УГПИ, 1965. Т. 20, вып. 6. С. 38–65.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с.
- 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 гинодиэзии у растений // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 1. С. 3–15.

- Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения 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.
- Хохлов С.С. Происхождение гинодиэцичных видов в свете исследований эволюции цветка при апомиксисе // Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 3–30.
- Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. London: John Murray, 1877. 352 p.
- Fryxell P. Mode of reproduction of higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23, № 3. P. 135–233.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. Bd. II, T. 2. 705 s.
- Qu L., Widrlechner M.P. Variation in the Breeding System of *Prunella vulgaris* L. // Hort Science. 2011. 46(5). P. 688–692.
- Winn A.A. Proximate and ultimate sources of within-individual variation in seed mass in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78, № 6. P. 838–844.
- Winn A.A., Werner P.A. Regulation in seed yield within and among populations of *Prunella vulgaris* L. // Ecology. 1987. Vol. 68, № 3. P. 1224–1233.
- References**
- Abramova L.I. [Genus *Prunella* L.]. *Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological flora of Moscow region]. Moscow, Argus Publ., 1996, Iss. 12, pp. 113–123. (In Russ.).
- Basilevskaya N.A. *Teorija i metody introdukcii rastenij* [Theory and methods of plant introduction]. Moscow, MGU Publ., 1964. 132 p. (In Russ.).
- Borisova A.G. *Rod Prunella – Prunella L.* [*Prunella* L. genus]. *Flora SSSR* [Flora USSR]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1954, V.20, pp. 494–498. (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.).
- Gogina E.E. [About some details in *Thymus* flowering]. *Bjulleten' Glavnogo botaničeskogo sada*. Iss. 77 (1970): pp. 64–71. (In Russ.).
- Gogina E.E. [About inheritance of female dioecy of *Thymus loevyanus* Opiz]. *Bjulleten' Glavnogo botaničeskogo sada*. Iss. 88 (1973): pp. 54–59. (In Russ.).
- Godin V.N. [Extent of gynodioecy in APY IV system]. *Botaničeskij žurnal*. V. 104, N 5 (2019): pp. 669–683. (In Russ.).
- Godin V.N., Demyanova E.I. [About extent of gynodioecy in Angiosperms]. *Botaničeskij žurnal*. V. 98, N 12 (2013): pp. 1465–1487. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [Pollen fertility of gynodioecic plants of forest-steppe Zauralie]. *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of pollination of plants]. Perm, 1982, pp 93–106. (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 cvetkovykh rastenij*. Avtoref. diss. doktora biol. nauk [Sexual polymorphism of Angiosperms. Abstract Dokt. Diss.]. Moscow, 1990. 35 p. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [Spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Preduralie and Zauralie)]. *Botaničeskij žurnal*. V. 96, N 10 (2011): pp. 1297–1315. (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.).
- Budancev A.L., Leviovskaya E.E., eds. *Dikorastuščie poleznye rastenija Rossii* [Wild useful plants of Russia]. St-Peterburg, SPCPA Publ., 2001. 663 p. (In Russ.).
- Dutova E.V., Myadelec M.A., Karpova M.R. [Immunostimulating features of some plants of Siberia]. *Farmacia*. N 2 (2015): pp. 51–53. (In Russ.).
- Zakamskaya E.S., Skochilov E.A. [Characteristics of coenopopulations of *Prunella vulgaris* (Lamiaceae)]. *Rastitel'nye resursy*, Iss. 4 (2010): pp. 55–62. (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.).
- Lakin G.F. *Biometrija* [Biometry]. Moscow, Vysshaja Shkola Publ., 1990. 351 p. (In Russ.).
- Levina R.E. [Biology of seed reproduction as a scientific problem]. *Voprosy biologii semennogo razmnoženija* [Questions of seed propagation biology]. Ulyanovsk, 1965, V. 20, Iss. 6, pp. 38–65. (In Russ.).
- Pausheva Z.P. *Praktikum po citologii rastenij* [Practicum in plant cytology]. Moscow, Kolos Publ., 1974. 288 p. (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.).
- 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.).
- Rastения природной флоры СССР. Краткие итоги introdukcii*. [Plants of the natural flora of the USSR. Results of introduction]. Moscow, AN SSSR Publ., 1961. 359 p. (In Russ.).
- Spravočnik po proraščivaniju pokojaščichsja semjan* [Handbook of dormant seeds germination]. Leningrad, Nauka Publ., 1985. 346 p. (In Russ.).
- Hohlov S.S. [Appearance of gynodioecic species concerning study of flower evolution while apomixis]. *Apomixis i citoembriologija rastenij* [Apomixis and plant cytoembryology]. Saratov, SGU Publ., 1968, pp. 3–30. (In Russ.).
- Darwin C. The different forms of flowers on plants on the same species. London, John Murray Publ., 1877, 352 p.
- Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants. *Bot. Rev.* V. 23, N 3 (1957): pp. 135–233.
- 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.
- Qu L., Widzlechner M.P., Variation in the Breeding System of *Prunella vulgaris* L. *Hort Science*. V. 46, N 5 (2011): pp. 688–692.
- Winn A.A. Proximate and ultimate sources of within-individual variation in seed mass in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). *American J. Bot.* V. 78, N 6 (1991): pp. 838–844.
- Winn A.A., Werner P.A. Regulation in seed field within and among populations of *Prunella vulgaris* L. *Ecology*, V. 68, N3 (1987): pp. 1224–1233.

Поступила в редакцию 24.03.2020

#### 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. О половом полиморфизме в роде *Prunella* L. // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2020. Вып. 2. С. 78–86. DOI: 10.17072/1994-9952-2020-2-78-86.

Demyanova E.I. [About sexual polymorphism in genus *Prunella* L.]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 2 (2020): pp. 78–86. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2020-2-78-86.



