

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ГИНОДИЭЦИЧНОГО ВИДА *AJUGA REPTANS* В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В.Н. Годин, Л.Р. Ахметгариева

Московский педагогический государственный университет,
129164, Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Россия, e-mail: vn.godin@mpgu.ru

Изучены особенности завязывания семян и семенная продуктивность у гинодиэцичного вида *Ajuga reptans* в условиях Московской области. Показано, что у обоеполых цветков *A. reptans* соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков (P/O) варьирует от 592 до 731. Установлено, что *A. reptans* – факультативно ксеногамный вид, который способен завязывать семена как в результате ксеногамного, так и геитоногамного опыления с помощью насекомых в пределах плотных соцветий с одновременным цветением большого числа цветков. Выявлено, что при искусственном опылении обоеполых и пестичных цветков *A. reptans* завязывание семян и семенная продуктивность не различаются. При свободном опылении (в естественных условиях) семенная продуктивность обоеполых цветков и обоеполых особей выше, чем пестичных цветков и женских особей. Рассмотрены причины различий семенной продуктивности разных половых форм у *A. reptans*.

Ключевые слова: гинодиэция, *Ajuga reptans*, семенная продуктивность, Московская область.

ВВЕДЕНИЕ

Гинодиэция, или женская двудомность, – форма половой дифференциации цветковых растений, при которой в популяциях одного вида сосуществуют одновременно два типа особей: обоеполые и женские. Согласно современным данным, эта половая форма довольно широко распространена у покрытосеменных растений, насчитывая 1573 видов, 364 родов, 97 семейств и 36 порядков (Rivkin et al., 2016; Годин, 2019, 2020). Семейство Lamiaceae занимает второе место по абсолютному числу гинодиэцичных видов. В настоящее время в этом семействе выявлен 251 гинодиэцичный вид (3.2 % от объема семейства) и 46 гинодиэцичных родов (18.8 %). Гинодиэция привлекает большое внимание исследователей в совершенно разных аспектах. Ч. Дарвин (Darwin, 1877), впервые описавший эту половую форму, считал, что приспособительное значение гинодиэции заключается в большей плодовитости женских форм в сравнении с обоеполыми. Дальнейшие исследования показали, что у видов с женской двудомностью семенная продуктивность двух половых форм может очень сильно варьировать, когда более плодовитыми могут быть и обоеполые особи. Согласно исследованиям разных авторов (Zhang et al., 2008; Looy et al., 2011; Arnan et al., 2014; Демьянова, 2017, 2019), гинодиэцичные растения из семейства Lamiaceae можно разделить на три группы на основе соотношения семенной продуктивности обоеполых и женских особей. К первой группе относятся виды,

у которых семенная продуктивность женских форм выше, чем обоеполых: *Thymus marschallianus* Willd., *Mentha arvensis* L., *Glechoma hederacea* L., *Marrubium peregrinum* L., *Dracocephalum nutans* L. и др. Вторую группу объединяют виды с примерно одинаковой семенной продуктивностью обеих форм: *Salvia pratensis* L., *S. moldavica* Klokov. Третья группа включает виды с большей семенной продуктивностью обоеполых форм: *Salvia stepposa* Des.-Shost., *Marrubium praecox* Janka.

В качестве объекта наших исследований выбрана *Ajuga reptans* L. – многолетнее вегетативно подвижное надземностолонное кистекорневое травянистое растение с симподиально возобновляющимися анизотропными, ди- или полициклическими побегам, неморальный мезофит, гемикриптофит (Teteryuk et al., 2001). Согласно нашим данным (Годин и др., 2020), синфлоресценция у данного вида – верхушечный открытый брактеозный тирс, составные элементы которого 3- или 5-цветковые цимоиды. Дизъюнктивный ареал вида охватывает Скандинавию, Среднюю и Атлантическую Европу, западную часть Средиземноморья, европейскую часть России до Урала, большую южную часть Восточной Сибири, Кавказ, Малую Азию и Иран. *A. reptans* входит в состав травостая мезофитных и мезоксерофитных широколиственных листопадных лесов, вторичных послелесных лугов, формирующихся на месте широколиственных лесов, естественных и антропоген-

ных нитрофильных сообществ затененных мест, а также произрастает на вырубках и гарях (Teteryuk et al., 2001).

Изучение особенностей цветения обоеполюх и женских особей *A. reptans* показало, что обоеполюе цветки характеризуются слабо выраженной протандрией, оба типа цветков обладают большой продолжительностью жизни (до 14–15 суток в случае отсутствия опыления), нет четкой акропетальной последовательности в порядке зацветания цветков в тирсе, раскрытие цветков происходит в течение почти всего светового дня (Годин, Ахметгариева, 2019; Годин и др., 2020). Несомненно, что такие анэкологические особенности половых форм оказывают влияние и на завязываемость семян, и семенную продуктивность *A. reptans*.

Согласно немногочисленным литературным источникам, для ряда представителей рода *Ajuga* L. характерно совмещение ксеногамного и авто-

гамного способов опыления (Ruiz De Clavijo, 1997; Ganie et al., 2015). Сведения о семенной продуктивности *A. reptans* касаются только обоеполюх особей. По данным ряда авторов (Смирнова, 1987; Teteryuk et al., 2001), потенциальная семенная продуктивность обоеполюх особей этого вида составляет в среднем 150–220 семязачатков на генеративный побег, а реальная варьирует от 75 до 200 семян на побег. Вышеперечисленные авторы показали, что семенное размножение у *A. reptans* играет второстепенную роль в самоподдержании популяций этого вида, уступая вегетативному размножению. Однако сведения о семенной продуктивности *A. reptans* как гинодиэичного вида в имеющейся литературе полностью отсутствуют. В связи с этим мы изучили ряд особенностей, характеризующих систему размножения этого вида, и сравнили семенную продуктивность обоеполюх и женских форм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение особенностей завязывания семян и семенной продуктивности *A. reptans* проводили в естественных условиях Московской области (окр. пос. Павловская Слобода) в течение 2017–2019 гг. Подсчет пыльцевых зерен, образуемых обоеполюми цветками *A. reptans*, проводили по общепринятой методике (Cruden, 1977). Для этого использовали по десять цветков с десяти обоеполюх особей. Для анализа брали цветки из разных частей тирса. Для каждого цветка определяли число пыльцевых зерен в одном произвольно выбранном нескрывшемся пыльнике. Подсчет пыльцевых зерен на препаратах проводили с использованием микроскопа “Биомед-5” при увеличении объектива 5× с окуляр-микрометром с сеточкой. Для определения количества пыльцы, образуемого цветком, полученное число пыльцевых зерен в пыльнике умножали на четыре (число тычинок в цветке). Поскольку для всего семейства *Lamiaceae* характерно наличие четырех фертильных семязачатков в завязи каждого цветка, отношение числа пыльцевых зерен к числу семязачатков определяли для каждого цветка путем деления числа пыльцевых зерен в цветке на четыре.

Изучение семенной продуктивности проводили по общепринятой методике (Вайнагий, 1974). За элементарную единицу семенной продуктивности у *A. reptans* мы принимали цветок. Из показателей семенной продуктивности, следуя И.В. Вайнагию (1974), мы выявляли потенциальную семенную продуктивность (число семязачатков на цветок), реальную семенную продуктивность (число спелых неповрежденных завязавшихся семян на цветок) и процентное соотношение между этими показателями – процент завязывания семян или процент семенификации. В дальнейшем ре-

зультаты по потенциальной и реальной семенной продуктивности в расчете на цветок переводили на особь. Для этой цели на 20 модельных особях каждой половой формы в естественных местообитаниях учитывали число всех цветков, формирующихся на особи. Число семязачатков в гинецее у видов семейства *Lamiaceae* строго фиксировано – четыре, так как у большинства видов этого семейства плод ценобий, распадающийся на четыре зрема, которые мы будем в дальнейшем называть семенами. В связи с этим мы подсчитывали число всех завязавшихся плодов в пределах тирса в фазу молочно-восковой спелости, когда нет потерь от осыпания, и хорошо отличаются завязавшиеся плоды от недоразвитых и сформированные семена от недоразвитых семязачатков в пределах плода.

Для изучения систем скрещивания у гинодиэичной *A. reptans* проводили следующие варианты искусственного опыления (в каждом варианте при подсчете семян использовали по 10 разных особей):

1. Скрещивание обоеполюх кастрированных цветков пылью обоеполюх цветков других особей. Накануне скрещивания с модельных растений удаляли все цветки, оставляя только бутоны, и помещали растения под марлевые изоляторы. Утром следующего дня проводили кастрацию обоеполюх цветков. После опыления цветки до полного созревания семян оставляли под изолятором.

2. Скрещивание обоеполюх кастрированных цветков пылью обоеполюх цветков этой же особи (гейтоногамия). В этом варианте за день до скрещивания кастрировали часть обоеполюх цветков у отдельных растений. Пыльцу цветков с этого же растения переносили на рыльца кастрированных обоеполюх цветков. Опыленные цветки изолировали до полного созревания семян.

3. Скрещивание пестичных цветков пыльцой обоеполюх цветков. Женские особи помещали под изолятор, оставляя лишь бутоны. Опыляли на 4–5-й день после раскрытия цветков и снова помещали под изолятор.

Эффективность исследуемых форм опыления изучали путем учета потенциальной, реальной семенной продуктивности и коэффициента семенификации при свободном цветении и при изоля-

ции растений согласно общепринятым методикам (Вайнагий, 1974).

Все полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определяли пределы варьирования (min–max), среднее значение (M), его ошибку (m). Сравнение средних арифметических проводили с помощью t -критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1–3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Один из косвенных показателей системы размножения представляет собой введенное в использование R.W. Cruden (1977) соотношение числа пыльцевых зерен к числу семязачатков в расчете на цветок. Согласно представлениям данного автора, этот показатель отражает вероятность попадания на каждое рыльце необходимого количества пыльцы для успешного завязывания семян. Подсчет числа пыльцевых зерен в пыльниках обоеполюх цветков *A. reptans* показал следующее. Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков у *A. reptans* варьирует от 592 до 731. Следовательно, согласно классификации R.W. Cruden (1977), *A. reptans* относится к растениям, характеризующимся факультативной ксеногамией. Другими словами, для этого вида преимущественным типом опыления будет ксеногамия, но вместе с тем возможна и автогамия как запасной вариант опыления в случае неудачного перекрестного опыления. Для более детальной характеристики системы размножения нами были проведены искусствен-

ные скрещивания в разных комбинациях: скрещивание обоеполюх кастрированных цветков пыльцой обоеполюх цветков других особей, скрещивание обоеполюх кастрированных цветков пыльцой обоеполюх цветков этой же особи (гейтоногамия), скрещивание пестичных цветков пыльцой обоеполюх цветков (табл. 1–3).

Как показали наши наблюдения, семенная продуктивность у обоеполюх цветков *A. reptans* в расчете на один цветок больше, чем у пестичных. Необходимо отметить, что такая тенденция наблюдалась в течение всех трех лет наблюдений за семенной продуктивностью разных половых форм данного вида. Например, в 2019 г. обоеполюе цветки образовали в среднем 2.6 сформированных эремов, а пестичные – 1.5 ($t = 4.919$, $P = 3.5 \times 10^{-6}$). Такое же соотношение характерно и для расчета на особь (см. табл. 1). Например, в 2019 г. реальная семенная продуктивность обоеполюх и женских особей *A. reptans* составила соответственно 174.3 и 103.3 эрема ($t = 4.019$, $P = 0.0001$). Сходные данные

Таблица 1

Семенная продуктивность обоеполюх и женских форм *Ajuga reptans* в разные года исследования (на один генеративный побег)

Seed production of bisexual and female plants of *Ajuga reptans* in different years of study (per one generative shoot)

Признак	Половая форма*	2017 г.		2018 г.		2019 г.	
		Min–max	$M \pm m$	Min–max	$M \pm m$	Min–max	$M \pm m$
Число цветков в мутовке, шт.	о	4.5–8.7	7.2 ± 0.3	5.0–7.9	6.7 ± 0.2	4.8–8.1	6.9 ± 0.3
	ж	4.2–7.2	6.0 ± 0.4	4.7–6.8	5.7 ± 0.3	4.9–7.0	5.8 ± 0.5
Число мутовок, шт.	о	11–18	13.2 ± 0.5	12–18	12.9 ± 0.5	10–17	12.2 ± 0.6
	ж	12–17	12.5 ± 1.2	11–16	11.8 ± 1.3	10–15	12.0 ± 1.2
Число цветков, шт.	о	50–128	85.5 ± 5.2	46–130	86.2 ± 5.1	48–126	84.5 ± 5.5
	ж	46–82	67.8 ± 8.5	42–78	66.9 ± 7.1	49–80	68.7 ± 8.1
Потенциальная семенная продуктивность, шт.	о	188–358	337.5 ± 21.3	197–360	336.9 ± 20.1	192–367	338.2 ± 22.1
	ж	198–318	273.4 ± 31.8	193–317	273.3 ± 31.3	196–320	274.7 ± 32.2
Число эремов на один цветок, шт.	о	0–4	2.7 ± 0.1	0–4	2.5 ± 0.1	0–4	2.6 ± 0.2
	ж	0–4	1.6 ± 0.2	0–4	1.5 ± 0.1	0–4	1.5 ± 0.1
Реальная семенная продуктивность, шт.	о	140–198	173.6 ± 14.9	131–210	175.1 ± 13.6	137–202	174.3 ± 15.8
	ж	83–111	102.7 ± 7.2	88–121	102.3 ± 7.1	84–114	103.3 ± 7.9
Семенификация, %	о	56.1–70.2	63.9 ± 3.1	57.1–72.1	65.7 ± 4.0	55.4–71.4	64.1 ± 3.8
	ж	36.2–41.8	37.6 ± 1.8	37.1–41.2	39.7 ± 2.0	35.6–42.9	38.3 ± 1.9

* о – обоеполая, ж – женская.

**Особенности образования семян и плодов у обоеполых
и женских особей *Ajuga reptans* при разных вариантах опыления**

**Formation of seeds and fruits in bisexual
and female *Ajuga reptans* under different pollination conditions**

Вариант опыления	Число изученных цветков, шт.	Число завязавшихся плодов, шт.	Завязываемость плодов*, %
Свободное опыление обоеполых особей	523	340	65.0
Свободное опыление женских особей	501	320	38.3
Изоляция женских особей	437	0	0
Изоляция обоеполых особей	589	0	0
Кастрация обоеполых цветков с последующей изоляцией	483	0	0
Скрещивание обоеполых кастрированных цветков пыльцой обоеполых цветков других особей	471	460	97.7
Скрещивание обоеполых кастрированных цветков пыльцой обоеполых цветков этой же особи (гейтоногамия)	511	386	75.5
Скрещивание пестичных цветков пыльцой обоеполых цветков	492	484	98.4

* Число цветков, развившихся в плоды.

получены разными авторами для ряда гинодицичных видов из семейства Lamiaceae (Zhang et al., 2008; Looy et al., 2011; Arnan et al., 2014; Демьянова, 2017, 2019). Поскольку существует несколько причин подобных различий, мы постарались выяснить, с чем именно связана более высокая семенная продуктивность обоеполых цветков и особей у *A. reptans* в сравнении с пестичными цветками и женскими особями.

Нами осуществлена изоляция пестичных цветков для определения возможности апомиктического завязывания семян. Из 437 бутонов пестичных цветков на 10 экземплярах не завязалось ни одного эрема (см. табл. 2, 3). Отсутствие завязывания семян при изоляции свидетельствует об отсутствии автономного апомиксиса у этого вида.

У энтомофильной *A. reptans* семенная продуктивность в значительной степени зависит от посещаемости цветков насекомыми, а следовательно, от числа пыльцевых зерен, попадающих на рыльца цветков обоеполых или женских особей. Второй

возможной причиной различия в семенной продуктивности обоеполых и пестичных цветков является частичная стерильность семязачатков у одной из двух половых форм. Для выяснения этого проведено искусственное избыточное опыление. При этом *a priori* предполагалось, что избыточное нанесение пыльцы дает равные шансы образования семян у обеих половых форм. В таких условиях реальная семенная продуктивность будет зависеть от степени стерильности семязачатков в цветках обоеполых и женских растений (см. табл. 2 и 3). В качестве контроля использовали свободноопыляемые растения. Результаты свидетельствуют о том, что достоверных отличий по семенной продуктивности обоеполых и женских форм не выявлено. Обращает на себя внимание, что избыточное нанесение пыльцы приводит к почти 100%-му завязыванию семян у обеих половых форм. При искусственном избыточном опылении у обоеполых и женских особей увеличивается частота завязывания эремов. Число цветков обеих половых форм,

Таблица 3

**Структура семенной продуктивности у обоеполых
и женских особей *Ajuga reptans* при разных вариантах опыления**

**Structure of seed production in bisexual
and female *Ajuga reptans* under different pollination conditions**

Вариант опыления	Завязали, шт.				
	0 эремов	1 эрем	2 эрема	3 эрема	4 эрема
Свободное опыление обоеполых особей	254	7	14	4	244
Свободное опыление женских особей	222	26	181	43	29
Скрещивание обоеполых кастрированных цветков пыльцой обоеполых цветков других особей	0	0	0	59	412
Скрещивание обоеполых кастрированных цветков пыльцой обоеполых цветков этой же особи (гейтоногамия)	0	42	142	114	213
Скрещивание пестичных цветков пыльцой обоеполых цветков	0	0	0	44	448

содержащих по 3–4 эрема, больше по сравнению с вариантом свободного опыления. Например, у женских особей при избыточном опылении частота цветков, образующих 4 эрема, составляет 90.9 %, а при свободном опылении – 5.8 % (см. табл. 3).

Как уже упоминалось, одна из возможных причин различия в семенной продуктивности обеих половых форм – разная посещаемость их насекомыми-опылителями. Согласно литературным данным (Varga et al., 2013; Демьянова, 2017, 2019; Koparska, Masierowska, 2020), нектаропродуктивность обоеполых цветков у гинодиэцичных видов, как правило, выше, чем у пестичных. Кроме того, прямые наблюдения показывают, что насекомые-опылители более охотно посещают цветки обоеполых особей, чем женских. Последние с их меньшей заметностью (уменьшение размеров пестичных цветков в сравнении с обоеполыми) и пониженной нектаропродуктивностью менее привлекательны для насекомых, чем цветки обоеполых особей. Представляло большой интерес выяснить, какое количество пыльцы в естественных условиях попадает на рыльца цветков разных половых форм. С этой целью проводили микроскопирование в ацетокармине рылец пестичных и обоеполых цветков. В результате наблюдений было выяснено, что на рыльцах цветков обоеполых особей прорастает значительно больше пыльцевых зерен (в среднем 14.3 из 100 измерений), чем на пестичных (3.7 в среднем из 100 измерений). Следовательно, меньшая посещаемость насекомыми-опылителями пестичных цветков – главная причина более высокой семенной продуктивности обоеполых особей у *A. reptans* в сравнении с женскими.

У обоеполых цветков при изоляции на самоопыление также наблюдается отсутствие образования эремов (см. табл. 2, 3). Обоеполые цветки *A. reptans* характеризуются слабо выраженной протандрией, что несколько затрудняет возможность автогамии, но не исключает ее полностью (Годин и др., 2020). С другой стороны, возможна гейтоногамия у *A. reptans*. По нашим наблюдениям продолжительность жизни обоеполых цветков в изоляции увеличивается до 14–15 дней, тогда как в естественных условиях цветок обычно функционирует 9–12 дней. При изоляции в тирсе вследствие увеличения продолжительности жизни отдельных цветков находится масса раскрывшихся, что может способствовать гейтоногамии при свободном опылении. Пыльца при изоляции соцветия довольно долго сохраняется в пыльниках практически до их полного увядания. При изоляции рыльце выставляется из цветка несколько больше, чем при отсутствии изоляции соцветий.

Сравнивая семенную продуктивность при искусственном опылении в разных вариантах скре-

щивания, можно сделать вывод, что наибольший процент образования эремов наблюдается при искусственном опылении обоеполых и женских особей (см. табл. 2, 3). Такие варианты искусственного скрещивания, как перекрестное опыление обоеполых цветков пыльцой цветков других особей и опыление пестичных цветков пыльцой обоеполых цветков, наиболее близки к ситуациям, возникающим в естественных условиях. Исходя из этого, представляет интерес сравнить данные, полученные при таких вариантах искусственного опыления с семенной продуктивностью у обоеполых и женских особей в естественных условиях (см. табл. 2, 3). Согласно нашим исследованиям при искусственном перекрестном опылении обоеполых цветков пыльцой цветков других особей процент образования эремов от числа возможных больше (97.7 %), чем у обоеполых особей, опыляющихся свободно (65.0 %). Кроме того, процент цветков, давших по 3–4 эрема, больше при таком варианте искусственного опыления (100 %), чем в естественных условиях (47.4 %). Семенная продуктивность в расчете на один цветок тоже больше при таком варианте искусственного опыления (в среднем 3.9 эрема), чем при свободном опылении (в среднем 2.6 эремов). Аналогичные данные получены и при искусственном опылении женских особей. И в этом варианте скрещивания процент образования эремов от числа возможных при искусственном опылении больше (семенификация – 98.4 %) в сравнении с естественными условиями (38.3 %). Доля цветков, давших по 3–4 эрема, также выше при искусственном опылении (100 %), чем при свободном опылении пестичных цветков в естественных условиях (14.4 %). Семенная продуктивность в расчете на один цветок также выше при искусственном опылении: соответственно 3.9 и 1.5 эрема на один цветок. Скорее всего, больший процент образования эремов от числа возможных и повышение частоты завязывания семян при искусственных опылениях в сравнении с естественными условиями связаны с нанесением большего количества пыльцы на рыльце, что достигается в условиях опыта.

Обращает на себя внимание тот факт, что при искусственном опылении женских особей процент образования эремов от числа возможных и повышенная частота завязывания семян не отличаются от данных, полученных при искусственном перекрестном опылении обоеполых особей. Кроме того, при избыточном нанесении пыльцы, осуществляемом в опытах, в обоих вариантах число образовавшихся эремов достигает своей максимальной величины. Можно высказать предположение, что для *A. reptans* не характерна женская стерильность (у обоеполых и женских особей). И, действительно, при искусственном опылении

не бывает недостатка в пыльце, а потому частичную завязываемость семян у обеих половых форм при свободном опылении в естественных условиях можно связать с недостаточностью опыления, осуществляемого насекомыми.

Нами осуществлен и вариант искусственной гейтоногамии у обоеполюх особей *A. reptans*. У этого вида автогамия полностью не исключена из-за сравнительно слабо выраженной протандрии. Результаты этого варианта опыления значительно превосходят данные, полученные при свободном опылении. Так, при гейтоногамном опылении процент образования зремов от числа возможных равен 75.5, а при свободном опылении – 65.0 (см. табл. 1, 2). Также наблюдаются существенные различия с результатами искусственного перекрестного опыления обоеполюх особей. Разница здесь составляет почти 22 %, что, по-видимому, свидетельствует о влиянии качества пыльцы на семенную продуктивность. Для факультативно ксеногамного вида *A. reptans*, вероятно, более предпочтительна пыльца других особей, а не собственная. Однако, что очень важно, при неудавшемся перекрестном опылении завязывание плодов может осуществляться за счет гейтоногамии. Вероятный механизм – перенос пыльцы насекомыми, одновременно посещающими многочисленные функционирующие ниже- и вышерасположенные цветки в тирсе.

Изучение особенностей размножения, завязывания семян и семенной продуктивности обоеполюх и женских особей *A. reptans* показало следующее:

1. *A. reptans* – факультативно ксеногамный вид, который способен завязывать семена как в результате ксеногамного, так и автогамного опыления с помощью насекомых. У обоеполюх цветков соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков (P/O) у *A. reptans* варьирует от 592 до 731.

2. В пределах многоцветкового тирса обоеполюх особей *A. reptans* при одновременном цветении довольно большого числа цветков возможна гейтоногамия из-за наличия самосовместимости обоеполюх цветков и посещения многих цветков насекомыми-опылителями.

3. При разных вариантах искусственного опыления завязывание семян и семенная продуктивность обоеполюх и пестичных цветков не различаются, что связано с избыточным количеством пыльцевых зерен, попадающих на рыльца цветков разных половых форм.

4. При свободном опылении семенная продуктивность обоеполюх цветков и обоеполюх особей выше, чем пестичных цветков и женских особей соответственно, что обусловлено попаданием меньшего числа пыльцевых зерен на рыльца пестичных цветков из-за недостаточности опыления, осуществляемого насекомыми.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вайнагий И.В.** О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. 59(6):826–831.
- Годин В.Н.** Распространение гинодизии в системе APG IV // Бот. журн. 2019. 104(5):669–683. <https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Годин В.Н.** Распространение гинодизии у цветковых растений // Бот. журн. 2020. 105(3):236–252. <https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Годин В.Н., Ахметгариева Л.Р.** Гинодизия *Ajuga reptans* (Lamiaceae) в Московской области // Бот. журн. 2019. 104(8):1211–1227. <https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- Годин В.Н., Куранова Н.Г., Ахметгариева Л.Р.** Особенности цветения гинодизичного вида *Ajuga reptans* (Lamiaceae) в Московской области // Изв. вузов. Поволжский регион. Естественные науки. 2020. 3:14–26. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2020-3-2>
- Демьянова Е.И.** Половая структура популяций и семенная продуктивность *Stachys palustris* L. s. l. на Урале // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 2017. 1:1–9.
- Демьянова Е.И.** Семенная продуктивность *Nepeta grandiflora* M. Bieb. и *N. sibirica* L. (Lamiaceae) при интродукции в Пермском крае // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 2019. 2:117–123. <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-2-117-123>
- Смирнова О.В.** Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 208 с.
- Arnán X., Escolà A., Rodrigo A., Bosch J.** Female reproductive success in gynodioecious *Thymus vulgaris*: pollen versus nutrient limitation and pollinator foraging behaviour // Bot. J. Linn. Soc. 2014. 175(3):395–408. <https://doi.org/10.1111/boj.12173>
- Cruden R.W.** Pollen-ovule ratios – conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. 1977. 31(1):32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
- Darwin C.** The different forms of flowers on plants on the same species. London, 1877. 352 p.
- Ganie A.H., Tali B.A., Nawchoo I.A., Reshi Z.A.** A mechanism of self-pollination in *Ajuga bracteosa* Wallich ex Benth // Current Science. 2015. 108(10):1793–1795. <https://doi.org/10.18520/cs%2Fv108%2Fi10%2F1793-1795>
- Konarska A., Masierowska M.** Structure of floral nectaries and female-biased nectar production in protandrous species *Geranium macrorrhizum* and *Geranium phaeum* // Protoplasma. 2020. 257(2): 501–523. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01454-3>

- Looy Van K., Honnay O., Breynne P.** Adaptive strategy of a spreading gynodioecious plant species (*Origanum vulgare*, Labiatae) in a riparian corridor // Plant Ecol. Evol. 2011. 144(2):138–147. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2011.549>
- Rivkin R., Case A., Caruso C.** Why is gynodioecy a rare but widely distributed sexual system? Lessons from the Lamiaceae // New Phytol. 2016. 211(2):688–696. <https://doi.org/10.1111/nph.13926>
- Ruiz De Clavijo E.** A comparative study of the reproductive biology of two *Ajuga* species (Lamiaceae) in the Southwest of the Iberian Peninsula // Inter. J. Plant Sci. 1997. 158(3):282–291. <https://doi.org/10.1086/297439>
- Sokal R.R., Rohlf F.J.** Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. N. Y., 2012. 937 p.
- Teteryuk L.V., Dymova O.V., Golovko T.K.** Morphophysiological and population adaptations of *Ajuga reptans* L. at the northern boundary of its range // Russ. J. Ecol. 2001. 32(3):191–197. <https://doi.org/10.1023/A:1011314311971>
- Varga S., Nuortila C., Kytöviita M.M.** Nectar sugar production across floral phases in the gynodioecious protandrous plant *Geranium sylvaticum* // PLoS ONE. 2013. 8(4):e62575. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062575>
- Zhang Y.W., Wang Y., Yu Q., Zhao J.M.** Sex expression, female frequency, and reproduction output in a gynodioecious clonal herb, *Glechoma longituba* (Lamiaceae) // Plant Ecol. 2008. 199:255–264. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9430-1>

SEED PRODUCTION OF THE GYNODIOECIOUS SPECIES *AJUGA REPTANS* IN THE MOSCOW REGION

V.N. Godin, L.R. Akhmetgarieva

Moscow Pedagogical State University,

6, Kibalchicha str., bldg. 3, Moscow, 129164, Russia, e-mail: vn.godin@mpgu.su

The reproductive biology of *Ajuga reptans* (Lamiaceae) was studied in the Moscow region. *A. reptans* is a perennial, chasmogamous species that occurs relatively frequently in Molinio-Arrhenatheretea, Agrostietea stoloniferae, Galio-Urticetea dioicae, and Carpino-Fagetetea communities. According to our data (Godin, Akhmetgarieva, 2019), *A. reptans* is a gynodioecious species that forms two types of flowers on the different plants. Gynodioecy is a type of a breeding system where, when pistillate flowers are produced on some plants, it perfects flowers on other plants (Rivkin et al., 2016; Godin, 2019, 2020). There is too little information about the reproductive system of *A. reptans* as the gynodioecious species. The reproductive biology of *A. reptans* was studied, specifically addressing the following: P/O ratio, breeding system, and seed production. Pollination and breeding system observations were carried out in a natural population. A gauze bag was used to bag 10 inflorescences from 10 different individual plants; the remaining inflorescences (control) were always within sight of potential pollinators. Because bagged perfect and pistillate flowers of *A. reptans* produced no fruits, newly opened flowers were hand-pollinated with pollen from the same flower or from the other plants and the flowers were subsequently bagged in order to detect self-incompatibility. The presence of agamospermy was investigated by emasculating flowers immediately before anthesis, followed by bagging. The number of seeds produced in each treatment was counted at the end of fructification. The mean values of the P/O ratio for *A. reptans* flowers were from 592 to 731. According to ideas of R.W. Cruden (1977), *A. reptans* refers to the facultative xenogamic species. Neither two types of sexual plants produced seeds from emasculated and bagged flowers, which indicates the absence of agamospermy. Seed production by self-pollinated, by hand, and bagged perfect flowers of *A. reptans* was 75.5 %, indicating the presence of certain self-pollination and geitonogamy. Seed production (control, free pollination) of perfect flowers and plants are significantly higher than pistillate flowers and female plants. These differences are related to a low activity of different insects that visit flowers of *A. reptans*, especially pistillate flowers. There are no differences in seed production of perfect and pistillate flowers when they are pollinated by hand because, in such situations, an abundance of pollen occurs.

Key words: gynodioecy, *Ajuga reptans*, seed production, Moscow region.

REFERENCES

- Arnan X., Escolà A., Rodrigo A., Bosch J.** Female reproductive success in gynodioecious *Thymus vulgaris*: pollen versus nutrient limitation and pollinator foraging behaviour // Bot. J. Linn. Soc. 2014. 175(3):395–408. <https://doi.org/10.1111/boj.12173>
- Cruden R.W.** Pollen-ovule ratios – conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. 1977. 31(1):32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
- Darwin C.** The different forms of flowers on plants on the same species. London, 1877. 352 p.
- Demyanova E.I.** The sex structure of populations and seed productivity of *Stachys palustris* L. s. l. in the Urals // Bull. of Perm University. Biology. 2017. 1:1–9. (In Russ.).
- Demyanova E.I.** Seed production of *Nepeta grandiflora* M. Bieb. and *N. sibirica* L. (Lamiaceae) during introduction to the Perm region // Bull. of Perm University.

- ty. Biology. 2019. 2:117–123. (In Russ.). <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-2-117-123>
- Ganie A.H., Tali B.A., Nawchoo I.A., Reshi Z.A.** A mechanism of self-pollination in *Ajuga bracteosa* Wallich ex Benth // Current Science. 2015. 108(10):1793–1795. <https://doi.org/10.18520/cs%2Fv108%2Fi10%2F1793-1795>
- Godin V.N.** Distribution of gynodioecy in APG IV system // Bot. Zhurn. 2019. 104(5):669–683. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Godin V.N.** Distribution of gynodioecy in flowering plants // Bot. Zhurn. 2020. 105(3):236–252. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Godin V.N., Akhmetgarieva L.R.** Gynodioecy of *Ajuga reptans* (Lamiaceae) in Moscow region // Bot. Zhurn. 2019. 104(8):1211–1227. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- Godin V.N., Kuranova N.G., Akhmetgarieva L.R.** Flowering of gynodioecious *Ajuga reptans* (Lamiaceae) in Moscow region // University proceedings. Volga region. Natural Sciences. 2020. 3:14–26. (In Russ.). <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2020-3-2>
- Konarska A., Masierowska M.** Structure of floral nectaries and female-biased nectar production in protandrous species *Geranium macrorrhizum* and *Geranium phaeum* // Protoplasma. 2020. 257(2):501–523. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01454-3>
- Looy Van K., Honnay O., Breyne P.** Adaptive strategy of a spreading gynodioecious plant species (*Origanum vulgare*, Labiatae) in a riparian corridor // Plant Ecol. Evol. 2011. 144(2):138–147. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2011.549>
- Rivkin R., Case A., Caruso C.** Why is gynodioecy a rare but widely distributed sexual system? Lessons from the Lamiaceae // New Phytol. 2016. 211(2):688–696. <https://doi.org/10.1111/nph.13926>
- Ruiz De Clavijo E.** A comparative study of the reproductive biology of two *Ajuga* species (Lamiaceae) in the Southwest of the Iberian Peninsula // Inter. J. Plant Sci. 1997. 158(3):282–291. <https://doi.org/10.1086/297439>
- Smirnova O.V.** The structure of the grass cover of deciduous forests [Структура травяного покрова широколиственных лесов]. Moscow, 1987. 208 p.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.** Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York, 2012. 937 p.
- Teteryuk L.V., Dymova O.V., Golovko T.K.** Morphophysiological and population adaptations of *Ajuga reptans* L. at the northern boundary of its range // Russ. J. Ecol. 2001. 32(3):191–197. <https://doi.org/10.1023/A:1011314311971>
- Varga S., Nuortila C., Kytöviita M.M.** Nectar sugar production across floral phases in the gynodioecious protandrous plant *Geranium sylvaticum* // PLoS ONE. 2013. 8(4):e62575. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062575>
- Vaynagiy I.V.** On the method of studying of seed productivity of plants // Bot. Zhurn. 1974. 59(6):826–831. (In Russ.).
- Zhang Y.W., Wang Y., Yu Q., Zhao J.M.** Sex expression, female frequency, and reproduction output in a gynodioecious clonal herb, *Glechoma longituba* (Lamiaceae) // Plant Ecol. 2008. 199:255–264. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9430-1>

Поступила в редакцию 27.07.2020 г.,
после доработки – 26.09.2020 г.,
принята к публикации 01.10.2020 г.