

**ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ И НАСЛЕДОВАНИЯ ЧАСТОТ  
ЖЕНСКИХ И ГЕРМАФРОДИТНЫХ ФЕНОТИПОВ ГИНОДИЭЦИЧНОГО ВИДА  
*DRACOCERPHALUM NUTANS (LAMIACEAE)***

**Н.И. Гордеева**

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: [nataly.gordeeva@gmail.com](mailto:nataly.gordeeva@gmail.com)

У гермафродитных и женских особей *D. nutans* L. не обнаружено различий по показателям семенной продуктивности: масса 1000 шт. семян –  $0.31 \pm 0.006$  и  $0.32 \pm 0.005$  г соответственно; реальная семенная продуктивность (число семян на генеративный побег) составляет  $144.8 \pm 9.11$  и  $141.0 \pm 12.63$  шт.; коэффициент семенной продуктивности – 41.1 и 40.9 %; число семян в одном плоде –  $1.67 \pm 0.06$  и  $1.66 \pm 0.09$  шт. Установлено, что в потомстве гермафродитов данной ценопопуляции преобладают гермафродитные фенотипы – 82.4 %; женские и переходные фенотипы составляют 8.4 и 9.2 %. В потомстве женских особей доминируют женские фенотипы – 66.3 %, гермафродиты и переходные фенотипы – 17.5 и 16.2 %. Показана высокая достоверность различия между половыми особями по распределению потомства первого поколения (критерий хи-квадрат 93.14,  $p < 0.001$ ). Рассчитанная частота женского фенотипа в потомстве первого поколения небольшая – 0.259. Результаты исследований позволяют предполагать, что у вида происходят эволюционные процессы становления гинодиэции.

**Ключевые слова:** *Dracocephalum nutans*, гинодиэция, семенная продуктивность, наследование частот фенотипов.

**REPRODUCTION AND INHERITANCE OF FREQUENCIES  
OF FEMALE AND HERMAPHRODITE PHENOTYPES OF THE GYNODIOECIOUS  
*DRACOCERPHALUM NUTANS (LAMIACEAE)***

**N.I. Gordeeva**

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: [nataly.gordeeva@gmail.com](mailto:nataly.gordeeva@gmail.com)

Not differences were detected in hermaphroditic and female individuals *D. nutans* L. in characteristics of seed productivity: the number of seeds per generative shoot is  $144.8 \pm 9.11$  PCs. and  $141.0 \pm 12.63$  PCs.; coefficient of seed productivity of 41.1 and 40.9 %; weight of 1000 seeds –  $0.31 \pm 0.006$  g and  $0.32 \pm 0.005$  g, respectively, for hermaphrodites and females. In the offspring of hermaphrodites in this population dominated by hermaphrodite individuals – 82.4 %, female – 8.4 %, transitive individuals – 9.2 %. In the offspring of females dominated by female individuals – 66.3 %, hermaphrodites – 17.5 %, transitive individuals – 16.2 %. The high reliability of the difference between hermaphrodites and females by sex distribution in the first generation offspring was established (Chi-square criterion 93.14,  $p < 0.001$ ). The ratio of individuals in the sexual structure of the initial population is 69.8 % hermaphrodite and 30.2 % female phenotypes. The phenotype frequency analysis of the first generation offspring from hermaphrodite and female individuals at all possible crossings showed that the frequency of the female phenotype is 0.259.

**Key words:** *Dracocephalum nutans*, gynodioecy, seed productivity, inheritance of phenotype frequencies.

**ВВЕДЕНИЕ**

Среди видов многих семейств покрытосеменных растений часто отмечается гинодиэция – тип полового полиморфизма, при котором в популяции вида одновременно встречаются гермафродитные особи с обоеполюми цветками и женские особи с пестичными цветками (Годин, Демьянова, 2013). До настоящего времени нет полного понимания в отношении эволюционных процессов воз-

никновения и динамики гинодиэции у растений. Теоретически предполагается, что для внедрения и сохранения женских генотипов в популяцию женские особи должны иметь некоторое преимущество и лучшую приспособленность по сравнению с гермафродитами (Dufay, Billard, 2011). Такая разница в приспособленности между половыми особями считается центральным звеном в эволюции

гинодиэзии. У многих гинодиэичных видов преимущество женских особей выражается в их лучшей семенной продуктивности и семенном возобновлении по сравнению с гермафродитами (Shykoff et al., 2003). Кроме того, одной из главных причин, ответственных за возникновение и сохранение гинодиэзии у растений, рассматривают снижение самоопыления и, следовательно, инбредной депрессии в природных популяциях (Charlesworth, 1999). Для выяснения вопросов, связанных с эволюционной динамикой гинодиэзии, особый интерес представляет изучение репродуктивной функции и наследования разных половых фенотипов у гинодиэичных видов из природных местообитаний.

Гинодиэичный вид *Dracocephalum nutans* L. (*Lamiaceae*) (змееголовник поникший) – короткокорневищный травянистый олигокарпик; евразийский, широко распространенный вид; встречается на лесных, остепненных лугах, каменистых склонах; часто растет по залежам возле полей и жилья и на железнодорожных насыпях (Knuth et al., 1904; Демьянова, 1985; Пешкова, 1997; Денисо-

ва, 2007). Кроме гинодиэзии, у вида иногда отмечается гиномоноэзия – формирование пестичных и обоеполюх цветков на одной особи (Гуськова, 1987). Нами установлены достоверные различия между обоеполюми и пестичными типами цветков у гермафродитных и женских особей *D. nutans* по большинству морфометрических показателей (Гордеева, 2017). Выявлено, что в половой структуре изученных четырех ценопопуляций вида доля женских особей невысока и составляет в среднем около 21 % (Там же). Ранее в литературе указывалось, что семенная продуктивность женских особей *D. nutans* может быть выше, чем у гермафродитных (Демьянова, 1990). Для понимания механизмов сохранения определенной половой структуры этого гинодиэичного вида в природных местообитаниях необходимы дополнительные исследования по репродукции растений вида.

Цель работы – исследовать семенную продуктивность и особенности наследования частот женского и гермафродитного фенотипов в ценопопуляции *D. nutans*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследования выбрана ценопопуляция растений *D. nutans* разнотравно-злакового луга на опушке березово-соснового леса окрестности Академгородка Новосибирской области; общее проективное покрытие травостоя – 90 %, проективное покрытие вида – 10 %.

Генеративная сфера *D. nutans* представлена открытым колосовидным тирсом, состоящим из нескольких супротивно расположенных дихазиев, в которых оси более высоких порядков ветвятся по типу монохазия; на генеративном побеге иногда могут формироваться немногочисленные паракладии (Денисова, 2007). Плод *D. nutans* – ценобий, состоящий из четырех односемянных долей – зремов (семян). Для определения семенной продуктивности подсчитывали число цветков и семян в соцветиях генеративных побегов из природной популяции (Вайнагий, 1974). Выборка составляла по одному побегу от 50 гермафродитных и женских особей; модельные побеги отмечали во время

цветения, а затем срезали в фазе плодоношения. Рассчитывали коэффициент семенной продуктивности ( $K$ ) – отношение показателей реальной семенной продуктивности (РСП – число семян) к потенциальной семенной продуктивности (ПСП – число семязачатков, для видов семейства *Lamiaceae* – число цветков, умноженное на 4). Массу 1000 шт. семян определяли в трехкратной повторности для каждого фенотипа, выборка составляла 30 особей.

Для исследования особенностей наследования фенотипов *D. nutans* на экспериментальном участке ЦСБС весной 2017 г. были высеяны все семена, собранные с модельных побегов 10 гермафродитных и 10 женских особей исследуемой ценопопуляции. В 2017–2018 гг. определяли половое состояние цветущих растений из потомства первого поколения при просмотре не менее 10 цветков у каждой особи. Все данные статистически обработаны (Зайцев, 1984).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В природных местообитаниях олигокарпик *D. nutans* характеризуется хорошим семенным размножением, в ценопопуляциях наблюдается большое число проростков и ювенильных особей (Денисова, 2007; Гордеева, 2017). Исследование показало, что зрелые семена *D. nutans* овально-уплощенной формы, шероховатые, буро-коричневого цвета, размером  $1.71 \pm 0.012 \times 1.15 \pm 0.008$  мм. Из 4 семязачатков могут развиваться до 4 зрелых, наполненных семян. Масса 1000 шт. семян практиче-

ски не различается у половых форм и составляет  $0.31 \pm 0.006$  и  $0.32 \pm 0.005$  г для гермафродитных и женских особей соответственно. В каждом цветке у разных половых форм образуется одинаковое число семян (в среднем  $1.67 \pm 0.06$  для гермафродитных и  $1.66 \pm 0.09$  шт. для женских растений). Установлено, что генеративные побеги разных половых форм характеризуются одинаковыми значениями потенциальной и реальной семенной продуктивности (табл. 1). Для всех показателей семен-

**Семенная продуктивность модельных побегов гермафродитных и женских особей  
*Dracocephalum nutans***

Половая форма особей	Число цветков*, шт.			Число семян (РСП), шт.			K, %
	Min–Max	$M \pm m$	$C_v$ , %	Min–Max	$M \pm m$	$C_v$ , %	
Гермафродитная	44–142	88.0 ± 5.16	30	68–234	144.8 ± 9.11	31	41.1
Женская	34–148	86.3 ± 6.32	33	67–284	141.0 ± 12.6	41	40.9

*Примечание.* Min–Max – максимальное и минимальное значение;  $M \pm m$  – среднее значение и ошибка среднего. K – коэффициент семенной продуктивности;  $C_v$  – коэффициент вариации.

\* Показатели рассчитаны на один побег.

ной продуктивности отмечается среднее варьирование от 30 до 41 %. Коэффициент семенной продуктивности также не различается у половых форм и составляет 41.1 для гермафродитных и 40.9 % для женских особей. Ранее установлено, что разные половые особи имеют одинаковое число генеративных побегов:  $3.1 \pm 0.60$  и  $2.8 \pm 0.40$  шт. соответственно для гермафродитных и женских форм (Гордеева, 2017). Таким образом, результаты исследования показывают, что гермафродитные и женские особи *D. nutans* практически не различаются по показателям семенной продуктивности. Поэтому мы предполагаем, что встречаемость и сохранение женского фенотипа вида в популяции не связаны напрямую с репродуктивным преимуществом женских особей *D. nutans*.

При исследовании полового полиморфизма *D. nutans* ранее установлено, что, кроме гермафродитных и женских особей, встречаются переходные формы растений, цветки которых отличаются частичной стерильностью андроеца (остаются недоразвитыми от одной до трех тычинок) (Гордеева, 2017). На генеративных побегах переходных форм могут наблюдаться в небольшом числе пестичные цветки, имеющие стерильный андроец. В половой структуре исследуемой ценопопуляции наблюдалось следующее соотношение генеративных особей: гермафродитная форма – 62.5 %, женская форма – 30.2 % и переходная – 7.3 %.

Для выяснения роли полового размножения и наследственных факторов в половой дифференциации *D. nutans* было посеяно 1329 семян от 10 гермафродитных особей и 1129 семян от 10 женских

особей. Фазы цветения достигли 211 (8.6 %) растений потомства первого поколения, из них 131 (9.9 %) от гермафродитных родительских особей и 80 (7.1 %) от женских родительских особей. Распределение по фенотипам потомства первого поколения двух половых форм представлено в табл. 2. У большинства родительских особей (7 женских и 6 гермафродитных) в потомстве первого поколения обнаружены вместе гермафродитные и женские фенотипы. Только две особи произвели в первом поколении ту же половую форму потомства, что и у родительских особей (одна гермафродитная и одна женская особи). Еще две женские родительские особи дали в потомстве женскую и переходную формы; три гермафродитные особи дали гермафродитную и переходную формы.

Распределение фенотипов первого поколения среди потомства двух половых форм *D. nutans* показывает, что в потомстве гермафродитных особей преобладают гермафродитные фенотипы (82.4 %), доля других форм незначительна (8.4 и 9.2 % соответственно женских и переходных фенотипов) (см. табл. 2). В потомстве женских особей значительную долю составляют женские фенотипы (66.3 %), однако участие других форм более заметное (17.5 и 16.2 % соответственно гермафродитных и переходных фенотипов). Сравнение полученных результатов с помощью критерия хи-квадрат показало высокую достоверность различия между гермафродитными и женскими особями вида по распределению потомства первого поколения (критерий хи-квадрат 93.14, число степеней свободы  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ).

Таблица 2

**Распределение фенотипов потомства первого поколения у гермафродитных и женских особей  
*Dracocephalum nutans***

Родительские особи	Фенотип потомства первого поколения, шт.			Всего, шт.
	Гермафродитный	Женский	Переходный	
Гермафродитные	108 (82.4 %)	11 (8.4 %)	12 (9.2 %)	131 (100 %)
Женские	14 (17.5 %)	53 (66.3 %)	13 (16.2 %)	80 (100 %)
Сумма	122 (57.8 %)	64 (30.3 %)	25 (11.9 %)	211 (100 %)

Частотный анализ распределения гермафродитных и женских фенотипов исследуемой ценопопуляции *D. nutans* проведен при допущении, что в популяции перекрестное опыление насекомыми обеспечивает свободное скрещивание разных фенотипов (учитывая, что пыльцу продуцируют гермафродитные и переходные особи). Следует отметить, что для растений *D. nutans* нельзя исключать самоопыление, однако, по нашим наблюдениям, в природе растения успешно опыляются насекомыми. Для частотного анализа переходные фенотипы суммировались с гермафродитными, поэтому соотношение особей в исходной ценопопуляции составило 69.8 % гермафродитных и 30.2 % женских фенотипов. Результаты распределения частот фенотипов при всех возможных скрещиваниях показывают следующее:

P	0.698 G	0.302 Fe
$F_1$ :	1) $0.698 (G) \cdot 0.916 = 0.639 G$ (в потомстве $G \times G$ )	
	2) $0.698 (G) \cdot 0.084 = 0.059 Fe$ (в потомстве $G \times G$ )	
	3) $0.302 (Fe) \cdot 0.663 = 0.200 Fe$ (в потомстве $Fe \times G$ )	
	4) $0.302 (Fe) \cdot 0.337 = 0.102 G$ (в потомстве $Fe \times G$ )	

$Fe (F_1) = 0.059 + 0.200 = 0.259$ ;  $G (F_1) = 0.639 + 0.102 = 0.741$ , где G – гермафродитный, Fe – женский фенотипы; P – родительские особи в исходном соотношении фенотипов G и Fe данной популяции (частоты P определены по установленному выше половому соотношению особей в ценопопуляции);  $F_1$  – потомство первого поколения при условии свободного скрещивания.

Полученная частота Fe = 0.259 (25.9 %) отражает долю женского фенотипа в потомстве первого поколения данной ценопопуляции *D. nutans*. Таким образом, при условии одинаковой семенной продуктивности гермафродитных и женских особей и отсутствии внешних факторов, избирательно влияющих на разные половые формы растений, встречаемость женских особей в ценопопуляции будет не выше, чем в исходной родительской популяции.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования репродуктивной сферы гермафродитных и женских особей *D. nutans* показали, что у разных половых форм не обнаружены достоверные различия по показателям потенциальной и реальной семенной продуктивности; коэффициент семенной продуктивности генеративного побега составляет 41.1 и 40.9 % для гермафродитных и женских особей соответственно. На основании распределения частот фенотипов потомства первого поколения гермафродитных и женских особей выявлена небольшая частота жен-

Ранее при исследовании половой дифференциации *D. nutans* не обнаружено заметных различий между гермафродитными и женскими особями по биоморфологическим признакам генеративных побегов: высоте побега, длине соцветия, числу паракладиев, дихазиев и цветков в соцветии, сухой массе побега (Гордеева, 2017). В результате изучения репродуктивной сферы растений также не выявлено статистических различий по показателям семенной продуктивности генеративных побегов у гермафродитных и женских особей вида (см. табл. 1). В природных местообитаниях вид характеризуется хорошим семенным размножением. Несмотря на это, в половой структуре популяций из разных местообитаний наблюдается сравнительно небольшая доля женских особей, которая составляет в среднем около 21 % от общего числа генеративных растений – от 14.4 до 30.2 % из четырех местообитаний (Гордеева, 2017). Исходя из результатов анализа частотного распределения фенотипов (частота женского фенотипа равна 0.259), можно предположить, что небольшая доля женских особей в природных популяциях обусловлена преимущественно особенностями наследования половых фенотипов *D. nutans*. В литературе указывалось на более высокую семенную продуктивность женских особей *D. nutans* по сравнению с гермафродитными (Демьянова, 1990). Возможно, что при определенных внешних условиях у женских особей вида может проявляться репродуктивное преимущество, которое будет влиять на закрепление и сохранение женских фенотипов в ценопопуляциях. Сравнительно невысокая встречаемость женских особей, а также наличие переходных особей с частичной андростерильностью и гиномоноэцией говорят о том, что у вида происходят эволюционные процессы становления гинодиэзии, которые в первую очередь способствуют предотвращению инбредной депрессии в популяциях вида.

ского фенотипа 0.259 (25.9 %) в данной ценопопуляции. Таким образом, можно предположить, что небольшая доля женских особей в природных популяциях связана преимущественно с особенностями наследования разных половых фенотипов *D. nutans*. Сравнительно невысокая встречаемость женских особей в природных популяциях и наличие переходных особей с частичной андростерильностью позволяют сделать вывод, что у *D. nutans* происходят эволюционные процессы становления гинодиэзии.

## ЛИТЕРАТУРА

- Вайнагий И.В.** О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 825–831.
- Годин В.Н., Демьянова Е.И.** О распространении гинодиэзии у цветковых растений // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
- Гордеева Н.И.** Особенности половой дифференциации *Dracocephalum nutans* L. (*Lamiaceae*) // Раст. ресурсы. 2017. Т. 53, вып. 3. С. 372–379.
- Гуськова И.Н.** Гинодиэзия видов семейства Яснотковые в Сибири // Проблемы размножения цветковых: тез. докл. совещ. по цветению, опылению и семенной продуктивности растений. Пермь, 1987. С. 80.
- Демьянова Е.И.** Распространение гинодиэзии у цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
- Демьянова Е.И.** Половой полиморфизм цветковых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Е.И. Демьянова. М., 1990. 36 с.
- Денисова Г.Р.** Онтогенетическая структура ценопопуляций *Dracocephalum nutans* L. (*Lamiaceae*) в Сибири // Раст. ресурсы. 2007. Т. 43, вып. 3. С. 25–34.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г.Н. Зайцев. М., 1984. 424 с.
- Пешкова Г.А.** Род *Dracocephalum* L. – Змееголовник // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 170–185.
- Charlesworth D.** Theories of the evolution of dioecy // Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin; Heidelberg, 1999. P. 33–60.
- Dufay M., Billard E.** How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species // Ann. Bot. 2011. V. 109, No. 3. P. 505–519.
- Knuth P.** Handbuch der Blütenbiologie III. Bisher in Aussereuropaischen gebieten gemachten blütenbiologischen beobachtungen; 2. Teil: Clethraceae bis Compositae / P. Knuth, O. Appel, E. Loew. Leipzig, 1904. 598 p.
- Shykoff J.A., Kolokotronis S.O., Collin C.L., López-Villavicencio M.** Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis // Oecologia. 2003. V. 135, No. 1. P. 1–9.

Поступила в редакцию 26.02.2019 г.,  
после доработки – 12.03.2019 г.,  
принята к публикации 14.05.2019 г.