

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА LAMIACEAE

А.Д. ЯРОСЛАВЦЕВА., С.В. ШЕВЧЕНКО, доктор биологических наук

Введение

Вопросы, связанные с решением задач систематики и таксономии, до сих пор являются предметом дискуссий многих учёных [9, 17, 18, 20]. И вполне естественно, что обширное семейство Lamiaceae Lindley также вызывает интерес исследователей. Наше внимание обращено на обособленное подсемейство – Scutellarioideae, которое в своё время по ряду специфических признаков предлагали даже выделить в отдельное семейство [9, 20]; а также подсемейство Lamioideae, представленное типичными для данного семейства видами. На данный момент согласно мнению большинства специалистов довольно специализированное подсемейство Scutellarioideae занимает особую позицию в системе семейства Lamiaceae [2, 17, 18, 20].

Важным аспектом в решении этих вопросов является знание особенностей репродуктивной биологии, поскольку признаки строения и развития генеративных структур часто рассматриваются как таксоноспецифичные. В связи с этим целью исследований было выявление закономерностей процессов цветения, опыления, формирования мужских и женских генеративных структур, семенной продуктивности и особенностей диссеминации трёх видов семейства Lamiaceae, принадлежащих к двум подсемействам: *Lamium glaberrimum* (C. Koch) Taliev и *Sideritis catillaris* Juss. (Lamioideae), и *Scutellaria albida* L. (Scutellarioideae). Результаты данных исследований позволяют нам сравнить особенности репродуктивной биологии этих двух подсемейств.

Объекты и методы исследований

Наблюдения по биологии цветения и опыления проводили по методикам А.Н. Пономарева [15], В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина [5, 6]. Морфологическое описание осуществляли под биноклем МБС–1 согласно классификациям А.А. Фёдорова и З.Т. Артюшенко [19]. Потенциальную и реальную семенную продуктивность определяли по методикам Е.А. Ходачек и И.В. Вайнагия [1, 22]. Анатомо-морфологическое изучение генеративной сферы проводили на живом, гербарном и фиксированном материале. Материал на всех стадиях, от самых мелких бутонов до раскрывшихся цветков, фиксировали фиксатором Чемберлена (90:5:5) и Карнуа (6:3:1). Цитоэмбриологические исследования осуществлялись на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятым методикам [14]. Парафиновые срезы толщиной от 9 до 12 мкм делали на ротационном микротоме в зависимости от стадии зафиксированного материала. Препараты окрашивали метиловым зеленым и пиронином с подкраской алциановым синим [25, 26]. Определение

морфометрических данных пыльцы проводили на временных и постоянных препаратах в 10 полях зрения (средний образец не менее 300 штук). Препараты анализировали под микроскопом JENAMED-2 фирмы Цейсс. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-7. Фотографии живого и фиксированного материала делали с помощью камеры Olympus SP-350.

Материал для исследования *S. catillaris* собирали в популяциях, расположенных на склонах нижнего плато Чатырдага северо-восточной экспозиции в мае – сентябре 2003-2007 гг. При изучении *S. albida* наблюдения и сбор материала велись в пределах локальных популяций склонов г. Аюдаг и заповедника «Мыс Мартьян» в мае-июне 2004-2007 гг. Исследования *Lamium glaberrimum* проводили в июне – сентябре 2006-2007 гг. на южном склоне верхнего плато Чатырдага.

Результаты и обсуждение

L. glaberrimum, *S. albida* – многолетние поликарпические травы, а *S. catillaris* является полукустарником [4]. Места их произрастания приурочены к освещённым каменистым участкам различных склонов Главной гряды Крымских гор, при этом *L. glaberrimum*, *S. catillaris* являются эндемичными растениями [3, 11, 12, 13, 16, 20, 21]. Растения корневищные, средней высоты от 20 до 60 см и различной степени опушённости (рис. 1). Так, если у *S. catillaris* наблюдается войлочное опушение как вегетативных, так и генеративных органов, для *S. albida* характерно наличие густо расположенных железистых волосков и трихом различной длины на цветоносных побегах и других вегетативных частях растения, а также на элементах цветка, то у *L. glaberrimum* – голые неопушённые стебли и листья, и лишь венчик покрыт короткими волосками. Стебли у изученных видов большей частью прямые, иногда извилистые, прямостоячие, местами восходящие, четырёхгранные. Количество цветоносных побегов у данных видов на одной особи различно (от 1-2), но в целом весьма многочисленное (в среднем до 20, иногда встречается и больше) [28, 29]. Для всех изученных видов характерно формирование генеративных побегов второго порядка, а в отдельных случаях и третьего [28, 29]. Процесс увеличения репродуктивного усилия за счёт формирования таких побегов может стимулироваться при нарушениях нормального хода развития побегов первого и второго порядков. Так, например, у *L. glaberrimum* в условиях данной ценопопуляции большая часть генеративных побегов обломлена (предположительно съедена). У *S. albida* в отдельные годы мы наблюдали поражения насекомыми и клещами, проявляемые формированием паутины и объеданием.

Анализ антэкологического этапа показал, что характерной особенностью изученных видов является растянутый во времени период цветения, а также наличие нескольких генераций цветения в течение вегетационного периода. Репродуктивные структуры закладываются

только на побегах текущего года. Цветки на цветоносных побегах развиваются в пазухах двух супротивно расположенных прицветных листьев и собраны мутовками в ложные соцветия. Различаются изученные виды количеством цветков в мутовке. В ложных колосовидных соцветиях *S. catillaris* мутовки образованы практически всегда шестью сидячими цветками. У *S. albida* кистеобразные однобокие соцветия формируются за счёт парного расположения однонаправленных цветков. Интересно, что у *L. glaberrimum* число цветков в узле варьирует от 2-х супротивных и основных до 6, за счёт последующего развития ещё 4-х бутонов. При этом формируются мутовки из разновозрастных цветков, которые в дальнейшем не все развиваются и цветут, формирование многих из них затормаживается на различных стадиях, в связи с чем в пределах одной мутовки можно наблюдать как плодоносящие чашечки, так и миллиметровые бутоны (рис. 1). Для *S. catillaris* и *S. albida*, в отличие от *L. glaberrimum*, характерна строгая акропетальная последовательность развития цветков. В период массового цветения у *S. catillaris* одновременно цветущими на одном цветоносном побеге могут быть от 20 до 30 цветков, у *S. albida* – от 3 до 5 цветков, у *L. glaberrimum* – от 1 до 5. Для всех изученных видов характерно перекрывание во времени этапов бутонизации, цветения и плодоношения и возможное прохождение их на одном генеративном побеге.

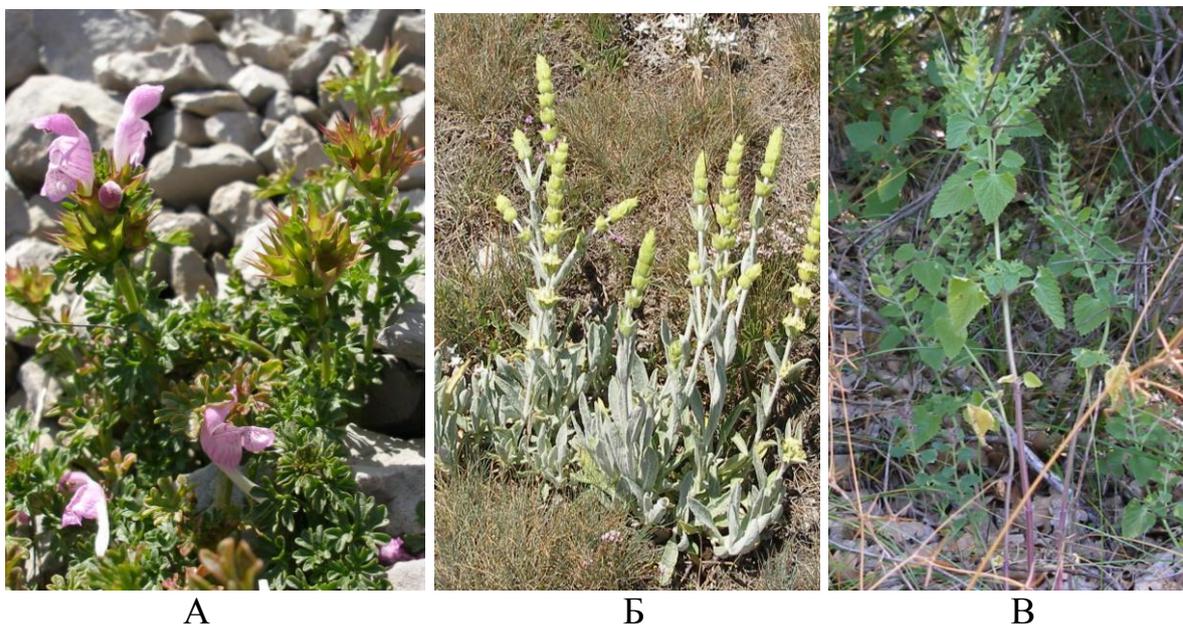


Рис. 1. Общий вид генерирующих особей *L. glaberrimum* (А), *S. catillaris* (Б), *S. albida* (В).

Цветок у изученных видов обоеполюй, зигоморфный, гетеромерный, сидячий. В строении чашечки наблюдаются существенные различия. Несмотря на то, что у всех видов чашечка пятичленная, подпестичная, остающаяся, с характерным частичным срастанием структурных элементов, всё же у *S. albida* её строение детерминировано процессами диссеминации, а именно – формирование двух сегментов, один из которых

объёмный и шлемовидный. У *S. catillaris* и *L. glaberrimum* наоборот, чашечки сходны: колокольчатой или бокаловидной формы, со свободными зубчатыми концами, не претерпевают изменений, обеспечивающих диссеминацию; исключение составляет опушение – войлочное у *S. catillaris* и отсутствующее у *L. glaberrimum* (рис. 2).

Венчик у данных видов спайнолепестный, шлемовидный, опадающий, опушённый, даже у *L. glaberrimum*. Зев широкий, отгиб двугубый, строение венчика различается несущественно. У *L. glaberrimum* верхняя губа дугообразно выпуклая, двулопастная, нижняя губа отогнутая, двураздельная, имеет центробежно-направленные выросты – плеридии (лопастики). Окрашен венчик ярко: цилиндрическая часть трубки желтовато-белая, остальные структуры венчика расписные, розово-фиолетовые. Пыльца, пыльники, чашечка, а также отдельные поверхности брактеев, листьев, близлежащих цветоносных побегов у *L. glaberrimum* окрашены в яркие цвета, что может служить для дополнительной аттракции (рис. 2).

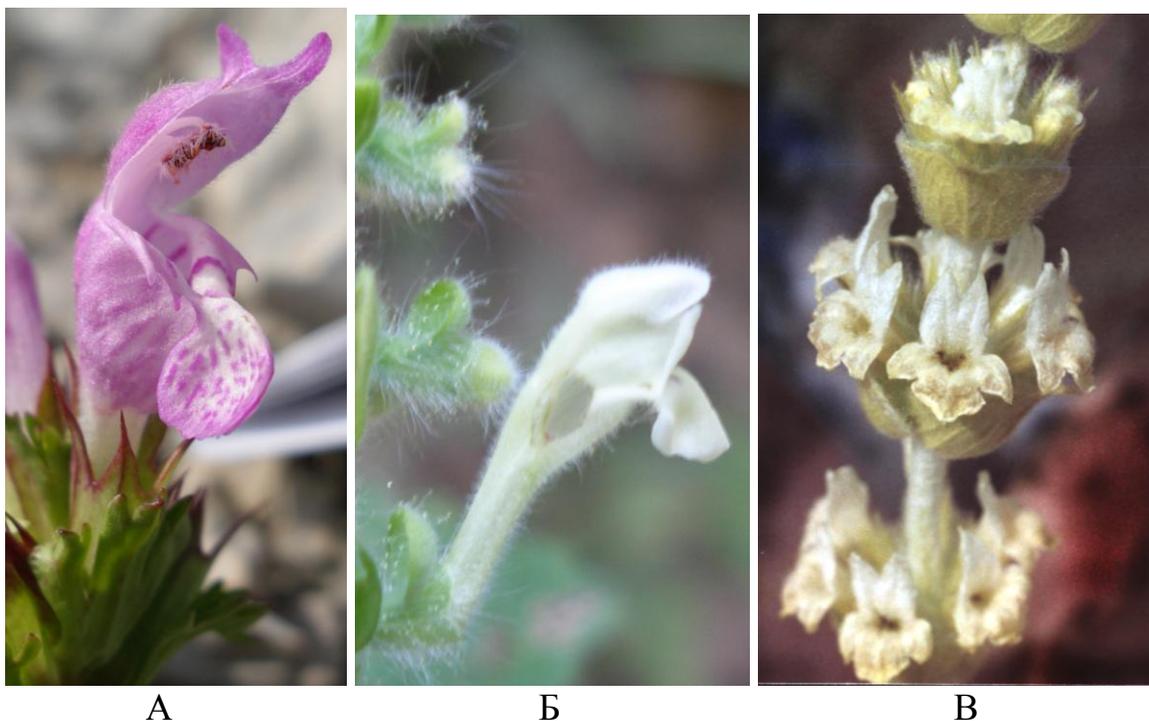


Рис. 2. Цветки *L. glaberrimum* (А), *S. albida* (Б), *S. catillaris* (В).

Из характерных особенностей *S. catillaris* можно выделить светло-жёлтую окраску венчика, сильное опушение покровов цветка, формирование двух волосистых колец на внутренней поверхности венчика (над длинными и под нижними тычинками) [8]. Нижнее кольцо, как указывает А.Л. Тахтаджян [9], защищает нектар, а верхнее, по нашему мнению, защищает цветок от бесполезной потери пыльцы [8]. Интересен тот факт, что длина и форма раскрытого цветка *S. catillaris* в процессе развития очень изменяется, что не наблюдалось ни у одного из изученных видов. Это помогает ускорить открыть доступ к уже готовой пыльце,

несмотря на недоразвитость остальных частей. Верхняя губа прямая, плоская, двулопастная, нижняя губа отклоненная, трёхлопастная (рис. 2).

У *S. albida* венчик белый с зеленоватым оттенком. Интересно отметить, что в отличие от 2 предыдущих видов у *S. albida* верхняя губа 3-лопастная, причём 2 боковые лопасти сомкнуты и зажимают тычинки и рыльце пестика, формируя зев таким образом, что мелкие насекомые не могут соприкоснуться с пылью и быть опылителями (пыльники изолированы от зева с помощью лопастей) (рис. 2). Это можно рассматривать как адаптацию для экономии пыльцы и возможности переноса пыльцы только крупными опылителями, способными запустить рычажно-пружинный механизм действия генеративных элементов. Этот механизм характерен для *S. albida*, хотя процесс опыления у изученных нами видов осуществляется также с помощью крупных насекомых, при том, что иногда встречаются и мелкие посетители цветков (ими являются отдельные перепончатокрылые насекомые, муравьи и мелкие жуки) (рис. 3). Нижняя губа так же, как и у остальных видов выполняет функцию посадочной площадки для насекомых.

При опылении *S. catillaris* агент-переносчик последовательно проникает во все цветки посещаемой мутовки и лишь тогда улетает (рис. 3, Б). Несмотря на ярко выраженный синдром аллогамной и гейтоногамной энтомофилии у *L. glaberrimum*, опылителей, как специфичных, так и неспецифичных при наблюдении с 11 до 16 часов практически не выявлено (рис. 3, А). Важно также отметить, что у *L. glaberrimum* в конце вегетационного сезона выявлены признаки клейстогамии. Свидетельством возможности автогамии также может служить отсутствие пространственного разделения пыльников и рыльца в цветке, а также практически одновременное созревание (готовность) мужских и женских структур к опылению.

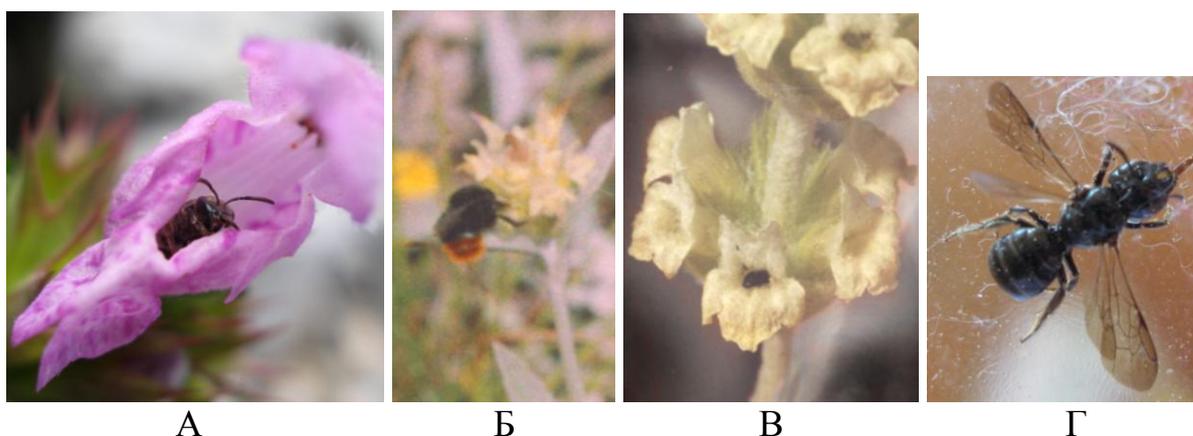


Рис. 3. Опылители: А - *L. glaberrimum*, Б, В – *S. catillaris*, Г – *S. albida*.

Структурные и пространственные особенности андроеца у всех изученных видов подобны, за некоторыми отличиями по форме, окраске и опушению. Андроец четырёхчленный, двусильный. Тычинки скупенные, смещены к верхней губе и изогнуты внутрь цветка (рис. 4). Из-за

апикального изгиба тычиночных нитей у *S. albida* и *L. glaberrimum* пыльники обращены вниз и могут прижиматься к дорсальным частям тела насекомого во время опыления. Связник продолжает тычиночную нить. На поверхности микроспорангия развиваются различные производные эпидермиса: железистые волоски у *S. catillaris*, трихомы вдоль щели и на поверхности редуцированной теки у *S. albida*, у *L. glaberrimum* развиваются желёзки и железистые волоски на внутренних поверхностях тек, а также трихомы, характеризующиеся неравномерным расположением (латеральная сторона тек имеет продольно-линейное опушение, апикальные поверхности завершаются пучками длинных волосков). Созревают пыльники ещё в бутоне. Пыльники верхушечные, четырёхгнездные, вследствие разрушения перегородки в процессе созревания становятся двутековыми. Андроцей формируется по принципу экономии пыльцы, так, например, у *S. albida* пыльники раскрываются продольной щелью, которая по краю густо опушена ресничками, в пыльниках длинных тычинок наблюдается редукция одной теки. Раскрываются пыльники у всех исследованных видов интрорзно относительно оси цветка и латерорзно относительно рыльца.



Рис. 4. Пыльники коротких и длинных тычинок: А - *L. glaberrimum*, Б – *S. albida* (нп – нормальный пыльник; рт – редуцированная тека; р – рыльце)

Начальные этапы формирования андроеца у *L. glaberrimum*, *S. catillaris* и *S. albida* весьма своеобразно: тычинки закладываются вслед за чашелистиками, и затем из латеральных тканей тычиночного примордия обособляется бугорок венчика. Такая особенность характерна и для других видов семейства *Lamiaceae* [7]. Далее в супэпидермальном слое дифференцируется археспорий, клетки которого впоследствии периклинально делятся и дают начало первичным париетальной и спорогенной клеткам. Интересно, что далее следует ряд антиклинальных делений, результатом которых являются 2 слоя: париетальный слой и

спорогенная ткань и только затем вступают в деление парietальные клетки, продолжая формирование стенки микроспорангия (рис. 5).

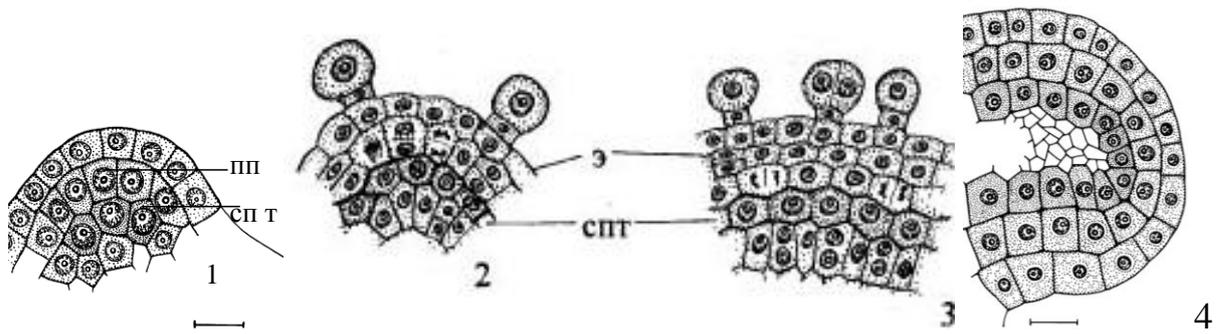


Рис. 5. Начальные этапы развития стенки микроспорангия (формирование парietального слоя и спорогенной ткани) у *L. glaberrimum* (1), *S. catillaris* (2, 3) *S. albida* (4) (э – эпидермис, пп – первичная парietальная клетка, сп т – спорогенная ткань). Линейка в рисунках 5-10 равна 10 мкм.

Развитие стенки микроспорангия идёт центробежно. Сформированная стенка состоит из эпидермиса, эндотеция, среднего слоя, тапетума. Спорогенная ткань располагается в 1-2 ряда (рис. 6, А). Каллоза откладывается достаточно толстым слоем, но неравномерно. Тапетум секреторного типа и имеет двойственное происхождение (является дериватом как парietального слоя, так и связника) его клетки часто двуядерные. Клетки выстилающих слоёв различного происхождения существенно различаются морфологически: плотностью цитоплазмы, вакуолизированностью протопласта, размером клеток. Образование тетрады микроспор симультанное. Тетрады тетраэдричного и изобилатерального типов (рис. 6, Б, В).

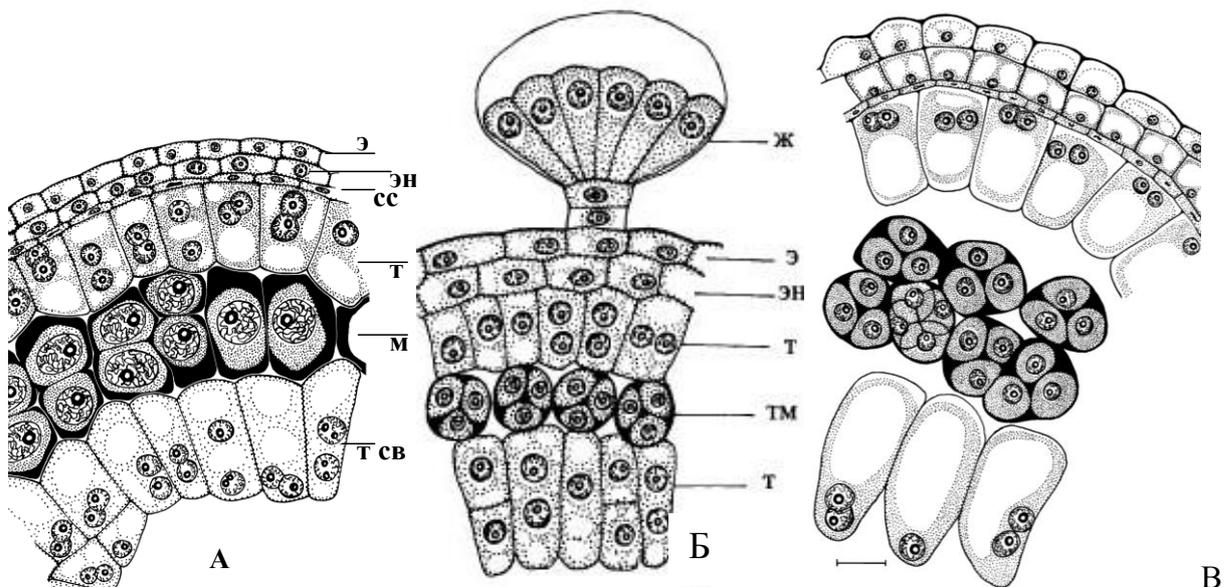


Рис. 6. Основные этапы развития микроспорангия. А – сформированная стенка микроспорангия и обособление микроспороцитов у *L. glaberrimum*, Б, В – образование тетрады микроспор у *S. catillaris* (Б), *S. albida* (В) (эн – эндотеций, сс – средний слой, т – тапетум, м – микроспороциты, т св – тапетум, являющийся дериватом связника, тм – тетрады микроспор)

Дифференцирующий митоз у данных видов весьма длительный процесс, который проходит в ещё закрытом бутоне, его результатом является двуклеточная пыльца (рис. 7). Тапетум дегенерирует очень долго, формируя тапетальную плёнку, которая у *S. catillaris* сохраняется и в зрелом пыльнике (рис. 8, Б). В зрелом пыльнике стенка микроспорангия состоит из эпидермиса и фиброзного эндотеция, пыльца сферическая, двуклеточная (рис. 7, 8). Клетки эпидермиса характеризуются утолщёнными оболочками и наличием кутикулы.

У всех обсуждаемых видов развитие пыльцевых зёрен в длинных и коротких тычинках происходит синхронно, как, например, у *S. catillaris* даже, несмотря на то, что пыльники вскрываются в бутоне в базипетальном порядке и наблюдается некоторая асинхронность дегенерации тапетума в длинных и коротких тычинках (в длинных раньше). У *S. catillaris* иногда встречаются аномалии в мейозе, которые приводят к последующим деструктивным процессам и образованию дефективной пыльцы в виде пустых оболочек, при этом тапетум лизирует, в эндотеции не откладывается фиброза и, в конечном итоге, пыльник не раскрывается и полностью дегенерирует.

Пыльца двуклеточная, по размеру и по качеству более или менее однородна во всех 4 пыльниках, некоторая разнородность проявляется в наличии крупных полиплоидных пыльцевых зёрен и мелких дефективных или пустых, что иногда свойственно *L. glaberrimum* и особенно выражено у *S. albida*. Поверхность пыльцевых зёрен гладкая, без видимых выростов, покрыта полленкитом, это способствует склеиванию пыльцевых зёрен и прикреплению к насекомым-опылителям (рис. 7, 8).

Поскольку качество пыльцы в определенной степени обуславливает конечный результат процесса опыления и оплодотворения, был проведён анализ зрелой пыльцы по нескольким показателям. Морфологическая оценка показала, что большинство пыльцевых зёрен в пыльниках выполнены, но встречаются полиплоидные и дефективные. Морфометрические данные свидетельствуют о большей частью средних размерах пыльцевых зёрен, за исключением полиплоидных (табл. 1).

Изучение жизнеспособности пыльцы *S. catillaris* и *S. albida* с помощью проращивания на растворах сахарозы различной концентрации однозначных результатов не дало. Это вполне соответствует литературным данным, согласно которым пыльца многих представителей семейства *Lamiaceae* плохо прорастает на искусственных средах. Пыльца *S. catillaris* набухает и проклёвывается при концентрации 20%, а при концентрации 30-35% (при температуре +35-40°C) встречаются отдельные проросшие пыльцевые зёрна. Проращивание пыльцы *S. albida* наилучшие результаты показало при концентрации сахарозы 10% и температуре 25°C.

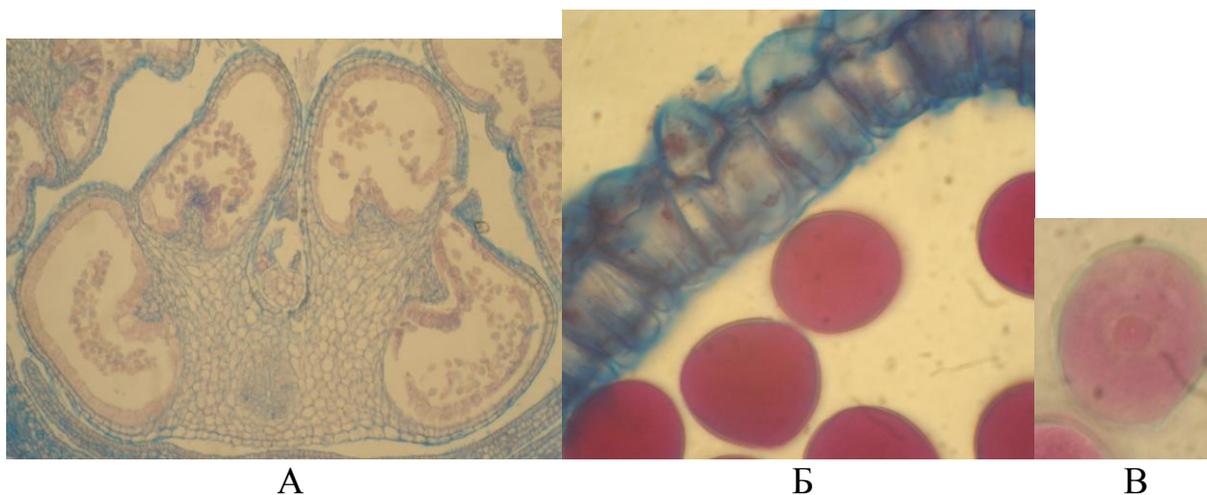


Рис. 7. Микроспорангий *L. glaberrimum*: А – на стадии дифференцирующего митоза, Б – фрагмент стенки зрелого микроспорангия, В – зрелое пыльцевое зерно.

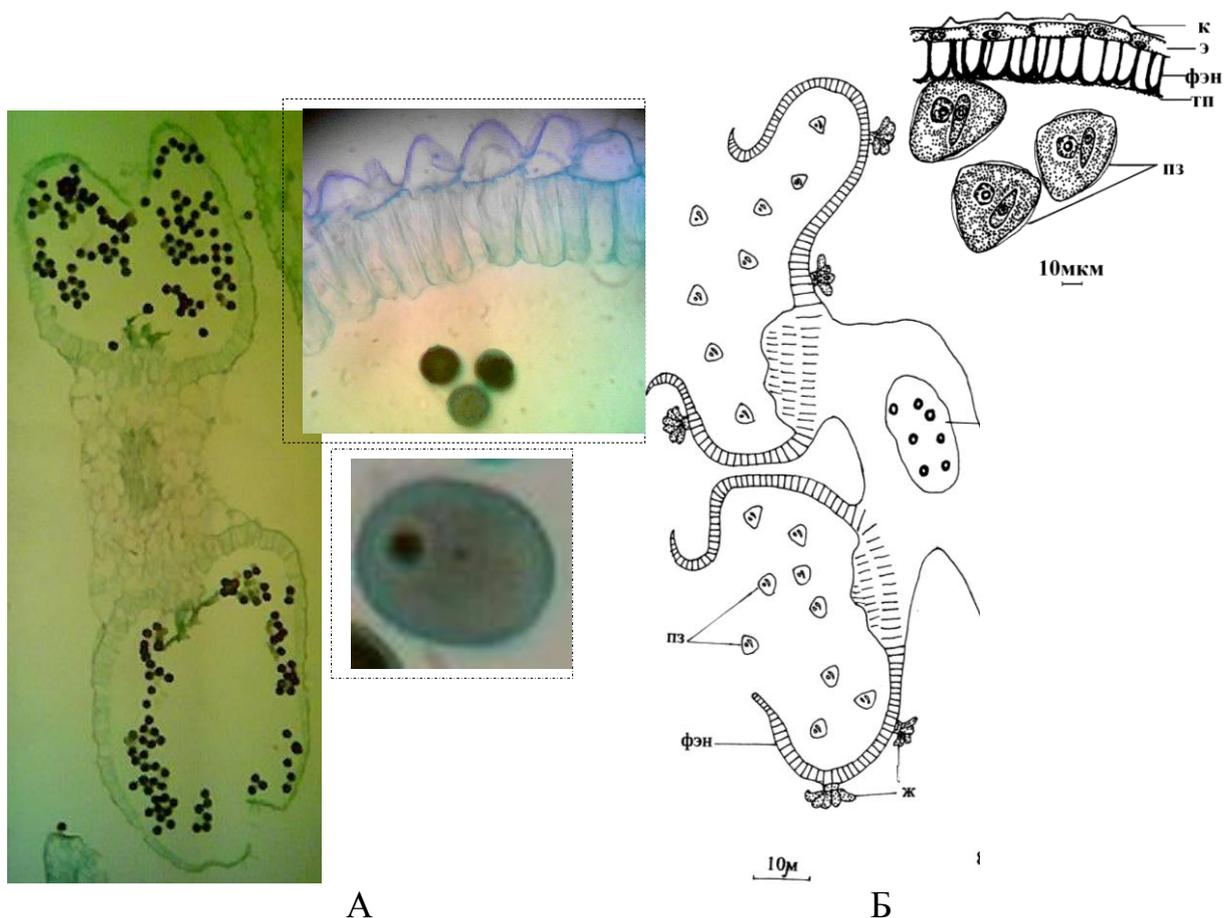


Рис. 8. Зрелый микроспорангий, фрагмент стенки, зрелое пыльцевое зерно *S. albida* (А), зрелый микроспорангий, фрагмент стенки *S. catillaris* (Б) (к – кутикула, фэн – фиброзный эндотеций, тп – тапетальная плёнка, пз – пыльцевые зёрна).

Таблица 1
Анализ морфометрических показателей зрелой пыльцы *S. catillaris*,
L. glaberrimum, *S. albida* (пз – пыльцевые зёрна)

Вид растения		<i>Sideritis catillaris</i>		<i>Lamium glaberrimum</i>		<i>Scutellaria albida</i>		
Морфологические показатели		Зрелая пыльца двуклеточная		Зрелая пыльца двуклеточная		Зрелая пыльца двуклеточная		
		Морфологически выполненные ПЗ	Аномальные ПЗ	Морфологически выполненные ПЗ	Аномальные ПЗ	Морфологически выполненные ПЗ	Аномальные ПЗ	Полиплоидные ПЗ
Количественные показатели	%-ное соотношение в пробе	92,33	7,67	81,5	18,5	91,34	8,66	5,42%
	Размер (мкм)	26,71± ±1,085	23,35± ±2,97	30,76± ±1,41	27,02± ±1,68	15,48± ±1,41	12,66± ±1,68	18,1± ±1,68

Гинецей у изученных видов ценокарпный, олигомерный. Пестик сложный, состоит из 2 плодолистиков, разделённых перегородками, это приводит к образованию завязи с 4 выпяченными гнёздами, в каждом гнезде по одному семязачатку (рис. 9). Завязь верхняя, поверхность её гладкая, голая. Столбик гинобазический, изогнут в апикальной области, занимает центральное положение между 4 гнёздами завязи и между тычинками. Рыльце у изученных видов различным образом двойственно расщеплено.

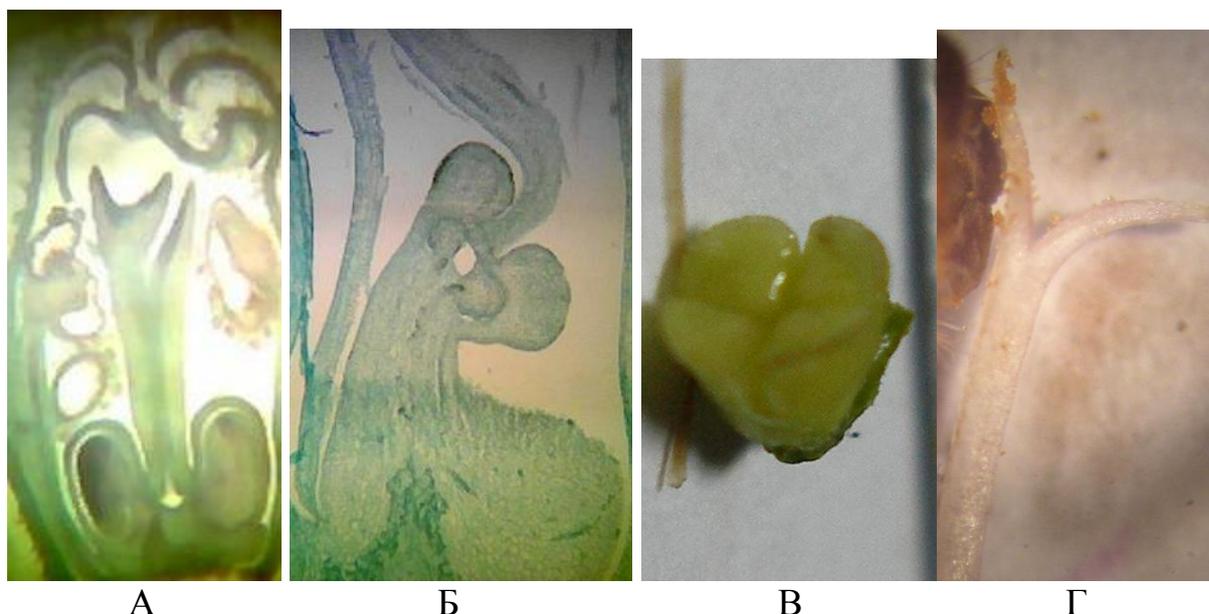


Рис. 9. Гинецей *S. catillaris* (А) *S. albida* (Б), *L. glaberrimum* (В, Г).

Стоит обратить внимание на строение столбика *S. catillaris*, он прямой, имеет складку, образующую под рыльцем воронковидную трубку с продольной щелью для улавливания пыльцы. Привлекает насекомое

нектар, обильно выделяемый нектарниками. У *S. albida* секрет выделяется разросшимся асимметричным гинофором. Гинофор по форме конический: в базальной части расширенный, 3-лопастной, а в апикальной части заужен и изогнут. За счёт этого у *S. albida* своеобразно расположение завязи в пространстве: она наклонена к нижней губе под углом 45°. Такое своеобразное строение завязи и цветоложа обеспечивает доступ к нектару (средняя лопасть гинофора занимает центральное положение в трубке венчика), а завязь избегает возможных механических повреждений при посещении насекомыми цветка. Под завязью у *S. catillaris* и *L. glaberrimum* расположен четырёхлопастной нектарный диск.

Семязачаток анатропный, по типу поворота в гнезде и направлению фуникулуса восходящий, унитегмальный, тенуицеллярный, имеется фуникулярный обтуратор (рис. 9, А). Это свойственно многим представителям данного семейства [7, 10, 27]. У *S. albida* семязачаток анатропный только на ранних этапах развития, а в зрелом состоянии гемитропный. Микропиле длинное, изогнутое. На отдельных частях поверхности семязачатка *L. glaberrimum* и *S. albida* развиваются немногочисленные желёзки.

Заложение в цветке примордиев мегаспорофиллов происходит в последнюю очередь, они формируют впоследствии столбик пестика. Под ними в образующейся полости развиваются 4 примордия семязачатков. В субэпидермальном слое каждого примордия дифференцируется археспорий. Чаще всего он 1-клеточный (у *L. glaberrimum* 2-клеточный), впоследствии преобразуется в мегаспороциты (рис. 10, А, Б), зародышевый мешок формируется, практически всегда, один. Тетрада мегаспор линейная, функционирующей является халазальная мегаспора (рис. 10, В, Г).

Зародышевый мешок вытянутый, изогнутый в халазальной части, моноспорический и развивается по Polygonum-типу (рис. 10). Зрелый гаметофит семиклеточный, состоит из хорошо дифференцированного яйцевого аппарата (яйцеклетки и двух грушевидных синергид), центральной клетки, повторяющей форму зародышевого мешка с ядром смещенным в халазальную часть, и трёх антипод (рис. 11). Полярные ядра сливаются до оплодотворения. У *S. catillaris* и *L. glaberrimum* из халазальной части нуцеллуса дифференцируется (согласно классификации И.И. Шамрова [24]) постаментоподиум, постамент в процессе развития зародышевого мешка дегенерирует, а клетки подиума утолщаются, выполняя, по всей видимости, функции гипостазы. У *S. albida* эта структура отсутствует, и в халазальной части формируется только постамент (рис. 10, В – Д). Внутренний эпидермис интегумента вдоль поверхности гаметофита у всех трёх видов дифференцируется в тапетум, который расположен вдоль поверхности тетрады мегаспор, а в процессе увеличения размеров гаметофита уровень его со стороны халазы уменьшается и у данных видов он различен (рис. 10).

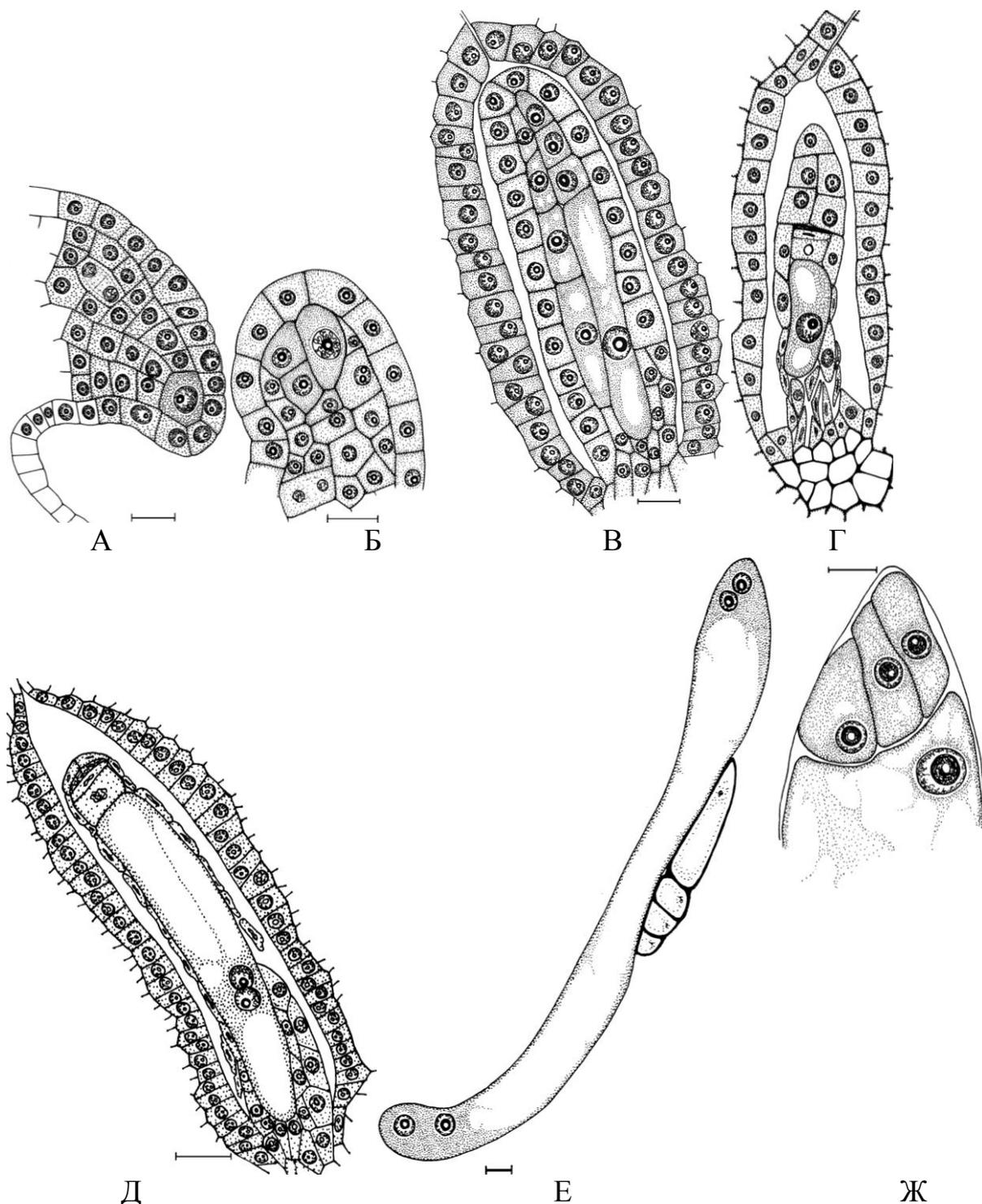


Рис. 10. Развитие женской генеративной сферы: А – археспориальная клетка (*S. catillaris*), Б – диада мегаспор и мейозит (*L. glaberrimum*), В – тетрада мегаспор (*L. glaberrimum*), функционирующая халазальная мегаспора, Г – одноядерный зародышевый мешок (*S. catillaris*) Д – двуядерный зародышевый мешок (*S. albida*), Е – 4-хядерный зародышевый мешок (*L. glaberrimum*), Ж – недифференцированный яйцевой аппарат (*L. glaberrimum*).

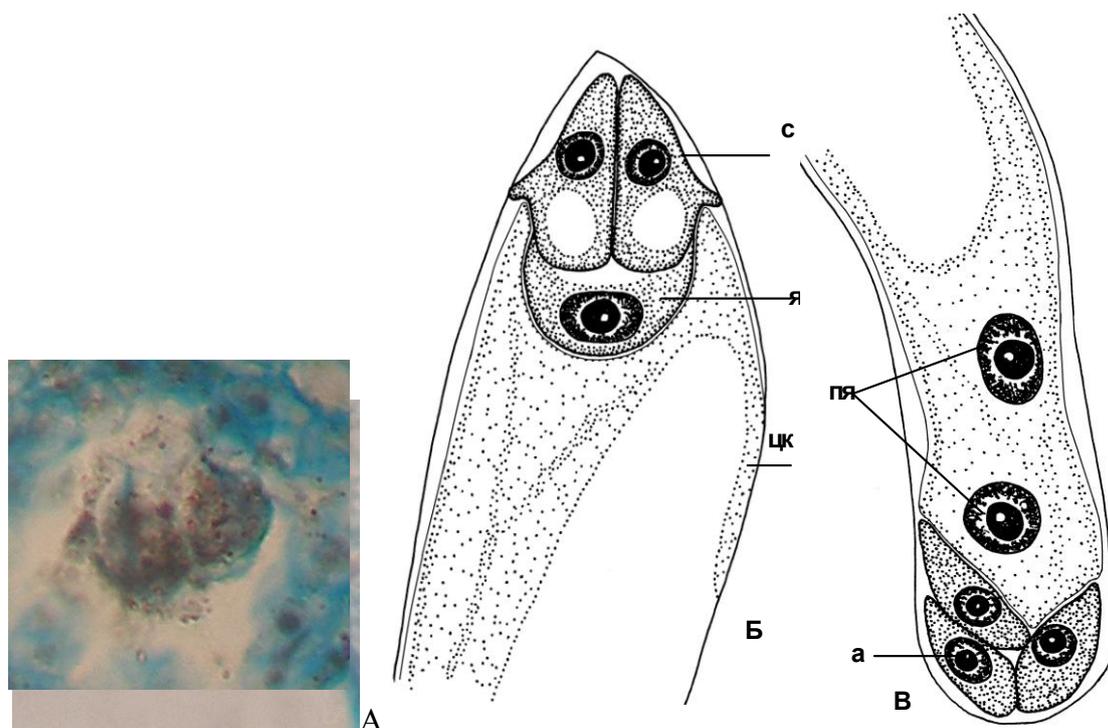


Рис. 11. Схема строения зрелых женских генеративных структур: А – фото яйцевого аппарата *S. albida*, Б – яйцевой аппарат *L. glaberrimum*, В – антиподы и полярные ядра *L. glaberrimum* (фо – фуникулярный обтуратор, и – интегументы, м – микропиле, ит – интегументальный тапетум, сп – сосудистый пучок, с – синергиды, я – яйцеклетка, цк – центральная клетка, пя – полярные ядра, а – антиподы).

На этапе семяношения у *S. catillaris*, *L. glaberrimum*, *S. albida* обнаруживается наличие как сходных морфологических и общебиологических признаков, так и черт различия. Завязывание семян, их развитие и строение у трёх видов весьма сходны. Период плодоношения и диссеминации длителен, во многом совпадает с периодом бутонизации и цветения, даже в пределах одного соцветия. Это связано с постепенным и растянутым во времени процессом развития соцветия, а соответственно, с самим процессом цветения. Такая особенность встречается и у других представителей семейства Lamiaceae, например, у *Stachys sieboldii* Miq., *Lavandula vera* D.C., *L. spika* D.C. [23, 27]. Семена развиваются в усыхающей, остающейся на побеге чашечке, не закрывающейся у *L. glaberrimum* и *S. catillaris* и закрывающейся с приспособлениями для диссеминации в виде шлемовидного выроста у *S. albida* (рис. 12). В чашечке также развивается 4 односемянных орешкообразных мерикарпия, отличающихся у изучаемых видов размерами, формой, поверхностью экзокарпия (рис. 12), так, например, у *S. albida* на плодах развиваются волоски. Плоды односемянные. Зародыш у данных видов прямой, кроме *S. albida*, у которого он изогнут.

Диссеминация у *S. catillaris*, *L. glaberrimum*, *S. albida* осуществляется посредством механического воздействия на сухое соцветие. В роли

механического фактора могут выступать сильные ветра, характерные для Крымских гор, а также различные животные. Этими же факторами обуславливается и распространение семян. Механизм диссеминации у *S. albida* весьма своеобразен (рис. 12, Ж): F_1 – механическое воздействие на шлемовидный вырост; F_2 – давление, оказываемое шлемовидным выростом на линию соединения «створок» и на нижнюю часть верхнего сегмента в целом; при этом создаётся напряжение в месте сочленения верхней «створки» с цветоножкой и нижней «створкой». Под воздействием вышеуказанных сил цветоножка отклоняется (1), но оказывает противодействие F_1 и F_2 , в результате чего начинается растрескивание «створок» в направлении от цветоножки; в результате разрыва «створок» начинается обратное поступательное движение (2), и семена выстреливаются; нижняя «створка» за счёт изменения формы пружинит и создаёт дополнительную выталкивающую семена силу (3).

Процессы семяношения и диссеминации у данных видов имеют ряд различий, заключающихся в различных сроках их прохождения, а также рядом специфических для вида особенностей. У *S. catillaris* процесс увядания венчика растянут во времени, и он длительное время сохраняется на растении, пока не высохнет окончательно, при этом молодые, нежные плоды могут находиться под защитой усохших частей цветка достаточно долго. У *L. glaberrimum* сохранность молодых семян с неотвердевшим экзокарпием осуществляется в осыпи, поэтому они легко извлекаются при незначительном воздействии на чашечку и нисколько не задерживаются в ней после созревания. Выпадая, семена попадают в каменистую осыпь, заглубляясь при естественном её движении. Следует добавить, что визуальная оценка зреющих плодов *L. glaberrimum* показала замирание развития на различных этапах, в том числе и на поздних. Так, например, семена молочной зрелости (3,5-4 мм) оказывались невыполненными. У *S. albida* защита семян обеспечивается чашечкой, которая закрывается, а особенности её строения обеспечивают необычный механизм диссеминации: чашечка при усыхании расчленяется на 2 сегмента, давление на верхний сегмент со шлемовидным выростом запускает механизм, и семена выстреливаются. Особую роль при этом играет дугообразно утолщенная цветоножка, которая создаёт дополнительную упругость.

У *S. catillaris*, *S. albida* выявлен высокий уровень завязываемости семян, и различный уровень репродуктивного усилия для формирования генеративных побегов первого и второго порядка. Коэффициент реальной семенной продуктивности (КРСП) *S. catillaris* составляет в среднем 63 – 68 %. КРСП *S. albida* составляет 63-65%, при этом численные значения репродуктивного успеха были в пределах 60%. Уровень завязываемости семян у *L. glaberrimum*, в отличие от *S. catillaris* и *S. albida*, весьма переменчив в пределах соцветия и особи. Но в целом семенификация составляет 60-70%.

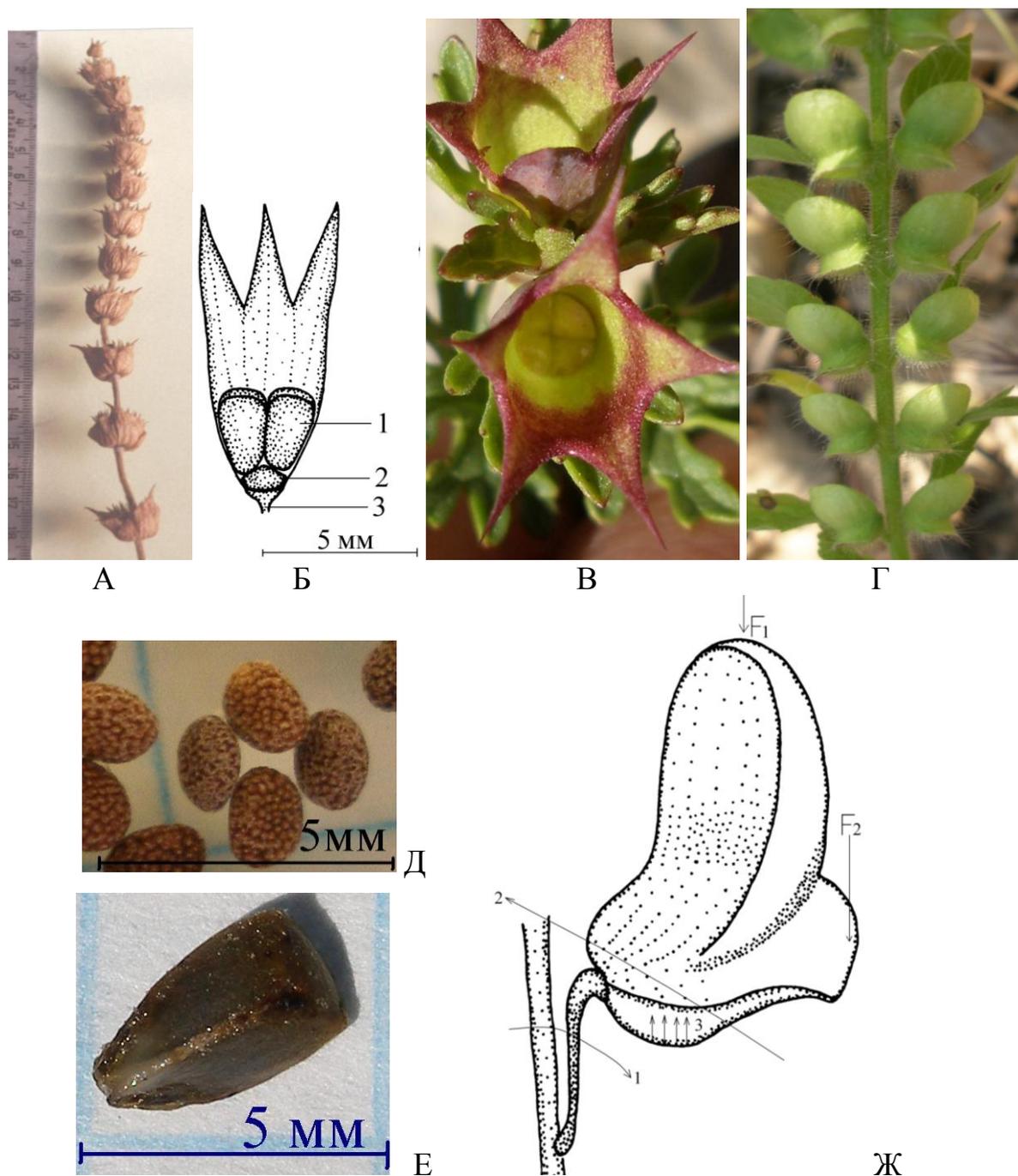


Рис. 12. Плодоношение и особенности диссеминации: А – общий вид плодоносящего побега *S. catillaris*; Б – схема строения чашечки *S. catillaris* в период плодосозревания (1 – семена, 2 – усохшее цветоложе, 3 – редуцированная цветоножка); В – чашечки *L. glaberrimum* с развивающимися плодами; Г – общий вид плодоносящего побега *S. albida*; Д – зрелые плоды *S. albida*; Е – зрелый плод *L. glaberrimum*; Ж – схема воздействия сил при диссеминации *S. albida* (см. описание в тексте).

В отдельные годы развитие семян *S. albida* может прерываться из-за повреждения (поедания) мелкими насекомыми. В связи с этим не только существенно снижаются показатели реальной семенной продуктивности и репродуктивного успеха, но и увеличивается разница между значениями

КРСП и РУ. Подобные изменения этих численных показателей наблюдаются и у *L. glaberrimum* при объедании верхушек генеративных побегов и торможении развития при засухе.

Выводы

1. Таким образом, анализ особенностей репродуктивной биологии *S. albida*, *S. catillaris* и *L. glaberrimum* показал таксоноспецифичность и определённую консервативность эмбриологических элементов, а также выраженное их родство, которое проявляется в типах генеративных структур. Различия же отмечены, в основном, во внешнем строении репродуктивных органов и связаны с четко определенными идиоадаптациями – приспособлениями данных видов к опылению и диссеминации.

2. Особое положение занимает *S. albida*, несмотря на то, что многие признаки у неё типичны для семейства Lamiaceae. Специфичность *S. albida* в достаточной степени выражена в наличии ряда особенностей: неполноценность длинных тычинок, оригинальное строение чашечки, которая видоизменяется в процессе цветения и сохраняется, обеспечивая диссеминацию; форма губ венчика, обуславливающая рычажный механизм движения генеративной части цветка; трансформированность цветоложа и ассиметричное расположение гинецея; гемитропный тип семязачатка, отсутствие подиума в нём, изогнутая форма зародышевого мешка и зародыша, особый тип эндоспермогенеза, наличие многоклеточных эндоспермальных микропиллярных гаусториев.

3. В результате анализа полученных данных по изучению анэкологии *S. catillaris*, *L. glaberrimum* и *S. albida* выявлен ряд приспособлений к аллогамии и энтомофилии: выразительные цветки собраны в соцветия, пыльца покрыта полленкидом для прикрепления к насекомым; на пыльниках присутствуют трихомы и железистые волоски, принимающие участие в процессах переноса пыльцы крупными насекомыми и её экономии; нектарный диск, выделяющий ароматические вещества для привлечения насекомых. У *L. glaberrimum* обнаружены также синдромы клейстогамности, а также элементы дополнительной аттракции в виде окрашивания различных вегетативных структур.

4. Ход и особенности развития микроспорангия *S. catillaris*, *L. glaberrimum* и *S. albida*, формирование двуклеточной пыльцы в ещё закрытом бутоне свидетельствуют о свойственном данным видам явлении протерандрии, образование большого количества морфологически нормальных пыльцевых зёрен (в среднем от 80% и более 90%) – о готовности пыльцы к опылению. Наличие полиплоидной пыльцы у *S. albida* свидетельствует об экстремальных условиях во время мейоза.

5. Анализ развития мегаспорангия серьёзных аномалий данных процессов не выявил, а морфологические особенности строения женских репродуктивных элементов позволяют предположить возможность обеспечения эффективного процесса оплодотворения и формирования

семян, об их результативности свидетельствует наличие большого количества выполненных семян у данных видов, хотя недостаток опылителей снижает семенную продуктивность. Как приспособление для порогамного оплодотворения характерно наличие фуникулярного обтуратора и нуцеллярного колпачка. Слияние полярных ядер осуществляется до оплодотворения.

6. Изучение процессов плодоношения и диссеминации показало, что для *S. catillaris*, *L. glaberrimum* и *S. albida* характерными являются аллохория и, в частности, механохория, при этом показатели процента семенификации (в среднем выше 60%) свидетельствуют о достаточном уровне реальной семенной продуктивности для возобновления видов в естественных условиях. При этом нельзя не отметить, что растения характеризуются высоким уровнем репродуктивного усилия и неплохим запасом прочности репродуктивной системы за счёт формирования цветonoсных побегов различных порядков, дополнительных бутонов в мутовке и апикальных мутовок, которые начинают активно развиваться при каких-либо повреждениях растения.

7. Таким образом, если согласно наличию особых черт антэкологии и диссеминации, а также специфических эмбриологических признаков выделение в семействе *Lamiaceae* подсемейства *Scutellarioideae* правомерно, то для выделения отдельного семейства *Scutellariaceae*, по нашему мнению, оснований недостаточно.

Список литературы

1. Вайнагий Н.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. – 1974. – Т.59 – №6. – С. 826–831.
2. Васильченко И.Т. Морфология прорастания губоцветных (сем. *Labiatae*) в связи с их систематикой // Тр. БИН АН СССР. – 1947. – Сер. I. – Вып. 6. – С. 72–104.
3. Вульф Е.В. Флора Крыма. Вьюнковые – паслёновые. – М.: Колос, 1966. – Т. III – Вып. 2. – 256 с.
4. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта, ГНБС-ННЦ, 1996. – 126 с.
5. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры. – Ялта: ГНБС, 1986. – 38 с.
6. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры. – Ялта : ГНБС, 1986. – 44 с.
7. Дзевалтовский А.К., Поліщук В.С. Особливості морфогенезу квітки у деяких представників родини губоцвітих (*Labiatae* Juss.) // Укр. Ботан. журнал. – 1974. – Т. XXXI, №5. – С. 645–648.

8. Дьяченко А.Д. До біології цвітіння *Sideritis catillaris* L. (Lamiaceae) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. Тематичний збірник інституту екології Карпат НАН України. – Вип. 6. - 2004. – Львів: Ліга-Прес, 2005. – С. 38–39.
9. Жизнь растений. В 6-ти томах / Под ред. Тахтаджяна А. Л. – М.: Просвещение, 1981. – Т.5(II). – 404 с.
10. Камелина О.П., Дзевалтовский А.К. Семейство *Lamiaceae* / Сравнительная эмбриология цветковых растений *Davidiaceae* – *Asteraceae*. – Л.: Наука, 1987. – С. 225–236.
11. Никифоров А.Р., Волошин Р.Р. *Lamium glaberrimum* (C. Koch) Taliev (*Lamiaceae* Juss.) в экосистеме подвижной осыпи южного склона горы Эклизи-Бурун (верхнее плато яйлы Чатыр-Дага) и в культуре ex situ в Южном Крыму. / Тематический сб. науч. тр. «Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана». 2005г. – Симферополь. – Вып. 15. – С. 29–38.
12. Определитель высших растений Крыма / Под ред. Рубцова Н.И. – Л. : Наука, 1972. – 504 с.
13. Определитель высших растений Украины / Под ред. Доброчаева Д.Н., Котова М.И. – Киев : «Наукова думка», 1987. – С. 302.
14. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений – М. Агропромиздат, 1988. – 271с.
15. Пономарёв А.Н. Изучение цветения и опыления растений. Полевая геоботаника. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – Ч. 2. – С. 9–19.
16. Рыфф Л.Э. Редкие растения осыпей Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. – 2001. – Т.120. – С. 58–63.
17. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М. – Л.: Наука, 1966. – 610 с.
18. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
19. Фёдоров А.А., Артющенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. – Л. : Наука, 1975. – 350 с.
20. Флора СССР. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. XX. – 555 с.
21. Флора УССР. – К.: Академия наук УССР, 1962. – Т. IX – 590 с.
22. Ходачек Е.А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Ботан. журнал. – 1970. – Т. 55. – №7. – С. 995–1010.
23. Чоркина Н.Г., Чиботару А.А., Челак В.Р., Маринеску М.Ф. Цветение, опыление и семенная продуктивность у стахиса // Проблемы репродуктивной биологии растений. Тезисы докладов симпозиума (4-6 июня 1996). – Пермь, 1996. – С. 224–227.
24. Шамров И.И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Ботан. журн. – Т. 87. – 2002. – № 10. – С. 1–30.
25. Шевченко С.В., Ругузов И. А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зелёным и пиронином // Бюлл. Никит. ботан. сада. – 1986. – Вып. 60. – С. 99–101.

26. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Цитолого-эмбриологические исследования высших растений. Сб. науч. трудов – Т.113. – 1992. – С.52–61.

27. Шоферистова Е.Г. Морфогенез генеративных органов лаванды // Исследования по физиологии, биохимии, цитологии и радиобиологии растений. Труды Никит. ботан. сада. – 1970. – Т. 46. – С.178–183.

28. Ярославцева А.Д. Особенности цветения и семяобразования у *Scutellaria albida* L. (сем. *Lamiaceae*) // Бюлл. Никит. ботан. сада. – 2005. – Вып. 91. – С. 97–103.

29. Ярославцева А.Д. Репродуктивная биология *Lamium glaberrimum* (C. Koch) Taliev (сем. *Lamiaceae*) // Вісник Київськ. нац ун-ту ім. Т.Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – Вип. 12-14. – 2007. – С. 100–107.

Reproductive biology in some species from family Lamiaceae

Yaroslavtseva A.D., Shevchenko S.V.

The results of the investigation of antecology, development of male and female generative structures, seed and seeding in *Sideritis catillaris*, *Lamium glaberrimum* and *Scutellaria albida* have been given in the comparative aspect. Conclusion about specificity of the described features and systematic belonging of genus *Scutellaria* (subfamily Scutellarioideae) has been done.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Автономной Республики Крым