

УДК 581.461: 582.929: 57.017.55

ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ GLECHOMA HEDERACEA L. (LAMIACEAE)

Годин В.Н.

ФГБОУ ВПО «Московский педагогический государственный университет»,
Москва, e-mail: godinvn@yandex.ru

У гинодиэичного вида *Glechoma hederacea* L. изучена морфология 200 цветков, собранных в естественных условиях произрастания Подмосквья. По размерам и строению чётко выделяется два типа цветков: обоеполые и пестичные. Оба типа цветков зигоморфные, циклические, 4-круговые, с двойным околоцветником. В пестичных цветках наблюдается редукция андроеца, представленного стаминодиями. Зрелые пыльцевые зерна 3-клеточные 6-бороздные. *G. hederacea* относится к растениям с утренним ритмом распускания цветков. На цветках зарегистрированы представители трёх отрядов насекомых: *Diptera* (4 вида), *Hymenoptera* (23 вида) и *Lepidoptera* (3 вида). Основные опылители – различные представители пчелиных, в суточной ритмике посещения которых зарегистрировано два пика: утренний (с 6 до 11 ч) и вечерний (с 16 до 20 ч). Аутбридинг у *G. hederacea* обеспечивается наличием гинодиэции, разновременным созреванием (протандрия) и пространственной изоляцией (геркогамия) пыльцы и рыльца, несовместимостью.

Ключевые слова: *Glechoma hederacea*, гинодиэция, протандрия, экология цветения и опыления

POLLINATION AND FLORAL ECOLOGY OF GLECHOMA HEDERACEA L. (LAMIACEAE)

Godin V.N.

Moscow state pedagogical university, Moscow, e-mail: godinvn@yandex.ru

In gynodioecious herb *Glechoma hederacea* L. morphology of 200 flowers collected from the wild of the Moscow region has been studied. Two types of flowers (hermaphrodite and pistillate) is clearly mark out. Both types of flowers are zygomorphic, cyclic, 4-circular, double perianth. In pistillate flowers registers a particulate reduction of stamens. Mature pollen grains are 3-celled and 6-colpate. *G. hederacea* is a plants with morning rhythm blooming flowers. The flowers are visited by members of the three orders of insects: *Diptera* (4 species), *Hymenoptera* (23 species) and *Lepidoptera* (3 species). The principal pollinators of flowers are different bee. Two peaks recorded in a daily rhythm of bee visits: morning (from 6 to 11 h) and evening (from 16 to 20 h). Gynodioecy, temporal (protandry) and spatial isolation (herkogamy) of pollen and stigmas, and incompatibility provides outbreeding in *G. hederacea*.

Keywords: *Glechoma hederacea*, gynodioecy, protandry, flower and pollination ecology

Гинодиэция (наличие у вида особей с пестичными и особей с гермафродитными цветками) впервые была описана Ч. Дарвином [12], которую он рассматривал как механизм для обеспечения ксеногамии. К настоящему времени гинодиэция выявлена у 1126 видов из 89 семейств покрытосеменных мировой флоры [4]. Гинодиэция наиболее широко распространена в таких семействах, как *Caryophyllaceae* и *Lamiaceae*. В рамках мировой флоры к настоящему времени у губоцветных гинодиэция известна у 17,5% родов и 4,9% видов [4]. Семейство *Lamiaceae* Lindl. по числу видов занимает одно из ведущих положений во флоре России. Исследования ряда авторов [2, 6, 10] касаются антэкологических особенностей представителей сем. *Lamiaceae* в связи с явлением гинодиэции.

В качестве объекта исследования выбрана *Glechoma hederacea* L. (будра плющевидная) из сем. *Lamiaceae* – наземноползучее многолетнее поликарпическое травянистое растение. Ареал вида евразийский. *G. hederacea* наиболее часто встречается по опушкам лесов, в зарослях кустарников, на

лугах, по берегам рек. Морфология обоеполых и пестичных цветков достаточно подробно описана [1], однако крайне отрывочны сведения об особенностях экологии цветения и опыления *G. hederacea* [14, 15]. В связи с этим цель данной работы – выявление антэкологических особенностей *G. hederacea*, обеспечивающих ксеногамию.

Материалы и методы исследования

Материал собирали в 2011–2014 гг. в естественных условиях Московской области (Истринский район). Исследования проводили в фазу массового цветения вида (середина мая). Изучена морфология 100 пестичных и 100 обоеполых цветков *G. hederacea*. Цветение и опыление растений изучали по методике А.Н. Пономарева [11]. Для определения видового состава собранных насекомых использовали «Определитель...» [9].

Результаты исследования и их обсуждение

Цветки *G. hederacea*, как и большинство современных представителей семейства *Lamiaceae*, весьма специализированы к определённым переносчикам пыльцы, что проявляется в их билатеральной

симметрии, наличии трубчатых частей, сростнолепестного синевато-лилового венчика, нектаростегия, рисунка-указателя нектара, а также собрании цветков в многочисленных «мутовки», заметные для насекомых-опылителей.

Соцветия. Соцветие у *G. hederacea* – открытый фрондозный тирс, субъединицами которого являются цимойды. Бракетозный цимойд у данного вида представляет собой цветоносную систему, состоящую из терминального цветка и 1 или редко 2 симподиально нарастающих боковых ветвей – вариант многоярусного дихазия, у которого одна из боковых осей третьего порядка обычно не развивается (дихазий из монохазиев), значительно реже представлены обе боковые ветви до третьего порядка включительно.

Цветки. Чашечка и венчик у обоеполюх и пестичных цветков явственно двугубые. В зеве, в проксимальной части средней лопасти нижней губы венчика расположены пучкообразно булавовидные или слегка расширенные на верхушке довольно длинные волоски, образующие нектаростегий. Нектаростегий препятствует доступу к нектару ползающих, но не опыляющих цветки насекомых. В трубке венчика, в зеве и на средней лопасти нижней губы имеется рисунок – приспособление для направления насекомых-опылителей в цветок за нектаром. Разнообразные по форме и размерам темно-фиолетовые пятна расположены в проксимальной части нижней губы или занимают практически всю среднюю лопасть. В трубке венчика имеются продольные полосы и пятна, иногда рисунок представлен только внутри трубки.

Тычинки двусильные – задние (верхние, внутренние, расположенные под верхней губой), длиннее передних (нижних, наружных, расположенных над нижней губой). В обоеполюх цветках пыльники интрорзные, обращённые к центру цветка, раскрываются одной продольной щелью.

Зрелые пыльцевые зерна *G. hederacea* 3-клеточные 6-бороздные, широкоэллипсоидальные, почти шаровидные или слегка сплюснутые, борозды длинные, узкие. Длина полярной оси пыльцевых зёрен от 41,0 до 50,1 мкм, экваториальный диаметр – от 25,0 до 40,0 мкм.

Нектарники внутрицветковые, расположены под завязями на цветоложе в виде утолщённого мясистого нектарного диска. Наиболее обычный тип нектарника в семействе *Lamiaceae* – это диск с четырьмя хорошо развитыми лопастями [8]. Такой тип нектарного диска характерен и для *G. hederacea*, однако у данного вида он неправильной формы. Три лопасти нектарно-

го диска слабо выражены, а передняя лопасть (расположена в основании лепестков, образующих нижнюю губу венчика) заметно крупнее остальных.

Столбик один, на верхушке двураздельный с почти равными лопастями рылец. Рыльце верхушечное, двулопастное, голое, игольчатое, вильчатое или якоревидное в зависимости от фазы развития цветка. Лопасты рыльца цельные, ланцетовидной формы, отклоняются от вертикальной оси столбика к верхней и нижней губе.

Размеры чашечки и её частей, венчика и ряда его частей у обоеполюх цветков крупнее, чем у пестичных. Отсутствие достоверных различий между обоеполюми и пестичными цветками по размерам нижней губы венчика (посадочная площадка для насекомых-опылителей) и ряда параметров гинецея следует рассматривать как приспособление пестичных цветков к ксеногамии. При уменьшении общих размеров трубки венчика и его верхней губы у пестичных цветков остаются почти неизменными те части цветка, которые отвечают за мелиттофильное опыление *G. hederacea*.

Экология цветения. Продолжительность цветения обоеполюх цветков *G. hederacea* равна двум дням (в жаркую погоду) или трём дням (в прохладную и пасмурную погоду). Обоеполюе цветки *G. hederacea* резко протандричны. Вскрытие пыльников наблюдается уже в рыхлом бутоне, примерно за 50–60 мин до распускания цветка. Первыми вскрываются пыльники нижних тычинок. Тычиночная стадия продолжается почти весь первый день цветения. Верхние и нижние тычинки собраны под верхней губой, однако пыльники верхних тычинок далеко выдаются из трубки венчика и почти достигают дистального конца верхней губы. Пыльники нижних тычинок находятся на уровне перехода зева венчика в отгиб. Пыльники сохраняют пыльцу 5–7 ч после раскрытия цветка. Фертильность пыльцы, определённая путём микроскопирования в ацетокармине, варьировала от 82,0 до 96,0%. Во время тычиночной фазы игольчатое рыльце скрыто или едва выступает из-под верхней губы и нежизнеспособно. В жаркие дни к вечеру первого дня цветения пыльники засыхают. В прохладную и пасмурную погоду засыхание пыльников наблюдается лишь на второй день цветения.

Рыльцевая стадия в функционировании обоеполюго цветка продолжается весь второй день цветения. К этому времени пыльники частично опадают, рыльце сильно выдвигается из-под верхней губы. При этом расположение частей цветка препятствует попаданию пыльцы (если она ещё сохрани-

лась) на рыльце: столбик прижат к верхней губе венчика и во время роста минует пыльники тычинок сверху. Его лопасти сначала вильчато, а затем якоревидно раздвигаются. Уже через сутки после распускания обоеполых цветков рыльце вполне восприимчиво к пыльце. При микроскопировании в ацетокармине на рыльцах видны прорастающие пыльцевые зерна. Обычно к вечеру второго дня цветения все обоеполые цветки увядают, а ещё через 6–8 ч венчики многих из них опадают. Следовательно, общая продолжительность жизни обоеполых цветков равна двум суткам: одни сутки – тычиночная фаза, другие – пестичная.

У пестичных цветков продолжительность жизни такая же, как у обоеполых. Тычиночная фаза у них отсутствует. Рыльце в своём развитии проходит несколько стадий:

1) игольчатое, скрытое под верхней губой венчика;

2) слегка выдвинутое с вильчатыми лопастями (иногда на них уже видны пыльцевые зерна);

3) длинное, выставляющееся вперёд и вниз от верхней губы венчика с якоревидными лопастями.

При микроскопировании видна прорастающая на рыльце пыльца. Полная жизнеспособность рыльца пестичного цветка наступает через 7–8 ч после его раскрытия. В жаркую и сухую погоду пестичные цветки увядают к вечеру второго дня цветения.

Пространственная изоляция рыльца и пыльников (геркогамия), разновременное созревание рыльца и пыльников (протандрия) исключают автогамию у обоеполых цветков *G. hederacea*. Однако не исключено попадание на рыльце пыльцы с других цветков того же растения (гейтоногамия). В пределах многоцветкового тирса цветки находятся в разных фазах развития: в одних созрели рыльца, в других вскрываются пыльники. Опылители, как правило, обследуют все раскрывшиеся цветки в соцветии и переносят пыльцу с одного цветка на другой. Однако *G. hederacea* относится к самонесовместимым растениям [13], поэтому гейтоногамия у них исключена.

Суточная ритмика цветения. Распускание цветков *G. hederacea* происходит утром. Раскрывание цветков начинается около 5 ч утра, достигает максимума в 6–7 и заканчивается в 10–12 ч. Кривая суточного хода распускания носит одновершинный характер. У обоеполых и пестичных цветков раскрытие происходит синхронно и однократно (на ночь цветки не закрываются). Совпадение суточных сроков цветения обоеполых и пестичных цветков благоприятствует ксеногамии. Также эффективным средством

обеспечения аутбридинга является более дружное и стремительное цветение цветков и всех женских особей в популяции, которые процветают быстрее гермафродитных – единственных поставщиков пыльцы для опыления.

Видовой состав и ритм посещения насекомых. На цветках *G. hederacea* зарегистрированы насекомые трёх отрядов:

1) *Diptera*: *Bombylius discolor* Mikn., *B. major* L., *Eristalis tenax* L., *Rhingia campestris* Mg. (питаются нектаром, не опыляют цветков);

2) *Hymenoptera*: *Andrena haemorrhoa* Ill., *A. flavipes* Pz., *A. minutata* Kby., *Anthophora acervorum* L., *A. parietina* F., *A. retusa* L., *Apis mellifera* L., *Bombus agrorum* F., *B. derhamellus* Kby., *B. hortorum* L., *B. lapidarius* L., *B. pratorum* L., *B. silvarum* L., *B. subterraneus latreillellus* Kby., *B. terrestris* L., *Melecta armata* Pz., *Osmia aenea* L., *O. aurulenta* Panz., *O. rufa* L., *Psithyrus barbutellus* Kby., *P. rupestris* F., *P. vestalis* Geoffr., *Xylocopa violacea* L. (питаются нектаром и производят опыление цветков; наиболее многочисленные посетители и опылители цветков данного вида);

3) *Lepidoptera*: *Macroglossum stellatarum* L., *Pieris brassicae* L., *P. rapae* L. (питаются нектаром, не опыляют цветков).

Наиболее важными опылителями *G. hederacea* были различные представители пчелиных (особенно шмели), которые собирали пыльцу (с обоеполых цветков) и нектар (с обоеполых и пестичных). В суточной ритмике посещения пчелиных зарегистрировано два пика: утренний (с 6 до 11 ч) и вечерний (с 16 до 20 ч). Опыление происходит при прямом контакте рыльца со спинкой насекомого, усеянной пыльцой. Вильчатые или якоревидные рыльца касаются спинки пчелиных и воспринимают пыльцу. Такой контакт возможен благодаря тому, что рыльца немного склонены в нижней губе. Выгрузка пыльцы из пыльников производится на строго определённый участок тела насекомых-опылителей, их спинку.

Заключение

Специализация мелиттофильных цветков *G. hederacea* проявляется в целом комплексе признаков: зигоморфность, наличие устойчивой посадочной площадки, трубчатый венчик, на дне которого скрыт нектар, яркая окраска венчика (оттенки синего) с указателями нектара. Ксеногамия у *G. hederacea* обеспечивается существованием двух типов цветков на разных особях (гинодизия), пространственной изоляцией созревшего рыльца на длинном столбике выше пыльников (геркогамия),

разновременным созреванием пыльцы и рыльца (чётко выраженная протандрия) и наличием самонесовместимости у обоеполюх цветков данного вида.

Список литературы

1. Анисимова А.Г. Морфологическое и анатомическое строение генеративных органов разных половых форм будры плющевидной (*Glechoma hederacea* L.) // Вестник Пермского ун-та. Сер. Биол. – 2005. – № 6. – С. 40–45.
2. Гогина Е.Е. О некоторых особенностях цветения тимьянов // Бюл. ГБС. – 1970. – Вып. 77. – С. 64–71.
3. Годин В.Н. Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в связи с половой дифференциацией // Бот. журн. – 2009. – Т. 94, № 12. – С. 1784–1790.
4. Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодиэзии у цветковых растений // Бот. журн. – 2013. – Т. 98, № 12. – С. 1465–1487.
5. Демьянова Е.И. Об особенностях распространения гинодиэзии в семействе губоцветных // Биол. науки. – 1981. – № 9. – С. 69–73.
6. Демьянова Е.И., Овёнова Е.П. Гинодиэзия у *Salvia stepposa* Schost // Экология опыления. – Пермь, 1976. – Вып. 2. – С. 99–105.
7. Демьянова Е.И., Лыков В.А., Вожакова А.В. Особенности опыления половых форм цветков у тимьяна Маршалла (*Thymus marschallianus* Willd.) // Экология опыления цветковых. – Пермь, 1987. – С. 78–89.
8. Карташова Н.Н. Некоторые данные по морфологии цветка губоцветных (Labiatae) // Бот. журн. – 1960. – Т. 45, № 1. – С. 109–114.
9. Определитель насекомых Европейской части СССР. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1948. – 1128 с.
10. Пономарёв А.Н. Об опылении шалфея степного (*Salvia stepposa* Schost.) // Доклады АН СССР. – 1959. – Т. 127, № 4. – С. 917–920.
11. Пономарёв А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. – М.-Л.: изд-во АН СССР, 1960. – Т. 2. – С. 9–19.
12. Darwin C. The different forms of flowers on the plants of the same species. – L., 1877. – 307 p.
13. Gill L.S. Cytotaxonomic studies of the tribe Nepeteae (Labiatae) in Canada // *Genetica*. – 1979. – Vol. 50. – № 2. – P. 111–117.
14. Hutchings M.J., Price E.A. C. Biological Flora of the British Isles: *Glechoma hederacea* L. (*Nepeta glechoma* Benth., *N. hederacea* (L.) Trev.) // *J. Ecol.* – 1999. – Vol. 87. – № 2. – P. 347–364.
15. Widen M., Widen B. Sex expression in the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederacea* (Lamiaceae) // *Can. J. Bot.* – 1999. – Vol. 77. – № 12. – P. 1689–1698.

References

1. Anisimova A.G. *Vestnik Permskogo Universiteta. Ser. Biologija* [Herald Perm University. Ser. Biol.], 2005. no 6, pp. 40–45.
2. Gogina E.E. *Bulleten' Glavnogo botanicheskogo sada* [Bulletin of the Main Botanical Garden], 1970, Vol. 77, pp. 64–71.
3. Godin V.N. *Botanicheskij zhurnal* [Botanical Journal], 2009, Vol. 94, no. 12, pp. 1784–1790.
4. Godin V.N., Demyanova E.I. *Botanicheskij zhurnal* [Botanical Journal], 2013, Vol. 98, no. 12, pp. 1465–1487.
5. Demyanova E.I. *Biologicheskie nauki* [Biological Science], 1981, no. 9, pp. 69–73.
6. Demyanova E.I., Ovesnova E.P. *Jekologija opylenija* [Pollination ecology]. Perm, 1976, Vol. 2, pp. 99–105.
7. Demyanova E.I., Lykov V.A., Vojakova A.V. *Jekologija opylenija cvetkovykh* [Pollination ecology of angiosperms]. Perm, 1987, pp. 78–89.
8. Kartachova N.N. *Botanicheskij zhurnal* [Botanical Journal], 1960, Vol. 45, no 1, pp. 109–114.
9. *Opredelitel' nasekomykh Evropejskoj chasti SSSR* [Keys to the Insects of the European Part of the USSR], Moscow, Leningrad, 1948. 1128 p.
10. Ponomarev A.N. *Doklady Akademii Nauk SSSR* [Reports of Academy of Sciences USSR], 1959, Vol. 127, no. 4, pp. 917–920.
11. Ponomarev A.N. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Moscow, Leningrad, 1960, Vol. 2, pp. 9–19.
12. Darwin C. The different forms of flowers on the plants of the same species. L., 1877. 307 p.
13. Gill L.S. Cytotaxonomic studies of the tribe Nepeteae (*Labiatae*) in Canada // *Genetica*. 1979. Vol. 50. no. 2. pp. 111–117.
14. Hutchings M.J., Price E.A. C. Biological Flora of the British Isles: *Glechoma hederacea* L. (*Nepeta glechoma* Benth., *N. hederacea* (L.) Trev.) // *J. Ecol.* 1999. Vol. 87. no. 2. pp. 347–364.
15. Widen M., Widen B. Sex expression in the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederacea* (Lamiaceae) // *Can. J. Bot.* 1999. Vol. 77. no. 12. pp. 1689–1698.

Рецензенты:

Байкова Е.В., д.б.н., ведущий научный сотрудник лаборатории гербарий ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск;

Шустов М.В., д.б.н., профессор, зав. отделом флоры ГБС РАН, г. Москва.

Работа поступила в редакцию 10.07.2014.