

УДК 581.471

Марков М.В., Манджиева Л.С.

(г. Москва)

СВЯЗЬ ГЕТЕРОЭРЕМОКАРПИИ С ПОЛИВАРИАНТНОСТЬЮ
ОНТОГЕНЕЗА В ПОПУЛЯЦИЯХ ЧЕРНОГОЛОВКИ
ОБЫКНОВЕННОЙ *PRUNELLA VULGARIS* L. (LAMIACEAE)

Аннотация. Приведены интересные и, в значительной степени, новые данные, касающиеся вариантов хода онтогенеза у черноголовки обыкновенной. Представлен спектр вариантов относительного развития и расположения эремов в ценобиях. Обсуждается автономность образования эремов как предпосылка возникновения гетероэремокарпии. На материале фотографий представлены эремы некоторых представителей семейства губоцветных с гинобазисом или без него. Иллюстрирована выявленная компенсационная (обратная) зависимость между объёмом и числом нормально развитых (неабортированных) эремов.

Ключевые слова: эрем, ценобий, онтогенез, гетероэремокарпия, *Prunella vulgaris*.

M. Markov, L. Mandzhiyeva

(Moscow)

CONNECTION BETWEEN HETEROEREMOCARPY
AND MULTIVARIATE ONTOGENY IN POPULATIONS
OF *PRUNELLA VULGARIS* L. (LAMIACEAE)

Abstract. Interesting and at a large extent newer data on the versions of ontogenesis in *Prunella vulgaris* are presented. The spectrum of versions and the relative location of erem in cenobia are clearly shown. The autonomy of erem formation is discussed as a prerequisite for the heteroeremocarpy occurrence. Some examples of the family Lamiaceae with ginobazis or without it are shown in the pictures. The compensatory (reverse) relation between the volume and the number of normally developed (nonaborted) erems is revealed and shown on the graph.

Key words: ehrem, coenobium, ontogeny, heteroeremocarpy, *Prunella vulgaris*.

Морфология плода, являясь одним из устойчивых и потому важных таксономических признаков, широко используется в систематике покрытосеменных. В то же время давно было установлено, что у некоторых видов даже на одной особи формируются плоды морфологически столь различные, что неспециалист их может свободно отнести к разным таксонам вплоть до родов. Это явление назвали гетерокарпией.

Морфологические различия плодов при гетерокарпии могут проявляться в разной степени, затрагивая их форму и размеры, анатомию околоплодника (перикарпия), наличие или отсутствие, например, тех или иных выростов перикарпия, характер вторичных покровов плода, если они имеются. Главное – то, что морфологические различия часто коррелируют с физиологическими.

Существует немало различных форм гетерокарпии [1], но в нашем случае у черноголовки как представителя семейства губоцветных представлена лишь одна из них – в семействах цветковых, которым свойственен плод ценобий, гетерокарпия на самом низком уровне может проявляться как гетероморфность эремов одного плода. Эта форма гетерокарпии, которую мы вслед за В.Ф. Войтенко и С.Н. Опариной [1] называем гетероэремокарпией, до сих пор остаётся мало изученной.

Поэтому, поставив целью работы изучение меж- и внутривидовой изменчивости размеров, объёма и массы эремов, а также выраженности гетероэремокарпии в природных популяциях черноголовки обыкновенной из разных местообитаний, мы наметили в качестве задач наблюдение следствий этой формы гетерокарпии, проявляющихся в поливариантности онтогенеза.

Материалы и методы

Материал был собран в смешанных восточноевропейских лесах центральных областей России: в трёх популяциях в Подмоскowie и пятнадцати природных популяциях в Тверской области – в окрестностях г. Твери, Лихославльском и Торжокском районах. Для фиксации растительного материала использовали 70-% спирт. Исследование анатомических препаратов проводили с помощью стереомикроскопа МБС-9, применяя цифровую камеру Nikon Coolpix L 22.

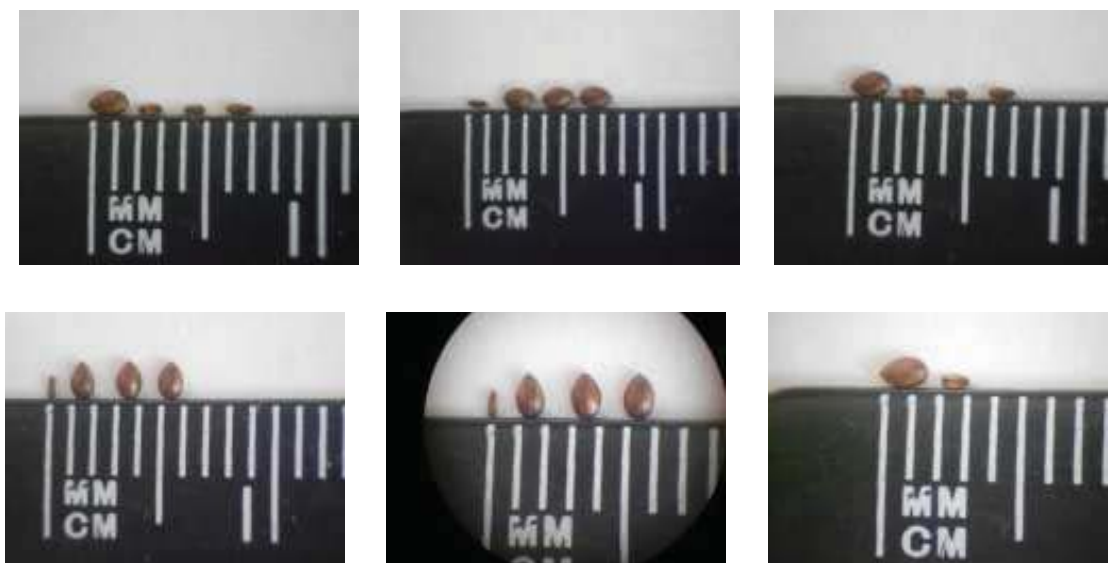
Случайные выборки состояли из плодоносящих особей. Особь в выборках несла от одного до семи компактных и отличающихся по размерам соцветий, что отражало её жизненное состояние. Растения были загербаризированы. После этого в воздушно-сухом состоянии подвергались обработке, в ходе которой из каждого цветка каждого соцветия (уровень соцветия был отмечен) извлекали четырехэремный (в типе) ценобий, распадающийся на односеменные эремы (далее, для удобства изложения, семена). Иногда некоторые эремы имели более мелкие размеры или даже абортывались, и тогда семян в цветке было менее четырёх.

Наблюдавшуюся размерную гетероэремокарпию (и гетероспермию) отражали количественно, измеряя эремы прямо в цветках, т. е. до момента, когда начнётся их преимущественно баллистическая дисперсия. На фото 1 показан способ измерения линейных размеров эремов с получением значений, которые можно использовать для вычисления их объёма, подставляя в формулу: $4/3 \times 3.14 \times a \times b \times c$, где a, b, c – длина полуосей (в нашем случае произведение: длина \times ширина \times толщина). Когда семена (эремы), извлекали из цветков одного соцветия, то их пересчитывали и взвешивали на торсионных весах с точностью до 0,1 мг. На основании этих данных вычисляли среднюю массу одного семени для каждого соцветия.

Результаты и их обсуждение

Наши данные, подкрепляя сведения, полученные предшественниками, наглядно показывают, что пестик губоцветных, и в том числе у нашего объекта черноголовки, образован двумя медианными карпеллами, а гинецей – синкарпный. Однако в результате вставания ложных перегородок из района средних жилок плодолистиков первоначально двухгнездная завязь вторично становится ложно четырёхгнездной. Для нас особенно важно подчеркнуть, что каждый эрем, и это проявляется в его расположении в составе ценобия, формируется в какой-то степени автономно от других.

Фото 1. Примеры измерения линейных размеров эремов



Для обработки данных использовали пакет программ STATISTICA 8.0.

На иллюстрациях (рис. 1), взятых из статьи Н.Н. Кадена и Т.П. Закалюкиной [2], и фотографиях ценобиев (фото 2) разных представителей семейства, видно, что располагающиеся на гинобазисе эремы контактируют с ним на весьма ограниченной поверхности и, отделяясь, получают в распоряжение существенно большую часть поверхности, покрытой перикарпием при малых относительных размерах ареолы (места прикрепления эрема к гинобазису). Наблюдаемую автономность можно вполне рассматривать как предпосылку возникновения разнообразности среди эремов даже одного цветка, а тем более среди эремов одного соцветия и одного растения. Иными словами, здесь явно имеется почва для возникновения гетероэремокарпии, т. е. интраиндивидуальной изменчивости эремов и семян.

В ходе изучения меж- и внутривидовой изменчивости размеров, объёма и массы эремов по результатам взвешивания семян

Рис. 1. Ход пучков на продольном срезе цветка зеленчука (*Galeobdolon luteum* Huds.) и схема образования гинобазического столбика и спинных выростов плодолистика у губоцветных (по Каден, Закалюкина, 1965 с изменениями)

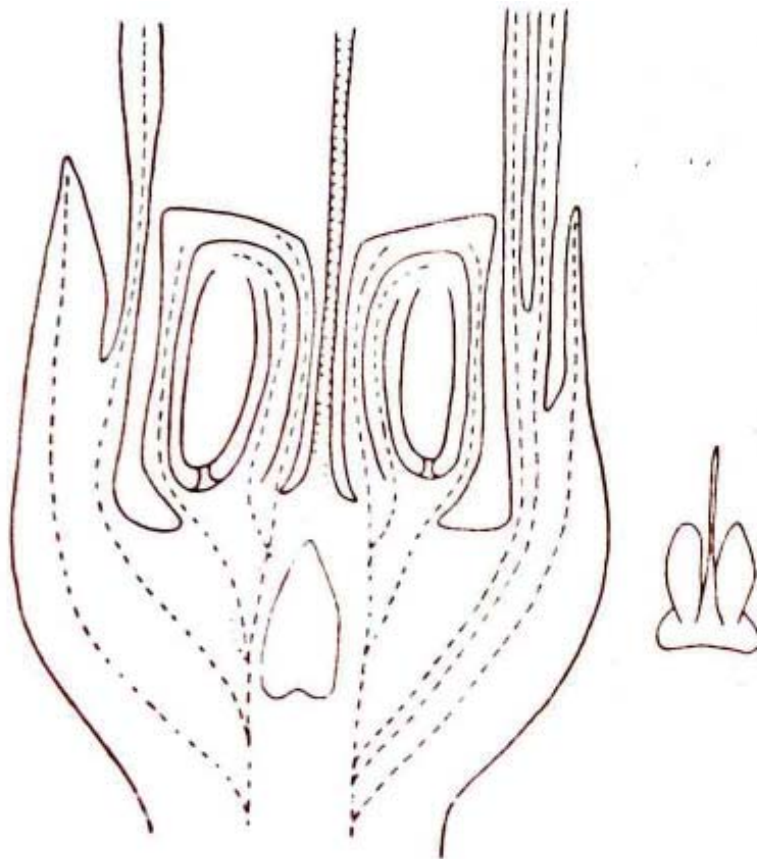


Фото 2. Эремы с гинобазисом или без него: 1–6 черноголовки обыкновенной; 7–8 живучки ползучей; 9–10 чистеца лесного; 11 щибрушки полевой; 12 пустырника пятилопастного; 13–14 будры плющевидной; 15 шлемника обыкновенного.

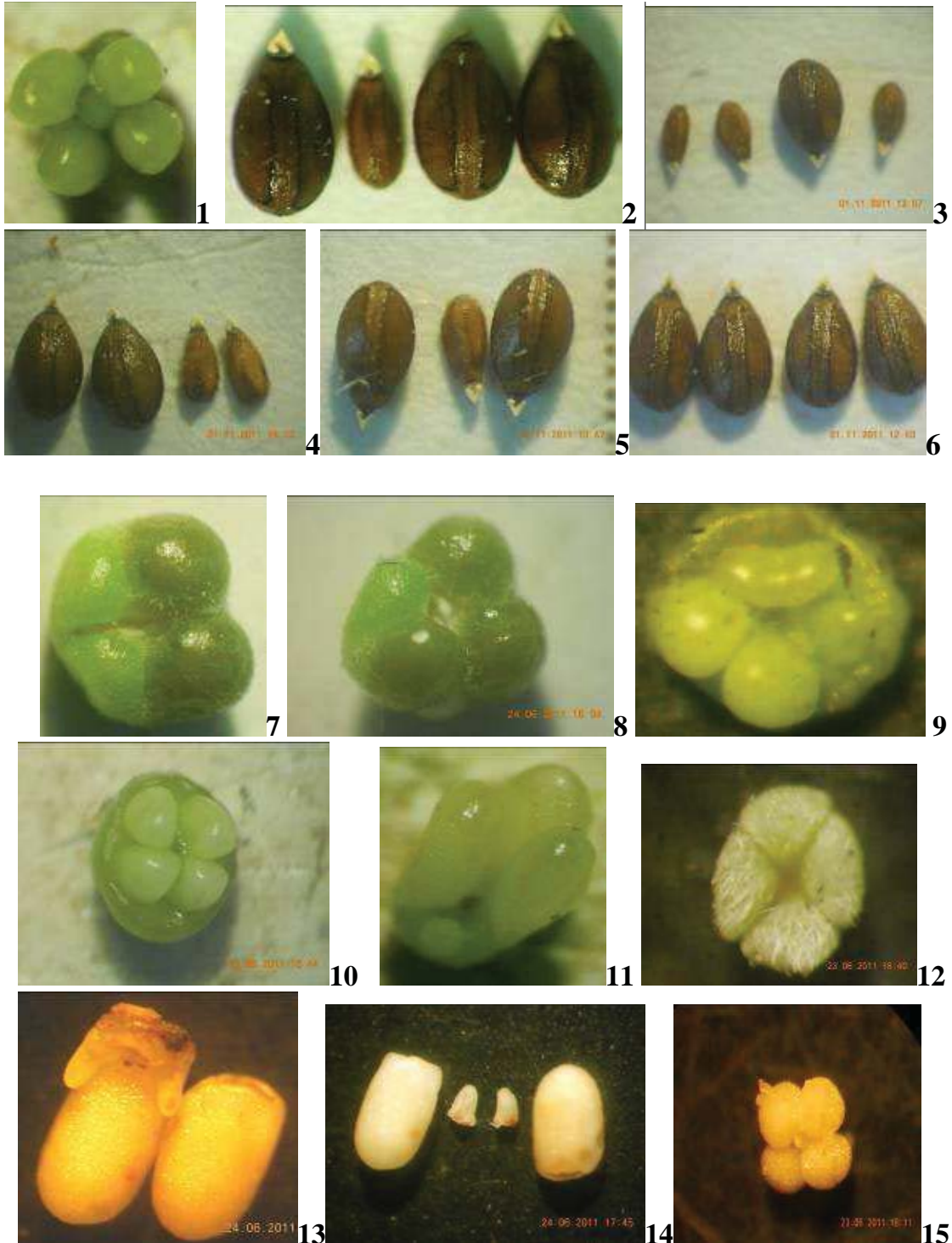
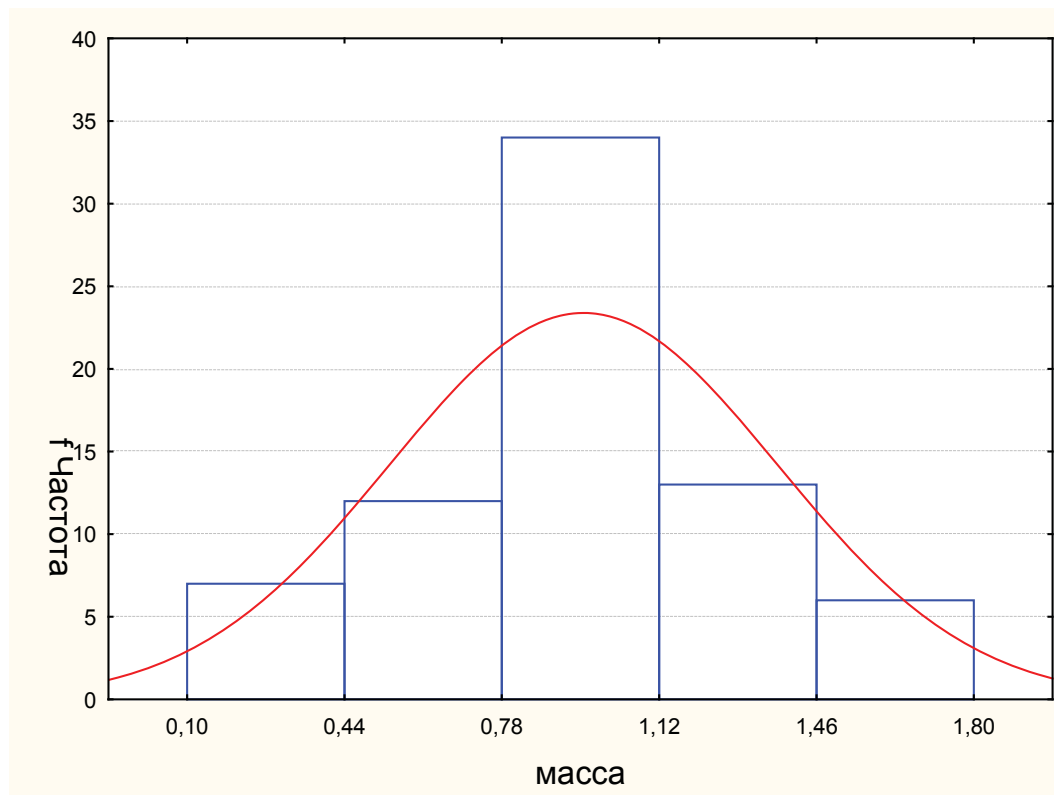


Рис. 2. Гистограмма распределения по классам массы (мг) семян черноголовки (N=72) из популяций в окрестностях АБС «Павловская слобода» (Московская обл.)



(эремов), собранных в Московской области (в окрестностях АБС «Павловская слобода»), без учёта положения соцветий на растениях, была построена гистограмма, указывающая на соответствие норме распределения (рис. 2), и высчитана достоверная средняя масса одного эрема (0.96 ± 0.18 мг). В пределах объединённой выборки из популяций в Тверской области масса семени тоже варьировала по нормальному закону, но, несмотря на большой объём объединённой выборки (общее число обработанных соцветий $N = 485$), кривая распределения была многовершинна. Причину, вероятно, надо искать в закономерностях варьирования массы семени в каждом соцветии [5–7]. В качестве параметров плодovitости были использованы число семян на одно соцветие и масса семян одного соцветия с учётом расположения соцветия на растении (уровня соцветия).

По данным табл. 1 видно, что побеги разного уровня могли статистически достоверно различаться по величине семенной продуктивности их соцветий, причём максимальный вклад в плодovitость вносили терминальные соцветия.

Таблица 1

Сравнение соцветий разного уровня по плодовитости
(по объединенным данным для 15 популяций *Prunella vulgaris*)

Уровни соцветий	Среднее число семян на соцветие \pm ошибка	Объем выборки (N)	ln Ns
Главные соцветия	28.1 \pm 1.7	211	2.87
Соцветия первого уровня	18.6 \pm 1.3	175	2.44
Соцветия второго уровня	25.7 \pm 2.2	81	2.84

Примечание: достоверность различий между главными соцветиями и соцветиями первого порядка – <0.001 ; между соцветиями первого и второго порядков – 0.003; главными соцветиями и соцветиями второго порядка – 0.430.

Все 15 популяций черноголовки в Тверской области сравнивали по средней массе одного семени, используя объединённые выборки. Данные сравнительного анализа приведены в виде матрицы (табл. 2 и 3) со значениями р-критерия как критерия достоверности различий. В зависимости от того, насколько отлична была та или иная популяция по названному показателю от всех остальных, ей присваивали соответствующий ранг по числу популяций, от которых данная популяция достоверно отличалась [4].

Таблица 2

Статистические параметры массы одного семени для каждой из изученных популяций *Prunella vulgaris*

Ранг	Номер популяции	Число обработанных соцветий	Средняя масса эрема \pm ошибка	Коэффициент вариации CV
1	2	3	4	5
14	8	17	0.72 \pm 0.02	0.13
10	2	10	0.34 \pm 0.04	0.38
9	14	7	0.36 \pm 0.05	0.33
8	6	14	0.62 \pm 0.05	0.18
8	9	14	0.52 \pm 0.02	0.12
7	11	18	0.61 \pm 0.03	0.22
7	13	17	0.60 \pm 0.03	0.18
7	15	18	0.60 \pm 0.26	0.18
6	3	15	0.45 \pm 0.05	0.40
6	4	8	0.44 \pm 0.05	0.32
6	7	25	0.59 \pm 0.03	0.29
5	1	3	0.36 \pm 0.10	0.50
5	12	20	0.56 \pm 0.03	0.25
4	10	11	0.52 \pm 0.04	0.23
3	5	14	0.57 \pm 0.04	0.28

По рангу изученные популяции образовали ряд от 3 до 14 – от популяции, которая демонстрировала достоверные отличия всего лишь с тремя другими, до популяции, которая была уникальна, достоверно отличаясь по средней величине массы одного семени от всех остальных. В табл. 2 приведены данные о средней массе одного семени для 15-ти изученных популяций. Значения коэффициента вариации указывают на высокий уровень изменчивости (до 0,50) показателя в некоторых популяциях. Прорастание отмечено у семян из соцветий всех уровней, но энергия прорастания и конечная всхожесть различались.

Таблица 3

Матрица для сравнения статистической достоверности различий по массе одного семени между пятнадцатью популяциями черноголовки

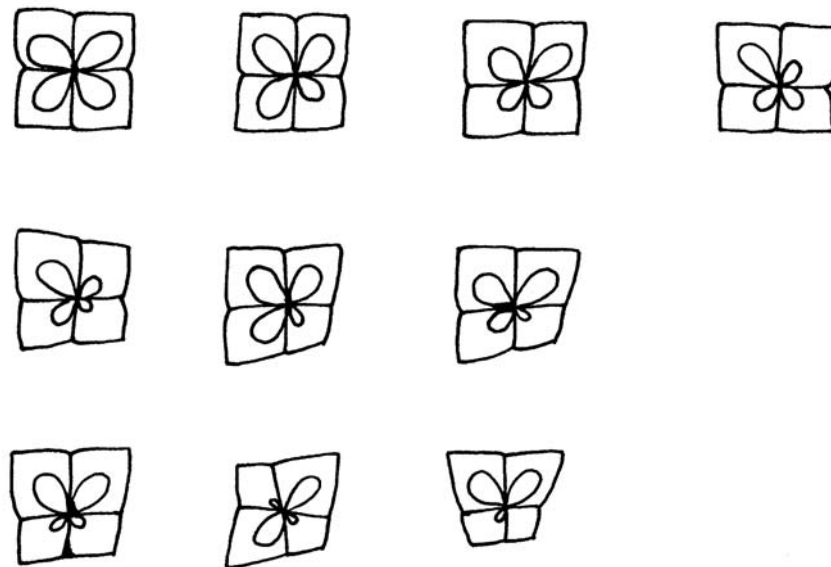
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	0.829	0.423	0.494	0.062	0.005	0.034	0.001	0.015	0.103	0.011	0.043	0.007	0.980	0.006
2		0.097	0.161	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.005	0.001	0.001	0.001	0.776	0.001
3			0.782	0.073	0.007	0.018	0.001	0.226	0.322	0.008	0.059	0.009	0.216	0.008
4				0.056	0.003	0.022	0.001	0.067	0.185	0.006	0.044	0.004	0.289	0.004
5					0.405	0.703	0.003	0.240	0.364	0.480	0.844	0.576	0.006	0.575
6						0.650	0.009	0.007	0.047	0.876	0.246	0.689	0.001	0.677
7							0.008	0.110	0.190	0.740	0.508	0.885	0.002	0.893
8								0.001	0.001	0.009	0.001	0.002	0.001	0.002
9									0.979	0.023	0.289	0.021	0.001	0.020
10										0.077	0.407	0.084	0.017	0.079
11											0.302	0.830	0.001	0.814
12												0.384	0.003	0.380
13													0.001	0.987
14														0.001

Средняя масса эремов в 15-ти исследованных популяциях (на меж- и внутривидовом уровне) варьировала от 0.34 ± 0.04 до 0.72 ± 0.02 мг, т. е. оказалась существенно ниже той, которая была получена для популяции в Московской области.

Спектр вариантов относительного развития и расположения эремов в ценобиях у *P. vulgaris* представлен на рис. 3 [3]. Можно видеть, насколько широк данный спектр и множество вариантов взаимного расположения и относительного развития эремов наблюдается в популяциях у этого вида.

В ходе исследования выяснилось, что частота встречаемости завязей с различным числом нормально развитых эремов в популяции-

Рис. 3. Спектр вариантов относительного развития эремов в ценобиях у *Prunella vulgaris*

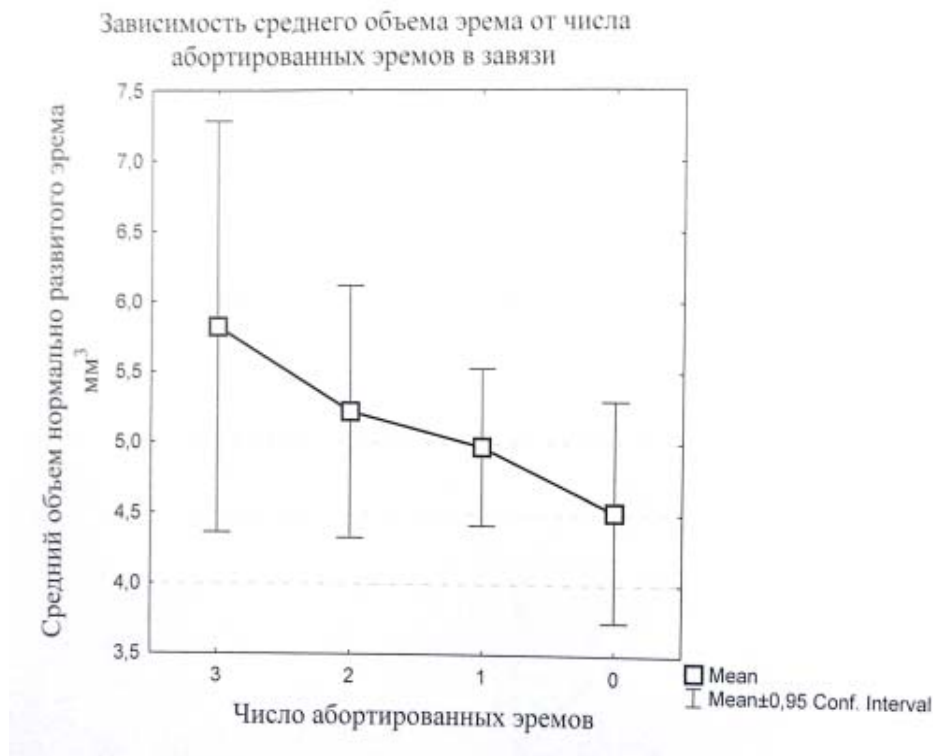


ях претерпевает сезонные изменения. Например, из 65 завязей, просмотренных в июне–июле 2012 г. в популяциях черноголовки в окрестностях АБС «Павловская слобода», не оказалось ни одной, где бы визуально диагностировалось недоразвитие эремов. Однако в августе–сентябре в тех же популяциях картина резко поменялась, и частоты вариантов 4 – 0; 3 – 0; 2 – 0 и 1 – 0 составили в выборке из 126 завязей, соответственно, 79 : 23 : 13 : 11.

Выявлена и нередко встречающаяся размерная гетероэремокарпия (и гетероспермия), которую следует отразить количественно, измеряя размеры эремов прямо в цветках, т. е. до момента, когда начнётся их преимущественно баллистическая дисперсия.

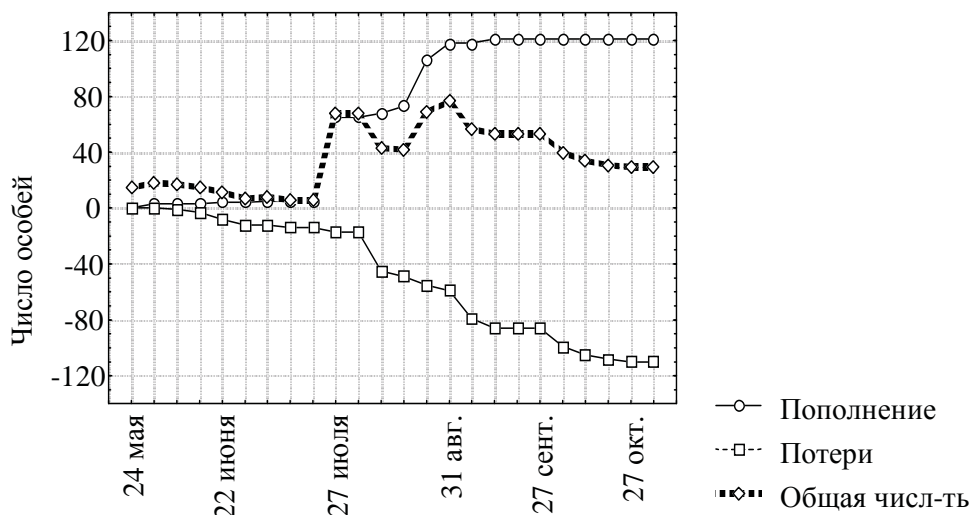
Принимая во внимание часто наблюдаемые в популяциях компенсационные связи (trade-off), мы предположили наличие связи этого типа между числом формирующихся в цветке эремов и (объёмом) средней массой одного эрема. Ответ на вопрос, будет ли средняя на цветок масса эрема коррелировать с числом нормально развитых и абортированных эремов, был утвердительным.

График на рис. 4 указывает на наличие компенсационной (отрицательной) зависимости, регистрируя снижение среднего объёма (и массы) эрема при увеличении числа выполненных и убывании числа абортированных эремов в цветке. Это означает, что недоразвитие части эремов одного цветка отчасти компенсируется более сильным развитием оставшихся.

Рис. 4. Компенсационная зависимость в цветках черноголовки

Варианты хода онтогенеза в зависимости от времени прорастания семян

Прорастание семян у черноголовки во многом зависит от метеорологических условий. В обычные по условиям годы с относительно сухим летом в популяциях черноголовки появляются две когорты проростков:

Рис. 5. Кумуляты потерь и пополнения проростками на фоне изменений общей численности в модельной популяции *Prunella vulgaris*

осенняя и весенняя. Если летом выпадает достаточно много осадков, то может наблюдаться поликогортность, и в дополнение к названным двум когортам присоединяются летние когорты проростков, демонстрирующих ярко выраженное растянутое прорастание. Быстро меняющаяся ситуация с увлажнением приводит к параллельно идущим процессам пополнения и убыли в популяциях. Кумуляты пополнения и убыли, представленные на рис. 5, хорошо иллюстрируют эти процессы, показывая также результирующую кривую для общей численности популяции.

В зависимости от сроков прорастания семян, появления когорт проростков и продолжительности вегетационного периода, у черноголовки прослеживаются два варианта онтогенеза [3].

1. Развитие растения на раннем этапе прерывается неблагоприятным периодом, например, при осеннем прорастании семян (рис. 6).

На следующий вегетационный сезон формируется побег с ярко выраженным апикальным доминированием и развитыми междоузлиями, т. е.

Рис. 6. Развитие растения на раннем этапе прерывается неблагоприятным периодом



Рис. 7. На ранних этапах развитие растения не прерывается неблагоприятным периодом



из розеточного образуется настоящий удлинённый побег, который в таком состоянии сохраняется в течение всего благоприятного периода (рис. 6).

2. На ранних этапах развитие растения не прерывается неблагоприятным периодом (рис. 7).

Это происходит при весеннем прорастании семян, а также в случае искусственного удлинения вегетационного сезона. В нашем опыте проростки из постепенно прораставших семян были высажены в январе – феврале в вегетационные сосуды. Наблюдения в природной среде и условиях опыта показали, что при продолжительном периоде вегетации в розеточном побеге апикальное доминирование снимается и образуются боковые вегетативные побеги. Эти побеги легко укореняются, в результате чего формируется плотный клон, состоящий из розеточных побегов с хорошо развитой, мощной системой придаточных корней.

Препарирование терминальной почки показало, что к концу осеннего сезона соцветие у таких растений ещё не сформировано, почка сложена крестообразно расположенными парами зачаточных листьев, а соцветие закладывается только после перезимовки.

Выводы

1) Автономность образования эремов является предпосылкой возникновения разнородности среди эремов даже одного цветка. Иными словами, это почва для возникновения гетерокарпии, а точнее – гетероэремокарпии.

2) Масса одного эрема в 15-ти исследованных популяциях (на меж- и внутрипопуляционном уровне) варьировала от 0.34 ± 0.04 до 0.72 ± 0.02 мг.

3) В ходе исследования была установлена компенсационная (обратная) зависимость между объёмом нормально развитых и числом abortированных эремов. То есть недоразвитие некоторых эремов одного цветка отчасти компенсируется более сильным развитием оставшихся.

4) Спектр вариантов относительного развития и расположения эремов в ценобиях у *P. vulgaris* довольно широк. Частота встречаемости завязей с различным числом нормально развитых эремов в популяциях претерпевает сезонные изменения. Налицо явная и часто встречающаяся размерная гетероэремокарпия.

В зависимости от времени прорастания семян для черноголовки обыкновенной характерны 2 варианта хода онтогенеза: с осенним и весенним прорастанием. В дополнение к основным двум когортам при наличии соответствующих метеорологических условий (влажное лето) возможно проявление дополнительных когорт (поликогортность).

Литература:

1. Войтенко В.Ф., Опарина С.Н. Сравнительный анализ анатомической структуры плодов гетерокарпных представителей трибы Lactuceae (Asteraceae) // Бот. Журн. – 1990. – Т. 75. – № 3. – С. 299–314.
2. Каден Н.Н., Закалюкина Т.П. Морфология гинецея и плода бурачниковых и губоцветных // Вестник МГУ. – Отд. биол. – 1965. – Т. 6. – № 3. – С. 31–41.
3. Марков М.В. Гетероэремокарпия и поливариантность онтогенеза // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: Материалы международной научной конференции, посвященной 110-летию А.А. Уранова (Кострома, 31 октября – 3 ноября 2011 г.) – Кострома; 2011. – Т. 1. – С. 153–158.
4. Марков М.В., Батурина О.Ю. Варьирование массы семени (эрема) у *Prunella vulgaris* L. на внутри- и межпопуляционном уровнях // Ученые записки Тверского государственного университета. – 1999. – Т. 5. – С. 180–184.
5. Winn Alice A. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris* // Ecology. – 1988. – 69, 5. – P. 1537–1544.
6. Winn Alice A. Proximate and ultimate sources of within-individual variation in seed mass in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) // Am. J. Bot. – 1991. – 78. – P. 838–844.
7. Winn Alice A., Werner P. Regulation of seed yield within and among populations of *Prunella vulgaris* // Ecology. – 1987. – № 68, 4. – P. 1224–1233.