

На правах рукописи



Николаева Любовь Александровна

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *PINGUICULA* L.
(LENTIBULARIACEAE) СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

1.5.9. Ботаника

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Научный руководитель

кандидат биологических наук
Титова Галина Евгеньевна

Официальные оппоненты:

Юдакова Ольга Ивановна

доктор биологических наук, доцент,
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования «Саратовский национальный
исследовательский государственный университет
имени Н.Г. Чернышевского»,
декан биологического факультета,
заведующий кафедрой

Яндовка Людмила Федоровна

доктор биологических наук, доцент,
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования «Российский государственный
педагогический университет им. А. И. Герцена»,
профессор

Ведущая организация

**Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования «Санкт-Петербургский
государственный университет»**

Защита диссертации состоится «20» марта 2024 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.002.01 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197022, г. Санкт-Петербург, вн.тер.г. муниципальный округ Аптекарский остров, ул. Профессора Попова, д. 2, литера В, Тел. (812) 372-54-06, факс (812) 372-54-43, адрес электронной почты: dissovet.24100201@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук, <https://www.binran.ru/dissertatsionnyye-sovety/dissovet-01/>

Автореферат разослан «__» _____ 202__ г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

кандидат биологических наук



Сизоненко Ольга Юрьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Виды рода *Pinguicula* L. (жирянка), как и остальных родов сем. Lentibulariaceae L. C. Rich., относятся к группе плотоядных растений и во многих регионах часто представлены локальными малочисленными популяциями, в связи с чем имеют статус редких и охраняемых видов (Zamora, 1999; Blanca, 2001, и др.). В России произрастает 7 видов, включая *P. vulgaris* L., *P. alpina* L. и *P. villosa* L., встречающихся, в частности, в Ленинградской и Мурманской областях Северо-Западного региона РФ, где они также относятся к охраняемым видам, хотя и с разным статусом (Красная книга..., 2014, 2018). Разработка стратегии сохранения видов нуждается в разносторонних данных по их репродуктивной биологии, позволяющих выявить факторы, ограничивающие их репродуктивный успех в конкретных популяциях и, тем самым – распространение растений. Важная роль в таких исследованиях принадлежит использованию эмбриологического подхода: известно, что нарушения в развитии репродуктивных структур на разных этапах репродукции приводят к снижению уровня возобновления видов в популяциях посредством семенного размножения (Evans et al., 2003; Zlobin, 2009a, б, и др.). Однако комплексные исследования такого рода по *Pinguicula*, включая *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в различных популяциях, редки, а их репродуктивная биология в условиях Северо-Запада России почти не изучалась.

Степень разработанности темы. Ряд вопросов, касающихся биологии развития и репродукции *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в различных местообитаниях, являются неизученными или дискуссионными. Наиболее полно эмбриологически изучена *P. vulgaris*; данные по эмбриологии *P. alpina* фрагментарны, по *P. villosa* – отсутствуют, причем некоторые признаки являются спорными (Никитичева, 1987; Камелина, 2009, и др.). Дискуссионен вопрос о способах опыления и системах скрещивания видов, причем изучены главным образом их шведские и британские популяции (Molau, 1993a; Heslop-Harrison, 2004). Семенная продуктивность оценена лишь в условиях Швеции и Северной Америки (Karlsson, 1986; Molau, 1993a). Слабо исследована биология прорастания *P. alpina* и *P. villosa*: тип покоя семян неизвестен, а сведения по развитию проростков ограничены (Heide, 1912; Heslop-Harrison, 2004, и др.). Особый интерес в биологии развития видов *Pinguicula* представляет их способность к образованию и двусемядольных (*P. villosa*, и др.), и односемядольных зародышей (*P. vulgaris*, *P. alpina*, и др.), то есть, к проявлению феномена псевдомонокотилии. Однако, способы перехода к односемядольности у *Pinguicula* до конца не ясны (Goebel, 1932; Naccius, Hartl-Baude, 1957; Degtjareva et al., 2004, и др.). Решению этого вопроса во многом содействует анализ переходных форм между разными типами зародышей и проростков, которые в настоящее время выявлены лишь у *P. vulgaris* из Ленинградской области (Титова, 2012). В связи с этим актуален анализ полиморфизма зародышей и проростков в других популяциях *P. vulgaris*, а также *P. alpina* и *P. villosa*, важный не только для решения проблемы псевдомонокотилии, но и с позиций его возможного влияния на уровень возобновления видов в популяциях.

Цель исследования – выявление особенностей эмбриологии и репродуктивной биологии трех видов рода *Pinguicula* L. – *P. vulgaris* L., *P. villosa* L. и *P. alpina* L., произрастающих на территории Северо-Запада России, и оценка их репродуктивного состояния в изучаемых условиях.

Задачи:

1. Изучить развитие репродуктивных структур исследуемых видов (пыльников,

пыльцевого зерна, семязачатков, зародышевого мешка, зародыша, семени) в нескольких пунктах Ленинградской и Мурманской областей и характер протекания эмбриологических процессов в данных условиях;

2. Провести анализ процессов опыления и оплодотворения (включая прохождение прогамной фазы), а также систем скрещивания у исследуемых видов;

3. Оценить показатели семенной продуктивности видов;

4. Выявить особенности биологии прорастания видов, определить степень полиморфизма проростков, формируемых в популяциях;

5. На основании анализа полученных данных оценить репродуктивное состояние видов в изучаемых условиях и возможные факторы, влияющие на их репродуктивный успех.

Научная новизна. Впервые детально изучены различные аспекты репродуктивной биологии *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*, произрастающих на территории Северо-Запада России, с использованием эмбриологического подхода. В результате анализа протекания основных эмбриологических процессов, а также данных по особенностям биологии цветения и опыления, семенной продуктивности и биологии прорастания видов дана комплексная оценка их репродуктивного состояния в условиях изучаемых популяций Ленинградской и Мурманской областей. Выявлены их определенная специфика по сравнению с другими изученными популяциями этих видов в Северной Европе, а также факторы, лимитирующие их репродуктивный успех и распространение в данных условиях.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Выявление особенностей репродукции у различных видов цветковых растений в разных популяциях способствует лучшему пониманию и расширению представлений о закономерностях их размножения и возобновления в различных экологических условиях, и тем самым, способствует решению фундаментальной научной задачи сохранения биологического разнообразия.

Практическое значение работы состоит в выявлении факторов, лимитирующих распространение *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в условиях Северо-Запада России. Выявление этих факторов будет содействовать разработке стратегии сохранения видов.

Личный вклад автора. При участии автора осуществлены все этапы научной работы: постановка целей и задач, полевые исследования в Ленинградской (Гатчинский и Ломоносовский р-ны) и Мурманской областях (Ловозерский район), сбор и фиксация материала, планирование и проведение экспериментов, обработка и анализ результатов и литературных данных. Николаева Любовь Александровна лично участвовала в написании текста диссертации и работ по теме исследований, представляла результаты исследований на тематических конференциях. Ею самостоятельно проведено изучение развития репродуктивных структур, процессов опыления и оплодотворения изучаемых видов с использованием методов классической эмбриологии и современных методов микроскопии, определены и статистически обработаны показатели их семенной продуктивности в различных популяциях, а также исследованы особенности биологии прорастания семян в лабораторных условиях.

Методология и методы исследования. Использован комплексный подход к анализу различных аспектов репродуктивной биологии видов с применением методов прижизненных наблюдений, цитозембриологического и гистологического анализа, оценки уровня

фертильности пыльцы и семязачатков, показателей семенной продуктивности, качества семян и закономерностей развития проростков, а также статистической обработки данных.

Положения, выносимые на защиту:

1. Эмбриологическая характеристика *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в изучаемых условиях Северо-Запада России согласуется с литературными данными по роду *Pinguicula*, исключая отдельные признаки: наличие геми-кампилотропных, а не анатропных семязачатков и семян; частое развитие женского гаметофита у *P. alpina* из микропилярной или средних мегаспор; формирование в эндосперме *P. vulgaris* и *P. alpina* и халазального, и микропилярного гаусториев, но разной степени развития.

2. Особи изученных популяций *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* характеризуются высоким уровнем семенной продуктивности и качества семян, что обеспечивается нормальным протеканием эмбриологических процессов и пластичностью способов опыления цветков.

3. Основными факторами, влияющими на репродуктивный успех изученных видов *Pinguicula*, являются жаркие засушливые условия в ходе бутонизации и цветения, существенно снижающие уровень их семенной продуктивности в отдельные годы и, тем самым – возобновление видов в популяциях посредством семенного размножения.

Степень достоверности результатов. Результаты работы основаны на многолетних исследованиях различных аспектов репродуктивной биологии видов *Pinguicula* в их популяциях в Ленинградской и Мурманской областях (2012, 2014, 2016–2021 гг.). Достоверность результатов определяется подбором адекватных подходов и методов к исследованию, а также анализом большого объема экспериментальных данных, полученных с применением современных методов микроскопии на базе оборудования лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии и Центра коллективного пользования научным оборудованием «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН (Санкт-Петербург). Достоверность количественных данных обоснована статистическими методами анализа. Корректность результатов исследования подтверждена их апробацией в виде докладов на ряде отечественных и международных конференций и публикацией в отечественных рецензируемых журналах.

Апробация. Материалы диссертации доложены на семи всероссийских и международных конференциях: Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2015, 2018, 2022 гг.), Конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова «Систематика и эволюционная морфология растений» (Москва, 2017), Международной школе-конференции «Эмбриология, генетика и биотехнология» (Ялта, 2022 г.; Санкт-Петербург, 2016 г.), Международной научной конференции «Биоморфология растений: традиции и современность» (Киров, 2022 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ, из них в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 3 статьи, из них 2 – в изданиях, индексируемых в международной наукометрической базе Scopus.

Связь с государственными научными программами, участие в выполнении грантов. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-34-90134, «Аспиранты»), а также темы Государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН: «Поливариантность морфогенетических

программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации» (регистрационный номер АААА-А18-118051590112-8).

Объем и структура работы. Диссертация состоит из Введения, 3 глав, Выводов, Заключение, Списка литературы и Списка иллюстративного материала. Текст диссертации изложен на 189 страницах и содержит 63 рисунка и 16 таблиц. Список литературы включает 205 источников, из них – 128 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе рассмотрены объем и положение семейства Lentibulariaceae в системе цветковых растений, а также объем и система рода *Pinguicula* (1.1.). Обобщены сведения об ареале, условиях произрастания, жизненных формах, особенностях размножения и факторах, ограничивающих расселение разных видов жирянок (1.2.; 1.3.). Проанализированы данные по их эмбриологии и репродуктивной биологии, включая спорные вопросы по этим аспектам биологии развития (1.4).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования: *Pinguicula vulgaris*, произрастающая в Ленинградской области (окр. пос. Пудость и Глядино, Гатчинский и Ломоносовский р-ны, соответственно), и *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* – в Мурманской области (окр. п.г.т. Ревда, Ловозерский район).

Условия произрастания видов исследовали в ходе полевых работ в июне и июле 2021 г. Площадь, занимаемую популяцией, ее численность, количество половозрелых особей оценивали визуально. Влажность почв определяли полевым методом (Ипатов, Мирин, 2008), кислотность (рН, водная вытяжка) – в Пудости и Глядино, по Е.В. Аринушкиной (1970) и Л.А. Воробьевой (1998), в Ревде – согласно данным Национального атласа почв (Национальный..., 2011). Названия видов приводили в соответствии с Иллюстрированным определителем (Иллюстрированный..., 2006) и с дополнением по Н.Н. Цвелеву (2000). При описании сообществ в Глядино в каждом из 3-х местообитаний закладывали по одной пробной площадке (Г1–Г3), в Пудости, с более однородными условиями – площадки выделяли произвольно (П1–П3). Фенологические наблюдения проводили в летне-осенний период 2016–2021 гг., с периодическими наблюдениями в отдельные предшествующие годы (2012, 2014 гг.)

Сбор и фиксацию материала по *P. vulgaris* и *P. alpina* производили в июне–августе 2019–2021 гг., по *P. villosa* – в июне–августе 2016, 2018, 2020 и 2021 гг. Материал фиксировали в смеси FAA (70%-ный этанол: формалин: концентрированная уксусная кислота = 100 : 7 : 7). Цитоэмбриологический анализ осуществляли на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятой методике (Паушева, 1980). При анализе процессов оплодотворения, развития семязачатков и семян применяли их экспресс-диагностику посредством техники просветления (Барыкина и др., 2004) и дифференциально-интерференционного контраста (ДИК). Тонкие детали строения изучали на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ), с фиксацией материала в 2.5%-ном глутаровом альдегиде на фосфатном буфере (рН 7.0), последующим обезвоживанием в этаноле, ацетоне и изоамилацетате и высушиванием на приборе «Critical point drying»; образцы напыляли смесью палладия с золотом. Строение устьиц и гидатод у

проростков анализировали с помощью СЭМ и на временных глицериновых препаратах (с просветлением образцов в смеси $\text{Ca}(\text{ClO})_2$, CaCl_2 и $\text{Ca}(\text{OH})_2$ и окраской толуидиновым синим).

Анализ биологии цветения и опыления проводили в естественных и лабораторных условиях. Количество пыльцевых зерен и семязачатков, их соотношение (индекс Р/О) и степень выполненности определяли в цветках и бутонах в 2021 г, в расчете на особь (обычно одна особь – один цветок). Выполненность пыльцы (в обоих пыльниках) и семязачатков оценивали на давленных препаратах: пыльцевых зерен – ацетокарминовым методом и путем окрашивания основным фуксином по Фельгену, сафранином и алциановым синим, семязачатков – методом ДИК. Фертильность пыльцы оценивали по ее способности к прорастанию непосредственно в пыльниках (по 20-30 цветков в каждой популяции) и на искусственной среде (5 и 10%-ный водный раствор сахарозы; по 5 цветков в каждом варианте). Пыльцевые трубки и каллозные пробки выявляли методом флуоресцентной микроскопии с обработкой изолированной плаценты с семязачатками 0.1%-ным раствором анилинового синего (Методические..., 1981). Готовность рыльца к рецепции пыльцы определяли по реакции на 1%-ый р-р KMnO_4 (Robinson, 1924). Искусственное опыление цветков проводили на растениях, интродуцированных на территории БИН РАН, с использованием в каждом варианте опыления по 30 одноцветковых особей у *P. vulgaris* и *P. alpina*.

Показатели семенной продуктивности оценивали в соответствии с рекомендациями Т.А. Работнова (1960) и И.В. Вайнагия (1974), также в расчете на особь, у *P. vulgaris* и *P. alpina* – в 2019–2021 гг., у *P. villosa* – в 2018 и 2020–2021 гг.

Тип покоя и всхожесть семян выявляли с учетом методики Г. Е. Титовой (2012), с заложением в каждый вариант опыта по 100 шт. семян у *P. vulgaris* и *P. alpina*, и 50 шт. у *P. villosa* (в 4-х и 2-х повторностях, соответственно: по 25 семян в каждой чашке Петри).

Микроскопия: стереомикроскоп Stemy-2000; световые микроскопы Axio Imager Z1 ЦКП БИН РАН «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» и AxioPlan 2; фотокамеры AxioCam MRc3 и MRc5; сканирующий электронный микроскоп JSM-6390 LA (Jeol, Hitachi) ЦКП БИН РАН.

Статистический анализ. Средние показатели вычисляли как среднее арифметическое со стандартной ошибкой ($M \pm m$). Данные обрабатывали в программе STATISTICA 12 с применением критериев Фишера (F), Манна–Уитни (z) и Краскела–Уоллиса (H).

Понятийный аппарат: типизация структур семязачатка и семени по И.И. Шамрову (2008), пыльника – по О.П. Камелиной (1994), устьиц – по М. Baranova (1992), форм синкотилии – по В. Naccius и Н. Trompeter (1960) и G.E. Titova (2006).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Характеристика условий произрастания *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в исследуемых пунктах Ленинградской и Мурманской областей

Обе популяции *Pinguicula vulgaris* в Ленинградской области (окр. пос. Пудость и Глядино) расположены на Ижорской возвышенности (90 м над у. м.), с удалением друг от друга примерно на 20 км, и приурочены к выходам гачи (Буданцев, 2006). Однако, в Пудости популяция расположена на территории надпойменной террасы долины р. Ижора, а в Глядино – на склоне широкого холма, заселенного хвойно-мелколиственным лесом и граничащего с болотом. Популяции *P. vulgaris* и *P. alpina* в Мурманской области (окр. п.г.т. Ревда)

приурочены к окрестностям ручья Ильмайок в горном массиве Ловозерские тундры (250 м над у. м.), где оба вида произрастают совместно, но *P. alpina* – в основном по берегу ручья. Популяция *P. villosa* расположена в том же горном массиве (окр. п.г.т. Ревда), но удалена от популяций *P. vulgaris* и *P. alpina* ~ на 8 км (межгорная долина с ручьем Эльморайок, 250 м над у. м.). Популяции различаются по площади, микрорельефу территории, степени освещенности, увлажнения и кислотности почв, типам и общему проективному покрытию растительных сообществ и по численности особей (Таблица 1).

Несмотря на сходные умеренные широты, условия произрастания *P. vulgaris* в Пудости и Глядино отличаются. В Пудости они достаточно однородны (пойменный низкотравный злаково-разнотравный луг, без явных различий в освещении и увлажнении на разных участках). В Глядино присутствуют три резко отличающихся местообитания *P. vulgaris*: склон холма над болотом с разнотравным разреженным луговым сообществом, частично затененный невысокими кустарниками и деревьями и, вследствие подтока известковых вод – с высокой влажностью почв; незатененный край злаково-хвощово-пушицево-зеленомошного болота с обнаженными участками гажи и повышенной влажностью; обочины лесной дороги с

Таблица 1. Основные характеристики местообитаний *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina*, *P. villosa* в Ленинградской и Мурманской областях

Основные характеристики местообитаний	Пункты произрастания				
	<i>P. vulgaris</i>			<i>P. alpina</i>	<i>P. villosa</i>
	Пос. Пудость Гатчинский р-н, (П1–П3)	Пос. Глядино Ломоносовский р-н (Г1–Г3)	п.г.т. Ревда Ловозерский р-н	п.г.т. Ревда Ловозерский р-н	
Размеры территории, занимаемой популяцией жирянки	10–15 м × 20–25 м	10–15 м × 5–10 м	10 м × 20 м		5 м × 10 м
Положение в рельефе	Днище речной долины	Пологий (10–15°) склон возвышенности	Пологий берег горного ручья на днище межгорной долины		Сфагновое болото на днище межгорной долины
Микрорельеф	Относительно ровный	Неровный, с уклоном от опушки леса к болоту	Относительно неровный		Относительно ровный
Наличие/отсутствие затенения	Отсутствует	Присутствует (частичное)	Отсутствует		Отсутствует
Численность, шт.	~500	~700	~400	~300	~100
Доля половозрелых особей, %	~50	~40	~30	~30	~20
Увлажненность почвы	Умеренно-влажная	Влажная, по краю болота – сырая	Влажная		Влажная
Кислотность почвы, рН	7.20–7.40	7.58–7.74	Кислая		Кислая
Растительные сообщества, в которых произрастают жирянки	Злаково-разнотравный луг с крушиной и ивой (П1–П3)	Разнотравный разреженный луг (Г1)	Злаково-хвощово-пушицево-зеленомошное (гипновое) ключевое болото (Г2)	Зеленомошно-травяно-кустарничковые тундры с небольшим участием низкорослых кустарников ивы и березки	Травяно-кустарничково-зеленомошно-сфагновое бугорковое болото по краю пушицево-сфагнового болота
Общее проективное покрытие (ОПП) (%)	70–80	50–60	90	60–70 (до 80)	80–90

Примечание: Описание местообитания Г3 в Глядино не приводится из-за небольшой территории, заселенной жирянками, и их малочисленности.

открытыми группировками *P. vulgaris*, сильно затененных лесом и с более сухими условиями (Таблица 1, П1–П3 и Г1–Г3, соответственно) (Николаева (Пушкарева) и др., 2023). Предпочтительными местами поселения жирянок в обеих популяциях являются участки с низкой высотой и сомкнутостью травяного яруса (ОПП менее 50–60%), что особенно заметно в болотном сообществе Глядино (Г2) (ОПП = 90%), где жирянки обычно малочисленны, но весьма обильны на оголенных выходах гажи. Сходная зависимость отмечена и в субарктических популяциях *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в Мурманской области и ранее также сообщалась для *P. vulgaris* из Британии (Gilmour, Walters, 1954; Neslop-Harrison, 2004).

Различны и сроки прохождения основных фенофаз у особей в популяциях. Начало бутонизации *P. vulgaris* в Пудости обычно отмечается во второй половине июня, массовое цветение – в третьей декаде июня – начале июля, созревание плодов и диссеминация – с третьей декады июля по первую декаду августа (включительно). В Глядино (вследствие частичного затенения территории) сроки несколько более поздние и растянутые: вторая декада июня, третья декада июня – начало июля и конец июля – середина августа, соответственно. Для *P. vulgaris* из Ревды (расположенной в субарктических широтах) характерно ускорение фенофаз – с началом бутонизации и массовым цветением примерно в те же сроки, что и в Глядино, но с более ранней диссеминацией (вторая декада июля – начало августа).

Начало бутонизации *P. alpina* в Ревде, несмотря на ее произрастание в тех же условиях, что и *P. vulgaris*, обычно отмечается раньше (первая декада июня), пик цветения приходится на 15–25 июня, но оно более продолжительно – около месяца (в отличие от *P. vulgaris* с массовым цветением в течение 20–25 дней). Созревание плодов и диссеминация также растянуты – с середины июля по конец июля (с созреванием части плодов даже в августе). *P. villosa* в Ревде свойственны очень быстрое цветение и плодоношение: начало бутонизации – в первой декаде июня, массовое цветение – с 10 по 20 июня, диссеминация – с третьей декады июня по первую декаду июля, включительно (весь цикл менее 1,5 мес). Характерно, что в 2017 и 2019 гг. цветение у *P. villosa* отсутствовало, а в 2020 г. наблюдалось лишь у отдельных особей.

3.2. Строение цветка, развитие мужских и женских репродуктивных структур у *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*

Строение цветка у изучаемых видов во многом сходно и согласуется с данными, приведенными в литературе (Dickson, 1869; Troll, 1964; Rodondi, 2010; Degtjareva, Sokoloff, 2012, и др.). Они зигоморфные, обоеполые, сине-фиолетовые у *P. vulgaris*, белые у *P. alpina* и светло-фиолетовые у *P. villosa*; с 5-лопастными чашечкой и венчиком. Андроцей из 2 тычинок; гинецей из двух почти полностью сросшихся плодолистиков. Пестик состоит из короткого столбика, оканчивающегося двугубым рыльцем, и округлой завязи. У всех трех видов нижняя губа рыльца представлена широкой пластинкой с одноклеточными папиллами и нависает над пыльниками, однако верхняя губа (также покрытая папиллами) различна по строению. У *P. vulgaris* и *P. alpina* она имеет вид шиловидного отростка, перпендикулярного нижней губе – длинного, узкого и изогнутого у *P. vulgaris*, но короткого, широкого и прямого у *P. alpina*. У *P. villosa* верхняя губа сходна по строению с нижней, но имеет противоположную ориентацию и чуть меньшие размеры, при этом обе губы (как и пыльники) скрыты в зеве венчика.

Пыльники у *P. vulgaris* и *P. alpina* 2-тековые, 4-гнездные, однако по мере развития перегородки между гнездами в пределах тек разрушаются, вследствие чего они объединяются,

и пыльники выглядят 2-гнездными. Сформированная стенка пыльника 4-слойная (эпидермис, эндотеций, средний слой и тапетум); тапетум секреторный, без реорганизации, из 1–2-ядерных клеток. Стенка зрелого пыльника 2-слойная (эпидермис, фиброзный эндотеций). Микроспорогенез симультанного типа; тетрады микроспор тетраэдральные или крестообразные, нередко не распадаются на отдельные микроспоры. Зрелые пыльцевые зерна 3-клеточные (вегетативная клетка, два веретеновидных спермия), без явных аномалий строения, исключая редкие случаи увеличения их размеров у *P. alpina* и присутствия в пыльниках *P. vulgaris* из Глядино 2-клеточной пыльцы (около 10%), возможно, с незавершенным циклом развития (Николаева (Пушкарева), Титова, 2022а). У *P. villosa* (в связи с нерегулярностью ее цветения в Мурманской области) развитие пыльника изучено менее подробно. Однако наличие у вида 4-гнездных пыльников с объединением гнезд, 2-слойной стенки зрелого пыльника и 3-клеточной пыльцы, часто в диадах или тетрадах, указывает на то, что общая схема их формирования та же, что и у *P. vulgaris* и *P. alpina*.

Семязачатки у *P. vulgaris* и *P. alpina* многочисленные, формируются на центральной шаровидной плаценте (со стерильным придатком на апексе у *P. alpina*), геми-кампилотропные, тенуинуцеллярные, унитегмальные, с коротким фуникулузом и рафе с почти не выраженным прокамбием. Нуцеллус без дифференциации на постамент и подиум, в ходе развития почти полностью деградирует (несколько клеток сохраняются лишь в базальной части). Интегумент 3–4-слойный, с интегументальным тапетумом (эндотелием), формирующимся после мейоза в мегаспороцитах и контактирующим в средней части с женским гаметофитом, а в халазальной – с остатками нуцеллуса. Гипостаза однослойная (3-4 тонкостенные клетки).

Археспорий одноклеточный, реже – 2-клеточный, однако в мегаспороцит преобразуется лишь одна клетка (без отделения париетальной клетки). Тетрады мегаспор линейные, у *P. vulgaris* – с функциональной халазальной мегаспорой, у *P. alpina* – нередко с микропилярной или средними мегаспорами. Зародышевый мешок Polygonum-типа; в сформированном и зрелом состоянии 7-клеточный 8-ядерный. Полярность яйцеклетки и синергид типичная; полярные ядра находятся в контакте в микропилярной части гаметофита; антиподы мелкие.

Характерно, что семязачатки у *P. vulgaris* и *P. alpina* различаются по размерам и степени искривления морфологической оси. В верхней части плаценты они крупные, с почти прямой осью микропиле–халаза и близкие по строению к анатропным, в средней и особенно нижней части – более мелкие и с искривлением оси, часто затрагивающим верхнюю часть гаметофита (самые нижние семязачатки у *P. vulgaris* иногда являются недоразвитыми).

Развитие семязачатка и зародышевого мешка у *P. villosa* также изучено лишь на отдельных стадиях – мегаспороцита, 4-ядерного и зрелого зародышевого мешка; тем не менее, их строение на этих стадиях соответствовало таковым *P. vulgaris* и *P. alpina*.

Сопоставление данных по генезису мужских и женских структур у *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* с имеющимися сведениями по этому вопросу показало, что их общие характеристики в целом согласуются с таковыми, приведенными в литературе для этих и других видов *Pinguicula*, хотя *P. villosa* – ранее эмбриологически не изученный вид, нуждается в дополнительных исследованиях. Сходные признаки развития пыльника отмечены у *P. vulgaris* и *P. alpina* из других мест произрастания (Shuka et al., 2007; Rodondi et al., 2010), как и развития семязачатка у *P. vulgaris* (Kopczyńska, 1964; Никитичева, 1987). Как и у других жирянок (*P. hirtiflora*, *P. balcanica*; Shuka et al., 2007; *P. arvetii*, *P. grandiflora*, *P. leptoceras*;

Rodondi et al., 2010), серьезных аномалий в строении пыльцы *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в исследуемых условиях не наблюдалось. Вместе с тем, нами внесены уточнения в характеристики развития пыльников и семязачатков *Pinguicula*. Так, их пыльники следует определять как 4-гнездные: понятия «вторично двугнездные» или «вторично одногнездные», применяемые рядом авторов (Barnhart, 1916; Casper, 1966; Espinosa-Matías et al., 2005), некорректны, поскольку в зрелом состоянии (вследствие объединения гнезд) они лишь выглядят дву- или одногнездными. Данные о сукцессивном типе микроспорогенеза и 2-клеточной пыльце у *P. agnata*, *P. oblongiloba* и *P. crenatiloba* (Espinosa-Matías et al., 2005), вероятно, ошибочны: у большинства видов отмечены симультанный тип микроспорогенеза и 3-клеточный тип пыльцы (Casper, 1966; Shuka et al., 2007), а у исследованных этими авторами видов, судя по их иллюстрациям, пыльцевые зерна являются незрелыми. Нами уточнен морфологический тип семязачатков у *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* и выявлена их гетерогенность по строению в зависимости от положения на плаценте. Ранее семязачатки *Lentibulariaceae* относили к анатропному или промежуточному между анатропным и гемитропным типами (см. Никитичева, 1987). Однако, вследствие не только их неполного обращения к плаценте, но и частичного искривления оси, часто затрагивающего ось гаметофита, они являются геми-кампилотропными (по типизации Шамрова, 2008), включая семязачатки в верхней части плаценты, хотя и близкие по строению к анатропным. Еще одно уточнение касается развития женского гаметофита у *P. alpina* (почти не изученной в этом отношении) не только из халазальной, но и микропилярной и средних мегаспор тетрады.

3.3. Биология цветения и опыления *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*

Цветение особей *Pinguicula vulgaris* в Пудости, Глядино и Ревде синхронное: хотя его общий период составляет 2–3 недели (в Глядино более растянут – до 3.5 недель), массовое цветение достигается быстро – в течение недели. Цветение отдельного цветка длится 5–7, иногда до 10–12 дней, что возможно связано с задержкой опыления. Это отличается от *P. vulgaris* из шведского Абиско – с цветением до 5 недель (с середины июля по конец августа, иногда – вплоть до сентября), а отдельных цветков – в среднем 8.6 дней (Molau, 1993a). Во всех популяциях преобладают особи с одним цветком (двухцветковые особи составляли менее 10%; большего числа цветков не наблюдалось). Это связано с особенностями развития соцветия жирянок – терминального, открытого сидячего зонтика, включающего до 13 цветков, но нередко сводящегося лишь к одному цветку (Dikson, 1869; Fischer et al., 2004; Degtjareva, Sokoloff, 2012, и др.), что отмечено также у *P. vulgaris* из субарктических регионов Гренландии (Heide, 1912) и Швеции (Molau, 1993a, и др.), а также в Британии (Heslop-Harrison, 2004).

Следует, отметить, что, в отличие от 2019 г., период бутонизации и цветения *P. vulgaris* в Ленинградской обл. в 2020 г., и особенно 2021 г. (с середины июня по середину июля) отличался жаркими и засушливыми условиями. Такие же условия отмечались в 2021 г. и в Ловозерских тундрах (первая половина июня); в 2020 г. температуры были близкими к 2019 г., но уровень осадков намного ниже (Погода..., 2021a, б). Вследствие этого в 2021 г. цветение особей *P. vulgaris* в Пудости и Ревде было сдвинуто на более ранние сроки: в Пудости – на середину июня, в Ревде – на вторую половину июня (в 2020 г. сдвигка была незначительна). В Глядино, с частичным затенением особей, отмечалось несколько ускоренное плодоношение.

Поведение органов цветка *P. vulgaris* в ходе цветения во всех популяциях сходно. В плотном бутоне нижняя губа рыльца находится в контакте с пыльниками (Рисунок 1, 1), но восприимчивость ее поверхности к пыльце (как и шиловидного отростка) отсутствует. Пыльца и семязачатки созревают одновременно, а их количественное соотношение (индекс Р/О) низкое: 7.3 ± 0.8 в Глядино, 6.0 ± 0.9 в Пудости, 4.5 ± 0.3 в Ревде. Выполненность пыльцы высокая ($90.7 \pm 1.1\%$ в Пудости, $95.9 \pm 2.3\%$ в Глядино, 96.3 ± 0.7 в Ревде), хотя встречались отдельные особи с большим количеством стерильной пыльцы, с задержкой развития на стадии микроспоры (до 70%). Семязачатки почти 100%-но выполнены.

На стадии «рыхлого» бутона пыльники вскрываются (на вершине, в зоне контакта с рыльцем), а их пыльцевые зерна начинают прорастать, что сопряжено с развитием восприимчивости поверхности нижней губы рыльца (в шиловидном отростке лишь в зоне узкого кольца у входа в канал столбика) (Рисунок 1, 2a). Средний процент проросшей пыльцы в пыльниках («естественная фертильность») в Глядино, Пудости и Ревде на этой стадии составил $39.3 \pm 7.9\%$, $43.0 \pm 5.2\%$ и $56.3 \pm 6.5\%$, соответственно, а при раскрытии цветка $43.3 \pm 5.2\%$, $52.2 \pm 5.2\%$ и $62.7 \pm 2.7\%$ (в ряде пыльников до 90%). Оценка показателя на поздних стадиях цветения осложнялась спутанностью пыльцевых трубок, но, очевидно, во всех популяциях *P. vulgaris* в пыльниках прорастает не менее 60% пыльцы.

Анализ роста пыльцевых трубок (как в пыльниках, так и на 5- и 10% водном растворе сахарозы) показал, что в них отсутствуют ветвления и вздутия, а выход в них половых элементов типичен: первыми следуют клетки спермиев, затем ядро вегетативной клетки, далее отсекающиеся воронковидными и последующими цилиндрическими каллозными пробками.

На стадии полностью раскрытого цветка прорастающая пыльца изливается из пыльников общей массой на нижнюю поверхность нижней губы рыльца с образованием густой сети пыльцевых трубок, врастающих в канал столбика и проникающих в полость завязи и микропиле семязачатков (Рисунок 1, 3a, 4a). Анализ методами флюоресцентной микроскопии и ДИК выявил регулярность вхождения пыльцевых трубок в зародышевые мешки (через синергиду) и процесса двойного оплодотворения (с опережением тройного слияния сингамии и слиянием полярных ядер при их объединении с одним из спермиев).

Хотя весь ход поведения органов цветка у особей *P. vulgaris* указывает на его высокие потенции к реализации самоопыления, ряд фактов – случаи отклонения пыльников от рыльца (Рисунок 1, 5a; ~15 % во всех популяциях) и присутствия пыльцевых зерен на его шиловидном отростке, указывают и на возможность перекрестного опыления. Сравнение завязываемости семян в цветках с их изоляцией без эмаскуляции и при свободном опылении (в условиях интродукции растений на территории БИН РАН) показало, что в 1-ом варианте семена завязались в большинстве цветков (25 из 30), со средним процентом $62.0 \pm 2.0\%$ (от 41.8 до 76.5%), во 2-ом – во всех цветках (30), но с завязываемостью ~ на 1/5 выше – $76.1 \pm 2.3\%$ (от 44.6 до 94.6%), причем различия, по критерию Манна–Уитни, были достоверны ($z=4.6$, $p=0.00$), а средний процент завязываемости при свободном опылении в условиях интродукции был близок к таковому в благоприятные годы в естественных условиях (§ 3.5).

Таким образом, для *P. vulgaris* из Ленинградской и Мурманской областей характерно преобладание самоопыления и инбридинга – при незначительной роли перекрестного опыления и кроссбридинга. Это подтверждает мнение ряда авторов о наличии у данного вида доминантного самоопыления (Casper, 1966; Земскова, 1981; Molau, 1993a), а не доминантного

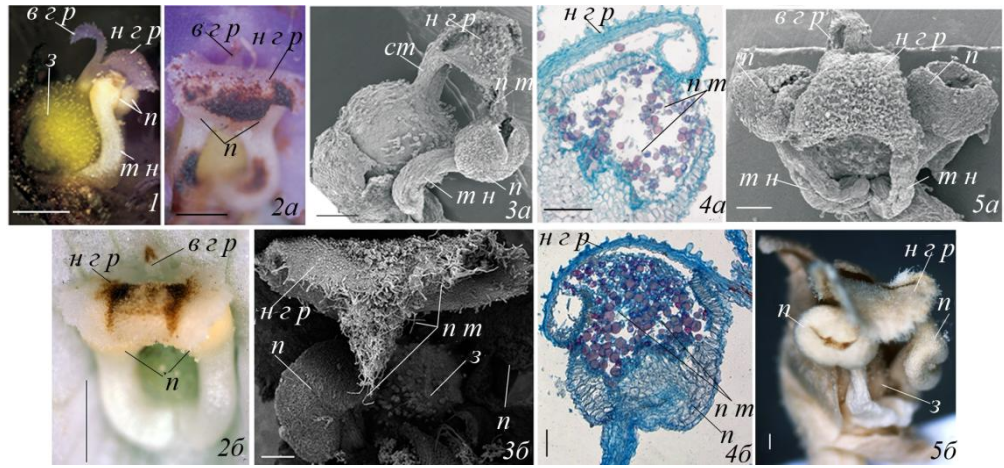


Рисунок 1. Строение репродуктивных органов *Pinguicula vulgaris* (по Пушкарева и др., 2018) (1–5а) и *P. alpina* (2б–5б) на стадиях рыхлого бутона (1, 2а, б) и раскрытия цветка (3а–5а, 3б–5б)
 1а–2б – контакт пыльников с нижней губой рыльца и зона восприимчивости поверхности рыльца к рецепции пыльцы (2а, б), 3а–4б – прорастание пыльцы в пыльниках и вращание пыльцевых трубок в собственное рыльце, 5а, б – нарушение контакта пыльников и рыльца; вгп – верхняя губа рыльца, з – завязь, нгп – нижняя губа рыльца, п – пыльник, пт – пыльцевые трубки.
 Масштабная линейка: 1, 2а, б – 1, 3а–5а, 3б–5б – 0.2 мм

перекрестного опыления (Heslop-Harrison, 2004). При этом эмбриологический подход позволил уточнить формы опыления *P. vulgaris* и дополнить аргументацию Molau (1993a) о преобладании у нее самоопыления, основанную на данных опытов с искусственным опылением цветков и оценки индекса Р/О (450) в условиях шведского Абиско. По нашим данным, *P. vulgaris* свойственно отсутствие дихогамии, низкий индекс Р/О, плотный контакт пыльников и рыльца в цветке, прорастание пыльцы в пыльниках еще бутонах, с излиянием на рыльце в виде масс (за счет объединения гнезд пыльников) и рост пыльцевых трубок в столбике без морфологических проявлений самонесовместимости. Это указывает на присутствие у *P. vulgaris* самоопыления в виде бутонной автогамии, а не клейстогамии, как считали некоторые авторы (Casper, 1966; Земскова, 1981): ее цветки являются хазмогамными (раскрывающимися при цветении), хотя и с индексом Р/О, более близким к клейстогамам, чем облигатным автогамам (2.7 и 27.7, соответственно – см. Cruden, 1976; Шамров, 2000). Перекрестное же опыление реализуется лишь в виде ксеногамии; гейтоногамия маловероятна, из-за позднего раскрытия 2-го цветка у двух-цветковых особей.

Процессы цветения и опыления у *Pinguicula alpina* во многом сходны, но, в то же время, протекают с определенными отличиями (Николаева, 2022a). Так, ее цветение в Ловозерских тундрах (как и в шведской Субарктике – Molau, 1993a) обычно начинается во второй декаде июня и длится 4–5 недель. У вида также преобладают одноцветковые особи (с долей двух-цветковых лишь около 8%), а в июне 2020 г. и особенно 2021 г. (с жарким и засушливым летним периодом) цветение было сдвинуто на первую декаду июня. Однако, цветение отдельного цветка у *P. alpina* более длительно (7–10 дней), что в целом согласуется данными по шведским популяциям (до 12 дней, Molau, 1993a), причем в последних также преобладают одноцветковые особи – в отличие от ряда других регионов Европы и Северной Америки, где ее особи формируют до 13 цветков (Heide, 1912; Casper, 1966).

Для *P. alpina* также характерен контакт пыльников с нижней губой рыльца на стадиях плотного, рыхлого бутонов и раскрытого цветка и начало ее прорастания уже в рыхлом бутоне, сопряженное с развитием восприимчивости рыльца (Рисунок 1, 2б–4б).

Выполненность пыльцы и семязачатков также высокая ($97.4 \pm 0.4\%$ пыльцевых зерен и почти 100% семязачатков). Однако, *P. alpina* отличается индексом Р/О – 15.4 ± 1.2 (более близкий к облигатным автогамам – 27.7), особая локализация зоны восприимчивости рыльца (как по краям, так и на верхней поверхности нижней губы, у входа в канал столбика), прорастание пыльцы только в 20% пыльников и лишь в области контакта с рыльцем (у *P. vulgaris* по всему гнезду). Процент естественной фертильности пыльцы ниже, чем у *P. vulgaris* ($39.6 \pm 9.0\%$), хотя отклонения в росте пыльцевых трубок (как в естественной среде, так и на сахарозе) отсутствовали: форма каллозных пробок и выход половых элементов были теми же, что и у *P. vulgaris*. Вхождение пыльцевых трубок в семязачатки и участие спермиев в оплодотворении было регулярным; тройное слияние также опережало сингамия.

Помимо этого, *P. alpina* отличаются более частые случаи нарушения контакта пыльников и рыльца (примерно у 1/4 особей) и присутствия пыльцевых зерен на шиловидном отростке рыльца, что в сочетании с отсутствием прорастания ее пыльцы в значительно большем числе пыльников, предполагает гораздо большие возможности для реализации у вида перекрестного опыления (Рисунок 1, 5б). Сравнение уровня завязываемости семян в цветках при разных вариантах их искусственного опыления подтвердило это предположение. При изоляции цветков (без эмаскуляции) и при их искусственном перекрестном опылении (с эмаскуляцией) средний процент завязываемости семян был близким ($61.1 \pm 3.5\%$ и $57.5 \pm 1.8\%$, соответственно), как и число цветков, завязавших семена (10 и 12 из 30 цветков в каждом опыте, соответственно), при этом значимые различия в показателях (в силу близости значений) отсутствовали ($z=0.30$, $p=0.73$). При свободном опылении семена завязались во всех 30 цветках, со средним процентом $75.7 \pm 2.3\%$, что было достоверно выше, чем в обоих вариантах искусственного опыления ($z=6.1$, $p=0.00$; $z=5.8$, $p=0.00$, соответственно), и в то же время, близким к таковому в благоприятные годы в естественных условиях (§3.5).

Таким образом, для *P. alpina* в Ловозерских тундрах также характерно сочетание самоопыления (буточная автогамия) и перекрестного опыления (ксеногамия), но в примерно равном соотношении, на что указывает сходный уровень завязываемости семян и при ее искусственном самоопылении, и при искусственном перекрестном опылении (около 60%). Это заключение согласуется с выводами других авторов о *P. alpina* как о преимущественно ксеногамном виде (Molau, 1993a; Heslop-Harrison, 2004). Однако, роль перекрестного опыления у *P. alpina* в Ловозерских тундрах ниже, чем в Абиско, где, по данным Molau (1993a), при ее самоопылении семена не завязывались, а при искусственном перекрестном опылении семена формировались, хотя в малом количестве; при этом в Абиско ее индекс Р/О более близок к факультативным аллогамам (800), а в Ревде – к облигатным автогамам (15), что объяснимо с точки зрения разных условий произрастания *P. alpina* в этих регионах Субарктики. По данным метеонаблюдений, Абиско является самым сухим местом в округе (Swedish..., 2021) и, по сведениям Molau (1993a), с высоким посещением цветков *P. alpina* насекомыми. Для Ревды же характерны более высокая влажность воздуха (Погода..., 2021 а, б), частые туманы, дожди и, по нашим наблюдениям, низкая активность насекомых, что, несмотря на выраженный энтомофильный облик *P. alpina*, обуславливает ее большую адаптацию к самоопылению в этих условиях. В целом же, данные по биологии цветения *P. vulgaris* и *P. alpina* в изученных условиях Северо-Запада России свидетельствуют о высокой пластичности способов их опыления, обеспечивающей надежность репродукции независимо от погодных условий и

активности опылителей. Это вносит коррективы в мнение некоторых авторов (Warming, 1886; Molau, 1993a; Heslop-Harrison, 2004) о возможности существования у видов жирянок с большим ареалом и широкой амплитудой экологических условий произрастания (*P. vulgaris*) высокой межпопуляционной изменчивости в их репродуктивной стратегии: высокая адаптационная способность, по-видимому, свойственна не только *P. vulgaris*, но и *P. alpina*.

Исследование биологии цветения *Pinguicula villosa* в Мурманской области (на небольшом числе одноцветковых особей) выявило значительное сходство структуры ее бутонов и цветков с *P. vulgaris* (контакт пыльников с нижней губой рыльца, прорастание пыльцы еще в пыльниках бутонов), а также индекс P/O, близкий к клейстогамам (2.7), что, вероятно, указывает на наличие у этого вида исключительно бутонной автогамии и согласуется с данными Molau (1993a) о его доминантном самоопылении в Абиско (100% прорастания пыльцы на рыльце собственного цветка). На это указывают и крайне мелкие размеры ее цветков, с рыльцем, скрытым в узком зеве и почти не доступном для насекомых: в экспериментах Molau (1993a) с искусственным опылением *P. villosa* семена завязались лишь в единичных контрольных цветках, которые, вероятно, посещались мелкими опылителями.

3.4. Развитие семени *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*

В плодах *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* – сухих лизикарпных коробочках (Бобров, и др, 2009), формируется большое количество семян, развитие которых у *P. vulgaris* и *P. alpina* во многом происходит сходно и, в целом, в соответствии с характеристиками, приведенными в литературе для этих и других видов *Pinguicula* (Stolt, 1936, Naccius, Hartl-Baude, 1957; Никитичева, 1987; Камелина, 2009, и др.). Эндоспермогенез целлюлярного типа, с формированием халазального и микропилярного гаусториев, у обоих видов дифференцирующихся со стадии 16-клеточного эндосперма из клеток его верхнего и нижнего этажей, удлинняющихся, становящихся ценоцитными и внедряющихся в ткани халазы и микропиле, соответственно (собственно эндосперм формируется из клеток промежуточных этажей). Однако, виды различаются по степени развития халазального гаустория, представленного у *P. vulgaris* сильно удлинненными, разветвленными 2-ядерными клетками, проникающими со стадии раннего проэмбрио в основание интегумента и рафе, а у *P. alpina* – удлинненными 2-ядерными клетками без врастаний в интегумент и рафе. Микропилярный гаусторий устроен одинаково (длинные 2-ядерные клетки, вдающиеся в микропиле), как и собственно эндосперм, до стадии глобулярного зародыша состоящий из многоклеточной ткани, но подвергающийся значительному лизису в ходе дальнейшего развития, с сохранением в зрелом семени лишь 1–2 внешних слоев. Эти данные подтверждают мнение о наличии обоих гаусториев у *P. vulgaris*, хотя и с меньшей степенью развития микропилярного (Никитичева, 1987), и не согласуются с данными ряда авторов об отсутствии или слабом развитии халазального гаустория у *P. vulgaris* и *P. alpina* (Stolt, 1936; Crété, 1956b).

Клетки 3–4-слойного интегумента после оплодотворения подвергаются вакуолизации (исключая клетки эндотелия с плотной цитоплазмой и крахмалом), однако, далее клетки его наружной эпидермы сильно увеличиваются в размерах, а промежуточных слоев и эндотелия – уплощаются, а их содержимое разрушается.

Зрелые семена *P. vulgaris* и *P. alpina* светло-коричневые, веретеновидные, с удлинненными халазальной и микропилярной частями – халазальными и микропилярными

придатками (по: Degtjareva et al., 2004); у *P. alpina* оба придатка хорошо выражены, но у *P. vulgaris* халазальный придаток разной степени развития. Эндосперм веретеновидный, в средней части 1–2-слойный, более многослойный в халазальной и микропиллярной частях. Зародыш отчетливо дифференцирован на органы – семядолю, гипокотиль-корневую ось и апекс побега из меристематических клеток. Клетки эндосперма с крахмалом, с поверхности покрыты кутикулой, состоящей из кутикулы эндосперма и кутикулы разрушенного эндотелия (см. Яковлева и др., 2013). Теста образована крупными клетками экзотесты и облитерированными слоями клеток мезо- и эндотесты, сохраняющих, однако, целостность в области микропиле. У *P. villosa* изучено строение лишь зрелых семян, которые сходны по строению с *P. vulgaris* и *P. alpina*, но отличаются коричневой окраской, отсутствием халазального придатка и наличием двусемядольного зародыша, что в целом также согласуется с данными литературы (Degtjareva et al., 2004; Яковлева и др., 2013).

Характерно, что изучаемые виды проявляют гетероспермию. Как и семязачатки, семена в плодах *P. vulgaris* и *P. alpina* варьируют по форме, размерам и искривлению оси микропиле-халаза, в зависимости от положения на плаценте. В апикальной части шаровидной плаценты их плода (грушевидного у *P. vulgaris*, удлинненно-грушевидного у *P. alpina*) формируются крупные геми-кампилотропные семена (длиной 0.6–0.8 мм) со слабым искривлением оси лишь в области халазы, включая халазальную часть эндосперма (малочисленная категория семян, особенно у *P. alpina* со стерильным апексом плаценты). В средней части плаценты размер семян прогрессивно уменьшается (до 0.35–0.6 мм у *P. vulgaris* и 0.5–0.6 мм у *P. alpina*), а степень искривления их халазы возрастает; в базальной части семена самые мелкие, с искривлением и халазы, и микропиле, часто затрагивающим и зародыш (преобладающие категории). У *P. villosa* – с сердцевидными плодами и меньшим количеством семян, в верхней и средней части их плаценты (эллипсоидальной, уплощенной, с удлинненными нижними краями) формируются крупные (0.6–0.8 мм), а в нижней части – мелкие (0.5–0.6 мм) геми-кампилотропные семена (1-ая категория преобладает, 2-ая – малочисленна).

Ряд популяций также отличает гетерогенность семян по строению зародыша. Так, семена большинства плодов односемядольной *P. vulgaris* из обеих популяций Ленинградской области содержат до 6 типов зародышей (Рисунок 2, 1а–6а): I – крупные типично двусемядольные (0.5 мм в длину); II – крупные двусемядольные с частичным срастанием семядолей в основании (тех же размеров); III и IV типы – крупные (0.5 мм в длину) односемядольные с бороздой в апикальной части семядоли (III) и без борозды (IV); V и VI типы – мелкие (0.35–0.40 мм в длину) односемядольные с бороздой в апикальной части семядоли (V) и без борозды (VI). То есть, в пределах плодов особей этих популяций имеется спектр переходов от типично двусемядольных к типично односемядольным зародышам посредством разной степени одностороннего срастания семядолей. I и II типы представлены единичными экземплярами. Зародыши различаются по форме и сложению семядолей (плоские у I и II типа, пликатные у III и IV типов, слегка «свернутые» и асимметричные у V и VI типов) и размерам органов (равное соотношение длины семядоли и гипокотиль-корневой оси у I–IV типов, но с преобладанием длины гипокотиль-корневой оси у V–VI типов). При этом у мелких зародышей (V, VI типы) ось слегка изогнута, а края их синтетической семядоли раздвинуты.

Семена в плодах двусемядольной *P. villosa* содержат два типа зародышей: крупные (0.55–0.65 мм) типично двусемядольные (I, преобладающий тип) и мелкие (0.45–0.55 мм)

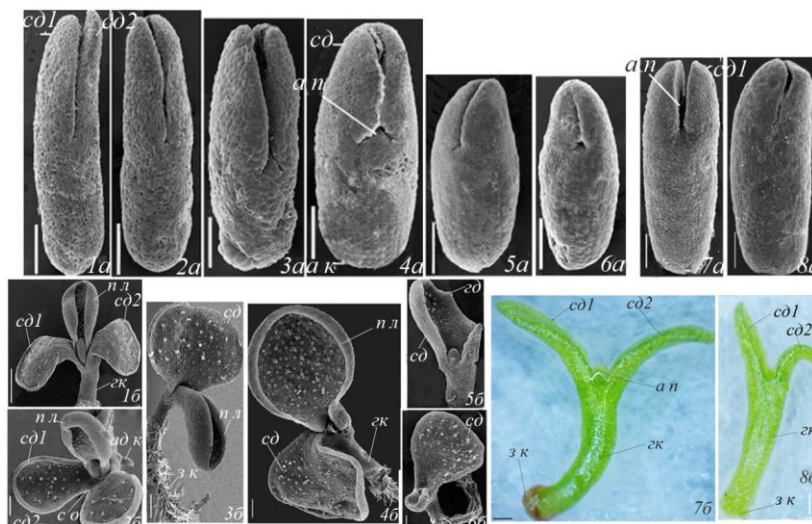


Рисунок 2. Строение зародышей и проростков *Pinguicula vulgaris* и *P. villosa*

Зародыши и проростки *P. vulgaris* I-го (1а, б), II-го (2а, б), III-го (3а, б), IV-го (4а, б), V-го (5а, б) и VI-го (6а, б) типов; зародыши и проростки *P. villosa* I-го (7а, б), и II-го (8а, б) типов; *ап* – апекс побега, *а к* – апекс корня, *ад к* – адвентивный корень, *гд* – гидатода, *гк* – гипокотиль, *з к* – зародышевый корень, *н л* – первый лист, *сд*, *сд1*, *сд2* – семядоля, *с о* – сросшиеся основания семядолей. Масштабная линейка: 1б, 4б – 500, 2б, 3б, 7б, 8б – 200, 1а-8а, 5б, 6б – 100 мкм

двусемядольные зародыши с частичным односторонним конгенитальным срастанием плоских, но неравных по длине семядолей в основании (II, более редкий тип) (Рисунок 2, 7а, 8а).

Ранее гетероспермия – как по строению семян, так и зародышей, отмечена лишь у *P. vulgaris* из Глядино (Титова, 2012). Это явление важно как с точки зрения вопроса о природе псевдомонокотилии у *Pinguicula* (Goebel, 1932; Naccius, Hartl-Baude, 1957), так и с позиций его возможного влияния на возобновление видов в популяциях (см. § 3.6.).

3.5. Семенная продуктивность *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*

Оценка показателей потенциальной (ПСП), реальной (РСП) семенной продуктивности и уровня завязываемости семян ($K_{\text{зр}}$) у *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*, произрастающих в Ленинградской и Мурманской областях, показала, что для их особей характерны их высокие значения, хотя и различающиеся в разные годы исследования. Средние значения $K_{\text{зр}}$ – интегрального показателя оценки репродуктивного успеха в популяции, у *P. vulgaris* в Пудости и Глядино во все годы исследования (2019–2021 гг.) достигали 60–80%, а в Ревде – 70–80%; у *P. alpina* и *P. villosa* в Ревде – в наиболее благоприятные годы для цветения, они составляли около 80%; у некоторых особей значения превышали 90% (Таблица 2).

В то же время, в годы с жаркими и засушливыми условиями у всех трех видов наблюдалось существенное снижение большинства показателей семенной продуктивности. Так, в 2021 г., согласно критерию Краскела–Уоллеса, достоверное снижение показателей ПСП и РСП отмечалось в обеих популяциях *P. vulgaris* Ленинградской области, а также $K_{\text{зр}}$ в ее пудожской популяции ($N=13.2$, $p=0.0013$), достоверным было снижение показателей ПСП и РСП у *P. alpina* ($N=17.73$, $p=0.0001$ и $N=14.25$, $p=0.0008$, соответственно) и $K_{\text{зр}}$ у *P. villosa* ($N=6.30$, $p=0.04$). Дополнительная оценка показателей у *P. alpina* с помощью критерия Манна–Уитни также выявила достоверность их снижения и в 2020 г., и в 2021 г. по сравнению с 2019 г., в том числе, и $K_{\text{зр}}$ ($z=17.73$, $p=0.027$ и $z=1.96$, $p=0.05$, соответственно). Хотя достоверные различия в показателях семенной продуктивности у *P. vulgaris* в Ревде за 2019 и 2020–2021 гг. отсутствовали, это может объясняться как высоким коэффициентом их вариации, так и более

Таблица 2. Количественные показатели семенной продуктивности *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*, произрастающих в Ленинградской и Мурманской областях

Показатель Виды и популяции	Год исследо- вания	n	ПСП	V	РСП	V	K _{пр}	V
<i>Pinguicula vulgaris</i> (Пудость, Ленинградская область)	2019	31	177±15 (75–408)	46.3	135±12 (30–310)	48.2	80.3±4.2 (16.7–100.0)	28.3
	2020	46	198±13 (30–460)	43.0	136±12 (0–303)	60.2	66.4±4.1 (0.0–96.1)	41.5
	2021	36	139±11 (28–311)	45.5	97±11 (2–248)	67.5	63.9±4.4 (2.4–91.9)	40.8
<i>Pinguicula vulgaris</i> (Глядино, Ленинградская область)	2019	47	214±14 (37–455)	43.2	159±14 (9–406)	58.2	71.1±3.7 (8.6–96.4)	35.3
	2020	44	167±9 (45–289)	34.2	121±10 (0–247)	51.5	70.1±4.0 (0.0–97.8)	37.7
	2021	52	121±6 (19–228)	36.4	86±6 (4–178)	48.2	72.2±3.9 (9.4–98.4)	39.0
<i>Pinguicula vulgaris</i> (Ревда, Мурманская область)	2019	10	202±15 (141–289)	22.3	162±10 (111–208)	18.4	82.0±4.3 (55.6–96.7)	15.6
	2020	10	159±16 (98–247)	44.1	116±17 (32–181)	30.6	71.0±7.1 (32.7–98.2)	29.8
	2021	50	202±10 (78–366)	34.6	149±7 (25–263)	31.4	75.2±2.5 (49.5–98.3)	20.7
<i>Pinguicula alpina</i> (Ревда, Мурманская область)	2019	7	244±17 (199–312)	17.3	184±19 (89–248)	25.5	76.7±7.8 (34.4–93.7)	24.7
	2020	6	89±12 (56–136)	29.6	29±5 (17–53)	41.9	38.8±11.8 (19.1–85.5)	67.7
	2021	50	120±9 (1–209)	55.2	60±8 (0–207)	103.7	43.6±5.7 (0–99.0)	97.1
<i>Pinguicula villosa</i> (Ревда, Мурманская область)	2018	3	54±12 (33–74)	31.0	35±9 (21–52)	37.3	66.6±15.3 (41.9–94.6)	32.4
	2020	3	40±7 (32–54)	25.6	11±3 (8–16)	35.4	26.3±2 (24.2–29.6)	9.1
	2021	5	26±6 (14–45)	50.9	22±5 (10–36)	49.6	83.7±4.7 (71.4–93.3)	11.3

Примечания. ПСП – потенциальная семенная продуктивность (шт.), РСП – реальная семенная продуктивность (шт), K_{пр} – коэффициент продуктивности (%), n – выборка (количество исследованных коробочек), V – коэффициент вариации (%). В скобках приведены минимумы и максимумы значений показателей

влажными условиями произрастания этого вида в горно-тундровом поясе Мурманской области. Отсутствие или наличие достоверных различий по ряду показателей, скорее всего, обусловлено высокой степенью их вариабельности у исследуемого вида, о чем можно судить по широте интервала варьирования и коэффициентов вариации (Таблица 2).

В связи со значимыми различиями в большинстве показателей семенной продуктивности у особей *P. vulgaris* в обеих популяциях Ленинградской области в 2021 г. и 2019–2020 гг., а также значительной дифференцированностью условий их произрастания в Глядино (3 близкорасположенных местообитания с различными растительными сообществами и разной степенью их затенения), для проверки их возможного различного влияния на эти показатели были поставлены специальные эксперименты по сравнительной оценке показателей в этих условиях. С этой целью в каждом из 3 местообитаний *P. vulgaris* в Глядино (местообитания Г1, Г2 и Г3, соответственно) были заложены постоянные учетные площадки

(2×2 м), также обозначенные как Г1, Г2 и Г3, соответственно. Такие же учетные площадки были заложены и в Пудости (П1, П2, П3), выделенные, однако (как и пробные площадки для оценки растительных сообществ), произвольно – в связи с относительной однородностью условий произрастания *P. vulgaris* в данной популяции.

Результаты экспериментов показали, что наибольшие значения K_{np} в Глядино (от $60.8 \pm 10.3\%$ до $80.7 \pm 4.4\%$, в зависимости от года исследований) наблюдались у особей *P. vulgaris*, произрастающих на склоне над болотом (частично затененном невысокими деревьями и с подтоком известковых вод) и по краю болота, на обнаженных участках гажи (с постоянным освещением солнечным светом и высокой влажностью грунта) (площадки Г1 и Г2, соответственно). Наименьшие значения этого показателя (от $54.3 \pm 8.2\%$ до $61.7 \pm 3.9\%$, в зависимости от года исследований) имели особи на обочине лесной дороги – на удалении от болота и в условиях наибольшей затененности лесным массивом (площадка Г3). В отличие от этого, в пудожской популяции, значения K_{np} на всех участках (площадки П1, П2, П3) во все годы были достаточно близкими (с интервалом варьирования от $60.3 \pm 9.2\%$ до $81.8 \pm 7.7\%$). Значения ПСП и РСП в обеих популяциях в отдельные годы были более высокими на одних участках, а в отдельные годы – на других, и не проявляли заметных тенденций в распределении, исключая отмеченное выше снижение показателей в 2021 г. на всех площадках без исключения. В то же время, сравнительная оценка этих данных с использованием критерия Фишера показала, что у особей *P. vulgaris* в Глядино K_{np} в пределах площадок Г1, Г2 и Г3 достоверно различался лишь в 2019 г. ($F=3.82$, $p=0.03$), тогда как у особей в Пудости достоверные различия в значениях этого показателя на площадках П1, П2 и П3 отсутствовали во все годы исследования. Использование критерия Фишера применительно к показателям ПСП и РСП также не выявило их достоверных различий, исключая различия в показателях потенциальной семенной продуктивности в Глядино в 2021 г. ($F=5.4$, $p=0.01$). Тем не менее, в целом можно отметить определенный тренд к уменьшению значений коэффициента продуктивности у особей *P. vulgaris*, произрастающих в окр. пос. Глядино, при их переходе от произрастания в условиях высокой влажности и освещенности к таковому в условиях пониженной влажности и большей затененности (Николаева (Пушкарева) и др., 2023).

Сведения по семенной продуктивности *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в условиях Северо-Запада России получены впервые и восполняют пробелы в этом вопросе: ранее данный аспект биологии этих видов был исследован лишь в субарктической Швеции и Гренландии, где также отмечен высокий уровень завязываемости их семян (63–77%, в зависимости от вида; Karlsson, 1986, 1988; Molau, 1993a). В то же время, нами выявлено негативное влияние длительных жарких и засушливых условий на уровень семенной продуктивности *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в Ленинградской и Мурманской областях, что отличает эти популяции от их шведских и гренландских популяций, где негативными факторами являются частые низкие температуры в конце короткого сезона вегетации, особенно при продвижении видов в горные условия (2–3 мес.), а также нерегулярность цветения *P. vulgaris* и *P. villosa* – в отличие от изученных нами популяций этих видов, с более длительным сезоном вегетации (4–6 мес., в зависимости от местообитания) и нерегулярностью репродукции лишь у *P. villosa*. Также нами выявлен тренд к снижению уровня семенной продуктивности у *P. vulgaris* в условиях сильного затенения лесным массивом (Глядино), отмеченный ранее для средиземноморской *P. vallisneriifolia* (Zamora, 1999). При этом жаркие и засушливые условия менее сказываются на

показателях особей данной популяции, по сравнению с Пудостью, с более открытой территорией (значения $K_{пр}$ в Глядино во все годы были достоверно сходными – 70–72%). В целом же, несмотря на негативное воздействие некоторых факторов, особи *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в Ленинградской и Мурманской областях обладают высокой эффективностью семенной репродукции и, следовательно, высоким потенциалом для возобновления видов в популяциях посредством семенного размножения.

3.6. Биология прорастания *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*

Оптимальным режимом прорастания семян *P. vulgaris* и *P. alpina* является их предварительная холодовая стратификация (0–3 °С, в темноте) в течение 3 мес., с последующим выносом в тепло и на свет (18–20 °С, освещение 16 ч. в сутки). Средний процент прорастания у *P. vulgaris* из Пудости при данном режиме составил $61.0 \pm 3.6\%$, из Глядино – $64.0 \pm 5.5\%$, из Ревды – $72.0 \pm 1.4\%$, у *P. alpina* – $77.0 \pm 5.7\%$. При 1 и 2 месяцах стратификации всхожесть семян у *P. alpina* понижалась – $1.0 \pm 0.9\%$, $11.0 \pm 1.7\%$, соответственно, как и при отсутствии стратификации (в тепле, на свету) – $15.0 \pm 1.7\%$ (у *P. vulgaris* данные режимы не испытывались в связи с имеющимися данными по этому вопросу (Титова, 2012), согласно которым, прорастание семян в таких вариантах было более низким). Прорастание семян в темноте отсутствовало. У *P. villosa* после 3 мес. стратификации процент прорастания был низким ($18.0 \pm 1.4\%$), при других режимах семена не прорастали. Во всех случаях повышение процента прорастания при 3-месячной холодовой стратификации (по сравнению с остальными вариантами опытов) было значимым (согласно критерию Фишера, $F=33.6$, $p=0.001$; $F=93.0$, $p=0.00007$; $F=513.0$, $p=0.00$ у *P. vulgaris* из Пудости, Глядино и Ревды, соответственно, и $F=91.6$, $p=0.00$ и $F=81.0$, $p=0.01$ – у *P. alpina* и *P. villosa*, соответственно). Эти данные указывают на то, что семенам изучаемых видов свойственна гетерогенность по типу покоя, характерная для многих дикорастущих видов цветковых растений (Николаева М.Г. и др., 1985). Преобладающая часть семян, формируемых в популяциях *P. vulgaris*, обладает неглубоким физиологическим покоем, обусловленным физиологическим механизмом торможения прорастания и фактором светочувствительности (по классификации Николаевой с соавт., 1985), тогда как их меньшая часть – глубоким или его отсутствием. Семенам *P. alpina* и *P. villosa*, произрастающих в Мурманской области и ранее не изученных в этом отношении, свойственно преобладание глубокого физиологического покоя, причем у части семян его состояние, очевидно, еще более глубокое (около 20% у *P. alpina* и 80% у *P. villosa*), что, возможно, связано с их адаптацией к произрастанию в более суровом климате.

Развитие проростков в лабораторных условиях у *P. vulgaris* и *P. alpina* в целом сходно. Несмотря на различия в темпах развития и форме семядолей (овальной у *P. vulgaris*, узкой и вытянутой у *P. alpina*), оно осуществляется с прохождением 4 стадий: (1) вскрывание семени (посредством оперкулюма); (2) выход гипокотилия и зародышевого корня (с формированием всасывающих волосков на гипокотиле); (3) развертывание семядоли и первого настоящего листа, при удлинении зародышевого корня и заложении адвентивных корней в основании листа; (4) последовательное заложение и развитие на апексе побега двух–трех последующих зачатков листьев, при отмирании главного зародышевого корня и его замещении системой адвентивных корней. У двусемядольной *P. villosa* начальные этапы прорастания были теми же, но, вследствие сильного инфизицирования и замедленности развития проростков, процесс

удалось проследить лишь в течение месяца, до стадии оформления удлинненно-овальных семядолей; далее все проростки погибали, несмотря на меры стерилизации.

Вместе с тем, анализ структуры проростков выявил их полиморфизм, степень которого различалась в зависимости от местообитания (Пушкарева, 2015, 2016, 2017).

Проростки из семян, сформированных в обеих популяциях односемядольной *P. vulgaris* в Ленинградской области (Пудость, Глядино) отличаются высокой степенью полиморфизма, проявляющейся в вариабельности их размеров и строения семядольного аппарата. Выделено 6 типов строения: I и II типы – крупные типично двусемядольные проростки (I) и двусемядольные проростки с частичным односторонним срастанием семядолей в основании (II), III и IV типы – крупные односемядольные проростки с апикальной выемкой на семядоле (III) и без выемки (IV), V и VI типы – мелкие односемядольные проростки с апикальной выемкой (V) и без (VI) (Рисунок 2, 1б–6б). III–VI типы преобладали, I и II – встречались в единичных количествах; при этом у всех односемядольных проростков главная жилка семядоли (в отличие от 1-го листа) нередко имела двойную природу, а у наиболее мелких из них (V и VI типы) форма семядоли часто была резко асимметричной. В отличие от этого, проросткам *P. vulgaris* из Ревды, как и односемядольной *P. alpina*, полиморфизм не свойственен, исключая редкие случаи образования неглубокой выемки на семядоле *P. vulgaris*. Однако, проростки двусемядольной *P. villosa* также проявляли полиморфизм, но иного характера, с образованием двух типов: I – крупные типично двусемядольные проростки и II – мелкие двусемядольные проростки с семядолями неравными по длине и незначительно односторонне сросшимися в основании (с расположением большей семядолей на одной оси с гипокотилем) и также с несколько асимметричным строением (Рисунок 2, 7б, 8б); I тип был преобладающим, II – представлен единичными экземплярами.

Кроме различий в числе (*P. vulgaris*), структуре и симметрии семядолей, полиморфные проростки *P. vulgaris* и *P. villosa* отличались по другим признакам. Визуально, количество улавливающих и пищеварительных железок на семядоле проростков *P. vulgaris* V и VI типов было явно меньше, чем у проростков III и IV типов, как и количество улавливающих железок на семядолях проростков II типа *P. villosa*, находящихся еще в зачаточном состоянии на стадии заложения зачатка 1-го листа (пищеварительные железки у вида на данной стадии еще не сформированы). На адаксиальной поверхности семядоли у всех видов присутствуют аномоцитные устьица и гидатоды, часто спаренные на апексе семядоли односемядольных проростков *P. vulgaris*. Характерно, что, хотя большинство полиморфных проростков *P. vulgaris* и *P. villosa* способны к развитию, наиболее мелкие из них (V и VI типы у *P. vulgaris*, II тип у *P. villosa* – до 15% и 2% от общего числа их проростков, соответственно) были более ослаблены, подвержены инфицированию (особенно у *P. villosa*) и чаще погибали.

Для проверки способности разных особей *P. vulgaris* и *P. villosa* к формированию полиморфных проростков, были поставлены опыты по проращиванию их семян отдельно из каждого плода. Согласно результатам опытов, у *P. vulgaris* из Глядино и Пудости в плодах преобладают семена, продуцирующие типично односемядольные проростки (IV, VI типы), причем они формировались почти у каждой особи и примерно в равном количестве (в среднем $79.4 \pm 2.8\%$ в Пудости, $81.8 \pm 3.1\%$ в Глядино). Односемядольные проростки с выемкой на семядоле (III, V типы) также формировались почти у каждой особи, но их доля была более низкой (в среднем $19.4 \pm 2.8\%$ и $16.8 \pm 2.9\%$, соответственно). Формирование двусемядольных

проростков (I и II типы) отмечено лишь у 45% изученных особей (в 26 из 57 изученных коробочек в Пудости и в 14 из 31 изученных в Глядино), однако их количество у каждой особи невелико – в среднем $1.2 \pm 0.3\%$ и $1.4 \pm 0.7\%$, соответственно. С учетом данных по вскрыванию не проросших семян, доля коробочек с двусемядольными зародышами повысилась до 52% в Пудости и до 61% в Глядино (Николаева, Титова, 2022). У особей *P. villosa* преобладали проростки I-го типа – в среднем $97.6 \pm 1.7\%$ (от общего количества проросших семян в каждой коробочке); доля проростков II-го типа в среднем составляла лишь $2.4 \pm 1.7\%$.

Сопоставление данных по полиморфизму проростков *P. vulgaris* из популяций Ленинградской области и *P. villosa* из Мурманской области указывает на полное соответствие их типов типам зародышей, выявленных в семенах, а также на тесную связь этого явления с гетероспермией и положением семян на плаценте. При этом данные по структуре проростков у *P. vulgaris* не только подтвердили наличие спектра переходных форм от их двусемядольного к односемядольному состоянию посредством унимаргинальной синкотилии, но и указали на возможность осуществления этого перехода на основе двух ее форм – симметричной (III и IV типы проростков) и асимметричной синкотилии (V и VI типы). Последнее подтверждается и анализом структуры проростков II типа у *P. villosa*, со своеобразной гетерокотилией, но также на фоне частичного одностороннего срастания и асимметрии семядолей.

Таким образом, данные по биологии прорастания *P. vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa*, произрастающих в Ленинградской и Мурманской областях, в совокупности с данными по семенной продуктивности, указывают на высокий потенциал возобновления видов в изучаемых популяциях посредством семенного размножения, но, вероятно, значительно снижающемся в природных условиях – вследствие крайне низкой выживаемости проростков из-за низких температур в период прорастания и конкуренции с другими видами при освоении подходящих влажных территорий, что показано для шведских популяций этих и других видов *Pinguicula* (Svensson et al., 1993; Zamora et al. 1998; Heslop-Harrison, 2004, и др.). Наши наблюдения в лабораторных условиях позволили дополнить эти представления: причиной гибели значительной части проростков в популяциях (при выраженной гетероспермии видов) может являться их ослабленность и, как следствие – особая чувствительность к воздействию различных факторов (пересыхание, инфицирование). Дальнейший анализ взаимосвязей между гетероспермией (часто не учитываемой исследователями) и жизнеспособностью проростков, заслуживает особого внимания. Также наши данные по полиморфизму проростков у *P. vulgaris* и *P. villosa* позволили внести коррективы в дискуссию о происхождении псевдомонокотилии в роде *Pinguicula*: данное явление могло возникнуть как на основе симметричной (Goebel, 1932; Титова, 2012), так и асимметричной унимаргинальной синкотилии, однако оптимальным способом данного перехода у изученных видов, по-видимому, является симметричная унимаргинальная синкотилия. В то же время, не исключена и возможность перехода к односемядольности на основе асимметричной унимаргинальной синкотилии, особенно у односемядольных видов *Pinguicula* с иными типами сложения и симметрии семядоли (Degtjareva et al., 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключении кратко изложены основные положения главы 3 и подведены итоги проведенного исследования.

ВЫВОДЫ

1. Эмбриологическая характеристика *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в изучаемых условиях Ленинградской и Мурманской областей согласуется с таковой рода *Pinguicula*, приведенной в литературе, исключая отдельные признаки: наличие гемикампилотропных, а не анатропных семязачатков и семян; частое развитие женского гаметофита у *P. alpina* из микропилярной или средних мегаспор; формирование в эндосперме *P. vulgaris* и *P. alpina* и халазального, и микропилярного гаусториев, но разной степени развития.

2. Несмотря на специфику экологических условий произрастания изучаемых видов, эмбриологические процессы в популяциях протекают без существенных отклонений, с формированием пыльцы, семязачатков и семян высокой степени выполненности. Для всех видов характерна гетероспермия – различия семян по размерам и степени искривления морфологической оси в зависимости от положения на плаценте, а у *Pinguicula vulgaris* из Ленинградской и *P. villosa* из Мурманской областей – и по размерам и структуре зародыша.

3. Особям *Pinguicula vulgaris* и *P. alpina* свойственно как самоопыление (буточная автогамия), так и перекрестное опыление (ксеногамия), но в разном соотношении. Во всех популяциях *P. vulgaris* преобладает автогамия. У *P. alpina* в Мурманской области оба способа опыления (и инбридинг, и кроссбридинг, как системы скрещивания, соответственно) реализуются в равном соотношении, что отличает эту популяцию от шведских субарктических популяций данного вида с преобладанием перекрестного опыления. Особям *P. villosa*, вероятно, свойственна главным образом буточная автогамия.

4. Особи изученных популяций *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* обычно имеют высокие показатели семенной продуктивности (что обеспечивается их адаптацией к различным способам опыления), снижающиеся, однако, в годы с жаркими и засушливыми условиями в ходе вегетации; у *P. villosa* в отдельные годы отмечено отсутствие цветения и продукции семян.

5. Для *Pinguicula vulgaris* и *P. alpina* характерна высокая лабораторная всхожесть формируемых семян (после 3 мес. стратификации холодом); *P. villosa* отличается низкой всхожестью семян (при том же режиме), вероятно, связанной с их более глубоким физиологическим покоем.

6. Проростки, образующиеся из семян, сформированных в изученных популяциях *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* (односемядольные виды) и *P. villosa* (двусемядольный вид) имеют сходные общие этапы развития, но разную выраженность полиморфизма, связанную со степенью проявления гетероспермии в популяциях.

7. Особи *Pinguicula vulgaris* и *P. alpina* из Мурманской области (с различиями лишь в морфологическом типе и размерах семян) формируют исключительно односемядольные, проростки, различающиеся главным образом по размерам. Особи *P. vulgaris* из обеих популяций Ленинградской области (с различиями в строении и семян, и зародышей) обычно образуют наряду с односемядольными проростками двусемядольные и переходные формы с различной степенью одностороннего сростания и симметрии семядолей. Проростки особей *P. villosa* (также с различиями в строении семян и зародышей) отличает иной полиморфизм: наличие крупных типично двусемядольных и мелких анизокотиллярных проростков, но также с частичным односторонним сростанием и асимметрией семядолей, что подтверждает мнение о

происхождении псевдомонокотилии у *Pinguicula* в результате унимаргинальной синкотилии. В обоих случаях наименее жизнеспособны мелкие проростки, проявляющие признаки асимметричной синкотилии и особо чувствительные к пересыханию и инфицированию.

8. Совокупность данных по репродуктивной биологии *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina* и *P. villosa* в изученных условиях Северо-Запада России свидетельствует о высоком репродуктивном потенциале их особей и, следовательно, высоком потенциале возобновления видов в популяциях посредством семенного размножения, который может снижаться вследствие длительных жарких и засушливых периодов (*P. vulgaris*, *P. alpina*, *P. villosa*), прерывания циклов репродукции (*P. villosa*), особой чувствительности части проростков к пересыханию (*P. vulgaris*, Ленинградская область; *P. villosa*) и инфицированию (*P. villosa*).

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

(Пушкарева – девичья фамилия Л. А. Николаевой)

Статьи:

1. Николаева (Пушкарева), Л. А. Условия произрастания и семенная продуктивность *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области / Л. А. Николаева (Пушкарева), Т. М. Королева, Г. Е. Титова // Бот. журн. – 2023. – Т. 108. – №. 7. – С. 670–689. (ВАК РФ, Scopus)
2. Николаева (Пушкарева), Л. А. Микрогаметофитогенез у *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) / Л. А. Николаева (Пушкарева), Г. Е. Титова // Бот. журн. – 2022. – Т. 107. – №. 2. – С. 198–203. (ВАК РФ, Scopus)
3. Пушкарева, Л. А. Репродуктивная биология *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области / Л. А. Пушкарева, Г. Ю. Виноградова, Г. Е. Титова // Бот. журн. – 2018. – Т. 103. – №. 12. – С. 1501–1513. (ВАК РФ)

Материалы научных конференций:

1. Николаева, Л. А. Анализ полиморфизма проростков в различных популяциях *Pinguicula vulgaris* и *P. alpina*, произрастающих на Северо-Западе России / Л. А. Николаева, Г. Е. Титова // Международная научная конференция «Биоморфология растений: традиции и современность»: Сборник тезисов. Киров, 2022. – С. 295–302.
2. Николаева, Л. А. Биология цветения и опыления *Pinguicula alpina* (Lentibulariaceae) в условиях Северо-Запада России / Л. А. Николаева // VI международная школа-конференция «Эмбриология, генетика и биотехнология»: Сборник тезисов. Ялта, 2022. – С. 82–83.
3. Николаева, Л. А. Развитие проростков *Pinguicula villosa* L. (Lentibulariaceae) / Л. А. Николаева // V (XIII) Международная ботаническая конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге: Сборник тезисов. Санкт-Петербург, 2022. – С. 159–160.
4. Пушкарева, Л. А. Семенная продуктивность *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) в условиях некоторых популяций Ленинградской области / Л. А. Пушкарева, Г. Е. Титова // III Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная 85-летию профессора А. П. Меликяна «Карпология и репродуктивная биология высших растений»: Сборник тезисов. Москва, 2020. – С. 12
5. Пушкарева, Л. А. Биология опыления *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) / Л. А. Пушкарева // IV (XII) Международная ботаническая конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге: Сборник тезисов. Санкт-Петербург, 2018. – С. 272.
6. Пушкарева, Л. А. О различиях в способах перехода к псевдомонокотилии у зародышей *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) / Л. А. Пушкарева // Конференция, посвященная 85-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова «Систематика и эволюционная морфология растений»: Сборник тезисов. Москва, 2017. – С. 321–323.
7. Пушкарева, Л. А. Сравнительная морфолого-анатомическая характеристика одно- и двусемядольных зародышей и проростков *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) / Л. А. Пушкарева // V международная школа для молодых ученых, посвященная памяти члена-корреспондента РАН, профессора Татьяны Борисовны Батыгиной «Эмбриология, генетика, биотехнология»: Сборник тезисов. Санкт-Петербург, 2016. – С. 140–141.
8. Пушкарева, Л. А. Сравнительная оценка плотности железок, устьиц и гидатод на поверхности семядолей у одно- и двусемядольных проростков *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) / Л. А. Пушкарева // III (XI) Международная ботаническая конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге: Сборник тезисов. Санкт-Петербург, 2015. – С. 95.