

СООБЩЕНИЯ

СПОСОБЫ ОПЫЛЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ *Pinguicula vulgaris* (LENTIBULARIACEAE) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

© 2024 г. Л. А. Николаева (Пушкарева)^{1,*}, Г. Е. Титова¹

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: pushkareva-lubov@mail.ru

Поступила в редакцию 19.09.2024 г.
Получена после доработки 02.10.2024 г.
Принята к публикации 19.11.2024 г.

Изучены особенности биологии цветения и опыления *Pinguicula vulgaris* в различных местах ее произрастания на Северо-Западе России — в окр. пос. Пудость и Глядино на территории Ленинградской области (Гатчинский и Ломоносовский р-ны соответственно) и в окр. пгт. Ревда на территории Мурманской области (Ловозерский р-н). На основании данных по поведению органов цветка и важнейших репродуктивных характеристик (обычное отсутствие геркогамии и дихогамии, индекс Р/О, промежуточный между клейстогамами и облигатными автогамами, прорастание пыльцы в пыльниках еще в бутонах, с высоким процентом ее “естественной фертильности” и вращением пыльцевых трубок в собственное рыльце без явных морфологических признаков самонесовместимости) сделан вывод о преобладании во всех популяциях автогамного способа опыления, в виде бутонной автогамии. Наряду с этим во всех популяциях выявлена и способность особей к перекрестному опылению — ксеногамии, однако резко ограниченной редкостью случаев геркогамии. Это подтверждено сравнением уровня завязываемости семян при свободном опылении цветков и искусственном исключении в них перекрестного опыления с использованием изоляторов (его повышение в первом случае лишь на 15%). Поддержаны представления некоторых авторов о *P. vulgaris* как о преимущественно самоопыляемом виде, основанные, главным образом, на изучении его субарктических популяций: переход *P. vulgaris* к доминантному самоопылению отмечен не только в субарктическом поясе, но и в умеренных широтах в Ленинградской области, и очевидно связан с низкой активностью насекомых-опылителей в этих условиях.

Ключевые слова: *Pinguicula vulgaris*, Lentibulariaceae, Ленинградская область, Мурманская область, биология цветения и опыления, автогамия, ксеногамия

DOI: 10.31857/S0006813624120042, EDN: NNWLXO

Pinguicula vulgaris L. (жирынка обыкновенная) — многолетнее травянистое растение с прикорневой розеткой листьев, короткими волокнистыми корнями и цветками на невысоком цветоносе. Как и остальные виды сем. Lentibulariaceae Rich., *Pinguicula vulgaris* относится к группе плотоядных организмов (Lloyd, 1942; Casper, 1966; Zemskova, 1981 и др.). По системе S. Casper (1966), во многом подтвержденной молекулярно-филогенетическими данными (Cieslak et al., 2005; Degtjareva et al., 2006; Shimai et al., 2021), вид принадлежит к подроду *Pinguicula* Casper рода *Pinguicula* L. (секция *Pinguicula* Casper).

Произрастание *P. vulgaris* приурочено главным образом к северным районам Европы, За-

падной Сибири и Америки (с умеренным и субарктическим климатом), однако она встречается также и на юге Европы и Сибири — преимущественно в горных районах с холодным климатом (Casper, 1966; Arkticheskaya..., 1983; Legendre, 2000 и др.). Во многих регионах, в том числе на территории России, вид часто представлен локальными малочисленными популяциями, в связи с чем он имеет статус редкого и охраняемого (Chervona..., 2009; Krasnaya..., 2015, 2016; Red..., 2017; Latvijas..., 2022). В частности, в большинстве областей Северо-Западного региона России *P. vulgaris* встречается редко и рассеяно, а в Ленинградской, Псковской и Вологодской областях занесена в региональные Красные книги (Red...,

2000; Krasnaya..., 2004, 2014, 2018; Smidt, 2005). Исключение составляет Мурманская область (субарктический пояс), где она распространена довольно широко — как в тундровом, лесотундровом и горнотундровом поясах, так и в редкостойных лесах (Flora..., 1966).

Разработка стратегии сохранения *P. vulgaris* в различных регионах нуждается в детальном изучении различных аспектов ее репродуктивной биологии, способствующим более полному пониманию особенностей развития этих своеобразных организмов и выявлению факторов, ограничивающих их репродуктивный успех. Одним из недостаточно изученных и спорных вопросов в этой области являются способы опыления *P. vulgaris*, от успеха реализации которых зависит ежегодная продукция ее семян. Большинство исследователей полагают, что вид способен и к перекрестному опылению, и к самоопылению. Однако, по мнению одних авторов (Warming, 1886; Heslop-Harrison, 2004), *P. vulgaris* — преимущественно ксеногамный вид, что основано главным образом на наблюдениях за поведением органов цветка при его посещении насекомыми. Другие авторы считают, что ей свойственно доминантное самоопыление — вследствие обычного отсутствия пространственной изоляции пыльников и рыльца в цветках (геркогамии) и прорастания их пыльцы прямо в пыльниках (Heide, 1912; Casper, 1966; Molau, 1993). Для подтверждения этой точки зрения U. Molau (1993) были также привлечены такие критерии как индекс Р/О *P. vulgaris* (соотношение количества пыльцы в пыльниках и семязачатков в завязях) и уровень завязываемости ее семян в экспериментах с изоляцией цветков и при свободном опылении (для проверки наличия самосовместимости). Имеются также и сообщения о возможности реализации у *P. vulgaris* клейстогамии (Casper, 1966; Zemskova, 1981).

Противоречия в мнениях могут быть связаны как с разными методическими подходами к изучению процессов опыления, так и с проведением наблюдений в различных экологических условиях произрастания *P. vulgaris* — в Британии с мягким умеренно-континентальным климатом морского типа (Heslop-Harrison, 2004), Швеции, Гренландии и Исландии с более суровым субарктическим климатом (Heide, 1912; Molau, 1993). Это предположение нуждается в проверке с при-

влечением данных по биологии цветения и опыления *P. vulgaris* из других мест произрастания, причем в контрастных экологических условиях и с использованием эмбриологического подхода к анализу прогамной фазы и процесса оплодотворения. Такой подход позволяет оценить наличие морфологических признаков самонесовместимости при росте пыльцевых трубок в тканях столбика и степень участия их половых клеток в оплодотворении.

Цель работы состояла в выявлении способов опыления *P. vulgaris*, произрастающей в различных широтных и климатических условиях на территории Северо-Запада России — умеренных в Ленинградской обл. (окр. пос. Пудость и Глядино, Гатчинский и Ломоносовский р-ны, соответственно) и субарктических — в Мурманской обл. (окр. пгт. Ревда, Ловозерский р-н). Ранее, в ходе изучения репродукции *P. vulgaris* из Глядино Ленинградской обл., было установлено, что в этой популяции для вида также характерно перекрестное опыление и самоопыление (в виде бутонной автогамии), однако их соотношение выявить не удалось (Pushkareva (Nikolaeva) et al., 2018). Данная работа направлена на уточнение этого вопроса, с привлечением анализа дополнительных показателей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследуемые популяции *Pinguicula vulgaris* на территории Северо-Запада России различаются не только по их расположению в различных широтах и климатических поясах, но и по другим характеристикам. Обе популяции в Ленинградской области расположены на Ижорской возвышенности, с удалением друг от друга примерно на 20 км и относительно близко к Финскому заливу (20–30 км). Однако в Пудости популяция приурочена к надпойменной террасе речной долины р. Ижора, тогда как в Глядино — к склону невысокого холма, с одной стороны граничащего со склоновым ключевым болотом, с другой — с невысоким елово-ольхово-березовым лесом. В Мурманской области популяция расположена в горном массиве Ловозерские тундры и приурочена к правому берегу горного ручья Ильмайок с зеленомошнотравяно-кустарничковыми сообществами. Несмотря на то, что популяции также различаются по занимаемой площади, микрорельефу местно-

сти, кислотности почв и другим характеристикам (см. Nikolaeva (Pushkareva) et al., 2023; Nikolaeva (Pushkareva), 2023), в целом, условия произрастания в них *P. vulgaris* являются типичными для всех жирянок. Это — открытые местообитания с хорошей освещенностью и высокой влажностью почв, слабозадернённые территории с невысоким травяным ярусом (Gilmour, Walters, 1954; Legendre, 2000; Heslop-Harrison, 2004, и др.). Некоторое исключение в этом отношении составляет глядинская популяция *P. vulgaris*, частично затененная лесом — в отличие от пудожской и ревдинской популяций, с полностью открытыми территориями.

Наблюдения по биологии цветения *P. vulgaris*, сбор и фиксацию материала производили в июне—августе 2019—2021 гг.

Прижизненные наблюдения осуществляли с использованием стереомикроскопа Stemy-2000 (Carl Zeiss, Germany).

Тонкие детали строения цветков и их органов изучали методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). С этой целью образцы фиксировали в 2.5%-ном глutarовом альдегиде на фосфатном буфере (pH 7.0). После фиксации образцы отмывали фосфатным буфером (pH 7.0), обезвоживали (в этаноле, ацетоне и изоамилацетате), высушивали в изоамиловом эфире уксусной кислоты на приборе “Critical point drying” и напыляли смесью палладия с золотом. Анализ образцов проводили на сканирующем электронном микроскопе JSM6390 LA (Jeol, Hitachi) ЦКП БИН РАН (отделение сканирующей электронной микроскопии).

Цитозембриологический анализ осуществляли на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятой цитозембриологической методике (Pausheva, 1980). Материал фиксировали в смеси FAA (70%-ный этанол : формалин : ледяная уксусная кислота = 100 : 7 : 7). Срезы толщиной 10—12 мкм получали на микротоме Microm HM 325 (Carl Zeiss, Germany), окрашивали гематоксилином по Эрлиху, с подкраской алциановым синим и последующим заключением в Mowiol 4—88 (Fluka, Germany). При анализе процессов оплодотворения, развития семязачатков и семян в массовом количестве применяли метод их экспресс-диагностики, с просветлением материала в смеси хлоралгидрат : глицерин : дист. вода = 8 : 1 : 2 (Barykina et al., 2004)

и последующим анализом с использованием дифференциально-интерференционного контраста (ДИК).

Подсчет количества пыльцевых зерен в пыльниках и семязачатков в завязях, их соотношения (индекс Р/О), степень их выполненности и фертильность пыльцы оценивали в цветках и бутонах, собранных в естественных условиях в 2021 г., в расчете на особь (обычно одна особь — один цветок). Степень выполненности пыльцы и семязачатков оценивали на давленных препаратах, пыльцевых зерен — ацетокарминовым методом и с помощью окрашивания основным фуксином по Фельгену и сафранином с подкраской алциановым синим (пыльники предварительно окрашивали и извлекали из них пыльцу); подсчет количества пыльцы производили на оба пыльника цветка. Степень выполненности семязачатков в завязях оценивали путем экспресс-диагностики методом ДИК. Фертильность пыльцы (также в обоих пыльниках) оценивали оригинальным методом, по ее способности к прорастанию в естественных условиях — непосредственно в пыльниках (“естественная фертильность”); при оценке количества прорастающей пыльцы в пыльниках учитывали только полностью выполненные пыльцевые зерна. Для выявления половых элементов в пыльцевых трубках использовали окраску ацетокармином и основным фуксином по Фельгену с подкраской алциановым синим. Пыльцевые трубки в завязи и каллозные пробки выявляли методом флуоресцентной микроскопии с обработкой изолированной плаценты с семязачатками 0.1%-ным раствором анилинового синего, дающих свечение при реакции с каллозой (Metodicheskie..., 1981). Для проверки готовности рыльца пестика к восприятию пыльцы применяли 1%-ный раствор перманганата калия; зоны восприятия при этом должны приобретать темно-коричневую окраску (Robinsohn, 1924).

Эксперименты по оценке уровня завязываемости семян в изолированных неэмаскулированных цветках проводили в 2021 г. на растениях, интродуцированных ранее на территорию БИН РАН из Глядино (успешность интродукции подтверждена ежегодным обильным цветением и плодоношением растений). В качестве контроля использовали цветки при свободном опылении. Цветки изолировали на стадии плот-

ного бутона с помощью вентилируемых капроновых колпачков, с их последующим удалением через 2–3 недели. В каждом варианте опыления использовали по 30 одноцветковых особей.

Постоянные и временные препараты анализировали на световых микроскопах AxioPlan 2 (Carl Zeiss, Germany), а также Axio Imager Z1 (Carl Zeiss, Germany) оборудования ЦКП БИН РАН “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов”. Фотографии получали с помощью камер AxioCam MRc3, AxioCam MRc5 и программного обеспечения Zen Blue Editor и AxioVision (Carl Zeiss, Germany). Пыльцевые трубки анализировали с помощью флуоресцентной микроскопии при использовании широкопольного фильтра F1 на микроскопе Axio Imager Z1.

Средние показатели вычисляли как среднее арифметическое со стандартной ошибкой ($M \pm m$). Статистическую обработку данных проводили в программе STATISTICA 12 с применением описательной статистики. В связи с тем, что распределения значений уровня завязываемости семян в экспериментах с искусственным опылением цветков отличались от нормального, оценку достоверности различий проводили с использованием непараметрического критерия Манна–Уитни (z).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Массовое цветение *Pinguicula vulgaris* в окр. пос. Пудость Ленинградской области обычно происходит во второй половине июня, в окр. пос. Глядино (вследствие частичной затененности данной популяции) несколько позднее – в третьей декаде июня – начале июля. В Ловозерских тундрах Мурманской области (окр. пос. Ревда) его сроки также более поздние (третья декада июня – начало июля), но, очевидно, обусловлены более поздним началом вегетации растений в этом регионе. Следует отметить, что на сроки цветения *P. vulgaris* влияют не только широты ее произрастания (умеренные в Ленинградской обл., субарктические в Мурманской обл.), но и неблагоприятные погодные условия в ходе вегетации, в частности, жаркие и засушливые периоды во время бутонизации. Следствием этого является смещение массового цветения на несколько более ранние сроки, причем особенно они ска-

зываются в пудожской и ревинской популяциях, расположенных на открытых территориях (см. Nikolaeva (Pushkareva) et al., 2023).

Цветение особей достаточно синхронное: хотя его общий период составляет 2–3 недели (в Глядино, из-за частичного затенения территории, несколько более растянутый – до 3.5 недель), массовое цветение (как и его завершение) достигается быстро – в течение недели. Характерно, что вследствие особенностей развития соцветия *P. vulgaris* и других жирянок – сидячего зонтика, включающего до 13 цветков, но часто редуцированного до одноцветкового зонтика (Degtjareva, Sokoloff, 2012), во всех популяциях преобладают одноцветковые особи; двухцветковые особи были редки (менее 10% в каждой популяции). Длительность цветения отдельного цветка обычно составляла 5–7 дней, но иногда и более – до 10–12 дней, что возможно связано с задержкой или отсутствием опыления. Цветение дополнительных цветков у двуцветковых особей, вследствие их более позднего развития, как правило, также более позднее, хотя примерно той же продолжительности, что и у первого цветка.

Анализ структуры цветков *P. vulgaris* из Пудости и Ревды показал, что они устроены также, как и в глядинской популяции. Они сине-фиолетовые, зигоморфные, обоеполые, с 5-лопастными чашечкой и венчиком. Чашечка и венчик двугубые, в нижней части срастаются в виде трубки – короткой в чашечке и длинной – в венчике; нижняя часть трубки формирует длинный и узкий шпорец, содержащий железки-нектарники. В зеве венчика – на нижней губе, присутствует светлое пятно, покрытое длинными многоклеточными булавовидными железками, выполняющими функцию привлечения насекомых (рис. 1, *1a, b, 2a, b*). Андроец из 2 тычинок; гинецей из двух почти полностью сросшихся плодolistиков. Каждая тычинка состоит из короткой толстой тычиночной нити и пыльника. Столбик пестика короткий, оканчивается двугубым рыльцем, губы которого различаются по строению. Нижняя губа нависает над пыльниками и имеет вид широкой пластинки с неровными краями, покрытой одноклеточными папиллами; верхняя губа представлена узким, изогнутым на верхушке шиловидным отростком, расположенным перпендикулярно нижней губе, но также покрытым папиллами. Завязь относительно

крупная, округлая, с многочисленными семязачатками на центральной плаценте, покрыта с поверхности железками, сходными с ловчими железками листьев (рис. 1, 3a, b) (подробнее — см. Pushkareva (Nikolaeva) et al., 2018).

Поведение органов цветка в ходе цветения также сходно с таковым *P. vulgaris* из Глядино, что проявляется:

— в тесном контакте пыльников с нижней губой рыльца на стадии плотного, но готового к раскрытию бутона (рис. 2, 1a–2b);

— вскрывании пыльников на вершине продольной бороздой, в зоне контакта с рыльцем, и начале прорастания пыльцы в большинстве из них на стадии “рыхлого” бутона, при одновременном развитии восприимчивости поверхности рыльца к рецепции пыльцы — как по краю завернутой нижней губы, в зоне контакта с пыльниками (в меньшей степени на верхней поверхности), так и в шпоровидном отростке, но лишь в зоне узкого кольца, возле входа в канал столбика (рис. 2, 3a–5b);

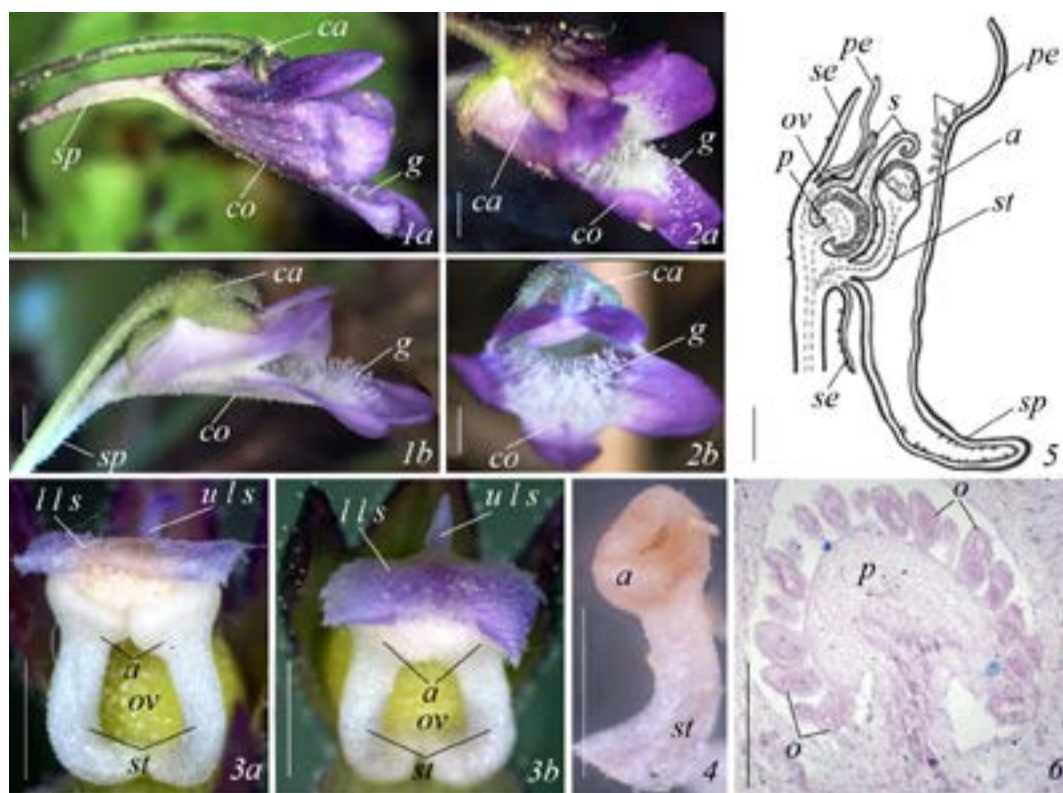


Рис. 1. Строение цветка *Pinguicula vulgaris*, произрастающей в Ленинградской и Мурманской областях (1a, 2a, 3a, 4, 6 — Ревда, 1b, 2b, 3b — Пудость).

1a–2b — внешний вид цветка (1a, b — вид сбоку, 2a, b — вид спереди), 3a, b — репродуктивные органы — пестик и две тычинки, находящиеся в тесном контакте (вид спереди), 4 — тычинка (в апикальной части пыльника видна борозда вскрывания), 5 — строение цветка на продольном срезе (схемат.), 6 — строение плаценты завязи с многочисленными семязачатками; a — пыльник, ca — чашечка, co — венчик, g — железки, ll s — нижняя губа рыльца, o — семязачаток, ov — завязь, p — плацента, pe — лепесток, s — рыльце, se — чашелистик, sp — шпорец, st — тычиночная нить, u l s — верхняя губа рыльца.

Масштабная линейка: 1–5 — 1 мм, 6 — 500 мкм.

Fig. 1. Flower structure in *Pinguicula vulgaris* growing in the Leningrad and Murmansk regions (1a, 2a, 3a, 4, 6 — Revda, 1b, 2b, 3b — Pudost').

1a–2b — external view of the flower (1a, b — side view, 2a, b — front view), 3a, b — reproductive organs — pistil and 2 stamens in close contact (front view), 4 — stamen (opening furrow is visible in the apical part of the anther), 5 — flower structure on the longitudinal section (scheme), 6 — placenta of ovary with numerous ovules; a — anther, ca — calyx, co — corolla, g — glands, ll s — lower lip of the stigma, o — ovules, ov — ovary, p — placenta, pe — petal, s — stigma, se — sepal, sp — spur, st — stamen filament, u l s — upper lip of the stigma.

Scale bar: 1–5 — 1 mm, 6 — 500 µm.

— массовом вращении образующихся пыльцевых трубок в нижнюю губу рыльца и канал столбика на стадии раскрытого цветка (рис. 2, 6, 7 (подробнее — см. также Pushkareva (Nikolaeva) et al., 2018)).

Наряду с этим, как и в Глядино, в Пудости и Ревде отмечены особи *P. vulgaris* с пространственной изоляцией пыльников и рыльца в цвет-

ках (геркогамией). В таких цветках либо обе тычинки, либо одна из них отклоняются от нижней губы рыльца, край которой заворачивается между пыльниками. При этом как на верхней поверхности нижней губы, так и на поверхности шиловидного отростка рыльца все же присутствовали отдельные прорастающие пыльцевые зерна, явно привнесенные с пыльников других цветков (рис. 3, 1, 2).

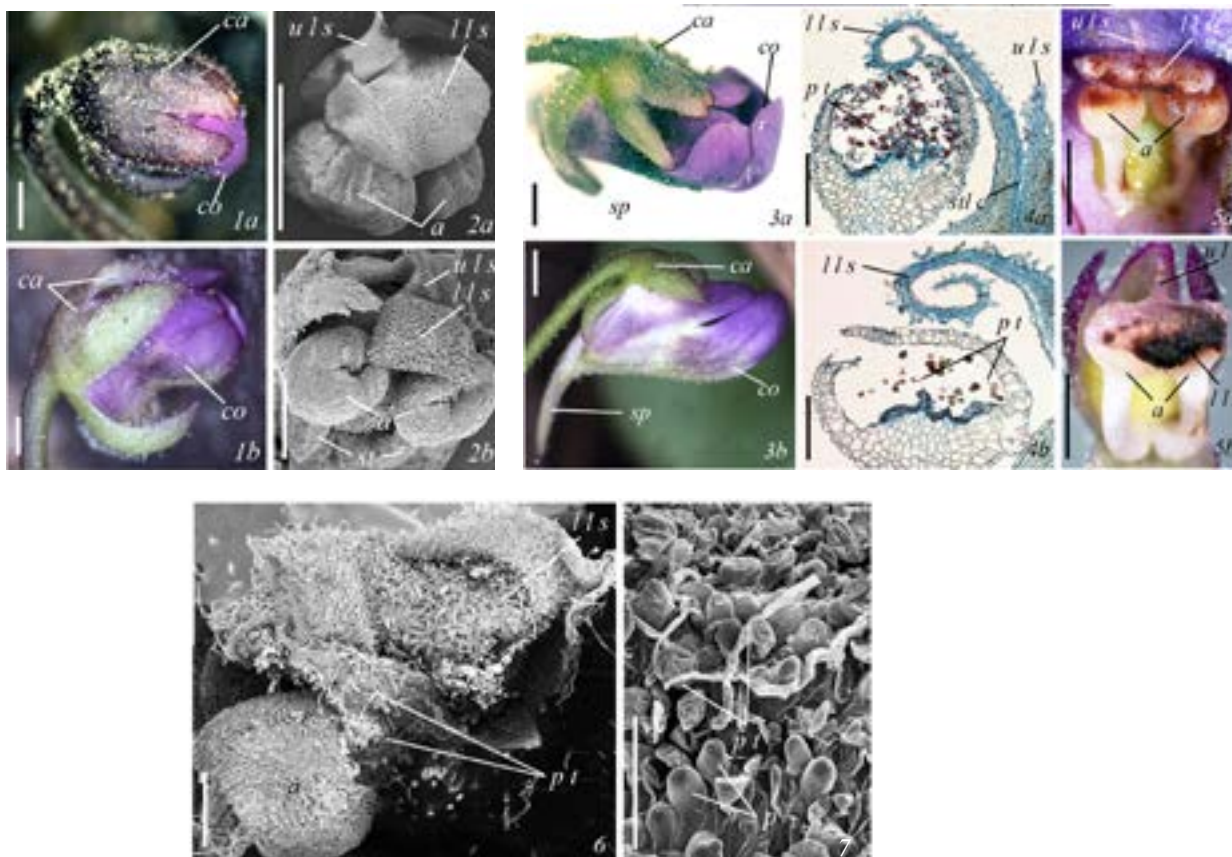


Рис. 2. Строение репродуктивных органов у *Pinguicula vulgaris* на стадиях плотного и рыхлого бутонов (1a–5a, 6, 7 – Ревда, 1b–5b – Пудость).

1a, b – плотный бутон, внешний вид, 2a, b – репродуктивные органы в плотном бутоне (СЭМ), 3a, b – рыхлый бутон, внешний вид, 4a, b – строение пыльника и нижней губы рыльца в рыхлом бутоне на продольном срезе (видна прорастающая пыльца в пыльниках), 5a, b – развитие восприимчивости поверхности рыльца к пыльце в рыхлом бутоне (реакция с 1%-ным раствором перманганата калия), 6, 7 – многочисленные пыльцевые трубки, врастающие в поверхность нижней губы рыльца (СЭМ, 7 – увел.); a – пыльник, ca – чашечка, co – венчик, ll – нижняя губа рыльца, p – папиллы, pt – пыльцевая трубка, sp – шпорец, st – тычиночная нить, stl – канал столбика, ul – верхняя губа рыльца. Масштабная линейка: 1a–3b, 5a, b – 1 мм, 4a, b, 6 – 100, 7 – 50 мкм.

Fig. 2. Structure of reproductive organs in *Pinguicula vulgaris* at the stages of dense flower bud and opening flower bud (1a–5a, 6, 7 – Revda, 1b–5b – Pudost').

1a, b – dense flower bud, appearance, 2a, b – reproductive organs in dense flower bud: (SEM), 3a, b – opening flower bud, appearance, 4a, b – structure of the anther and the lower lip of the stigma in opening flower bud on the longitudinal section (germinating pollen is visible in anthers), 5a, b – development of receptivity of the stigma surface to pollen in opening flower bud (reaction with 1% KMnO_4), 6, 7 – numerous pollen tubes growing into the surface of the lower lip of the stigma (SEM, 7 – magnified); a – anther, ca – calyx, co – corolla, ll – lower lip of the stigma, p – papillae, pt – pollen tube, sp – spur, st – stamen filament, stl – style canal, ul – upper lip of the stigma.

Scale bars: 1a–3b, 5a, b – 1 mm, 4a, b, 6 – 100, 7 – 50 μm .

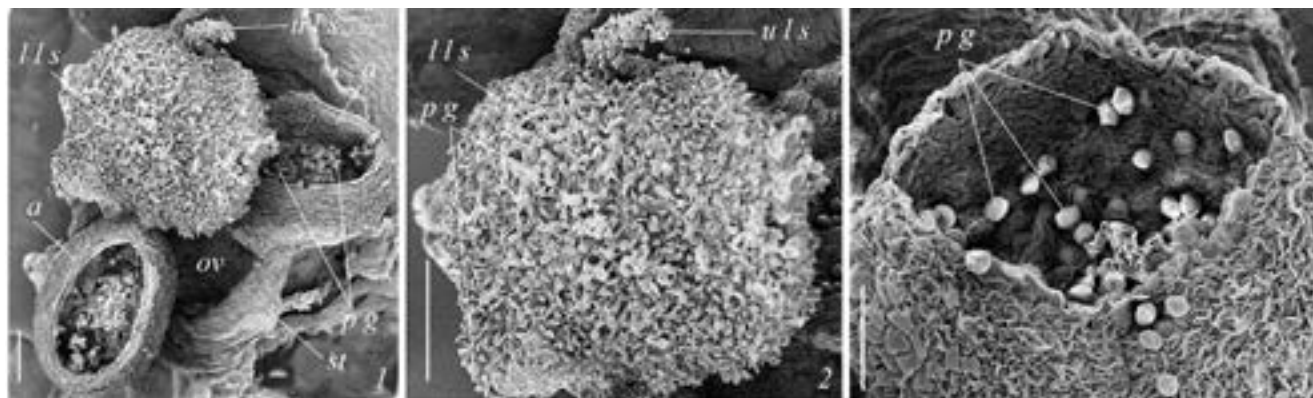


Рис. 3. Пространственная изоляция пыльников и нижней губы рыльца в цветках *Pinguicula vulgaris* (на примере *P. vulgaris* из Ревды).

1 – внешний вид пыльников и нижней губы рыльца, 2 – поверхность нижней губы с пыльцевыми зернами (увел.), 3 – вскрывшаяся апикальная часть пыльника того же цветка, видно отсутствие прорастания пыльцевых зерен в пыльнике (СЭМ); а – пыльник, lls – нижняя губа рыльца, ov – завязь, pg – пыльцевые зерна, st – тычиночная нить, u l s – верхняя губа рыльца.

Масштабная линейка: 100 мкм.

Fig. 3. Spatial isolation of anthers and the lower lip of the stigma in the *Pinguicula vulgaris* flowers (on the example of *P. vulgaris* from Revda).

1 – appearance of the anthers and the lower lip of the stigma, 2 – surface of the lower lip with pollen grains (magnified), 3 – opened apical part of the anther of the same flower, missing germination of pollen grains in the anther is observed (SEM); a – anther, lls – lower lip of the stigma, ov – ovary, pg – pollen grains, st – stamen filament, u l s – upper lip of the stigma.

Scale bar: 100 μ m.

Совокупность этих данных позволяет заключить, что, как и *P. vulgaris* из Глядино, *P. vulgaris* из Пудости и Ревды также свойственно сочетание двух способов опыления – самоопыления (буточной контактной автогамии) и перекрестного опыления (ксеногамии); гейтоногамия почти исключена вследствие преобладания в популяциях одноцветковых особей и более позднего цветения вторых цветков у двуцветковых особей. При этом такие признаки, как отсутствие у большинства их особей дихогамии и геркогамии, массовое прорастание пыльцы в пыльниках уже в бутонах, с вращением пыльцевых трубок в рыльце собственного цветка, указывают на высокую вероятность преобладания у них самоопыления.

Для уточнения соотношения способов опыления у особей *P. vulgaris* во всех исследуемых пунктах Ленинградской и Мурманской областей были изучены их следующие показатели: 1) индекс Р/О; 2) процент “естественной фертильности пыльцы” и наличие морфологических признаков самонесовместимости в ходе прогамной фазы и оплодотворения; 3) уровень завязываемости семян в цветках с их изоляцией без эмаскуля-

ции в сравнении с данным показателем при свободном опылении.

Подсчет количества пыльцы в пыльниках показал, что, несмотря на широкий интервал варьирования этого показателя, его средние значения в Пудости и Ревде были относительно близкими (более 600 шт.), тогда как в Глядино – более высокими (почти в 2 раза выше, чем в Пудости и Ревде). Количество семязачатков в завязях также варьировало, однако их средние значения во всех популяциях были относительно близкими – от 123 до 143 шт., в зависимости от популяции. Вследствие этих различий индекс Р/О в популяциях также различался, составляя 7.3 в Глядино, 6.0 в Пудости и 4.5 в Ревде (табл. 1). Тем не менее, в целом, эти показатели были невысокими и во всех популяциях более близкими даже к клейстогамам, чем к облигатным автогамам (2.7 и 27.7 соответственно; см. Cruden, 1976; Shamrov, 2000), особенно в Мурманской области.

Степень выполненности пыльцы в пыльниках высокая – до 96% в Глядино и Ревде, и 91% в Пудости, хотя встречались отдельные особи и с высоким процентом стерильной пыльцы – до 70% (см. табл. 1). Стерильная пыль-

Таблица 1. Индекс Р/О, доля выполненных и прорастающих пыльцевых зерен у особей *Pinguicula vulgaris* в Ленинградской и Мурманской областях
Table 1. P/O index, the proportion of complete and germinating pollen grains in *Pinguicula vulgaris* individuals in the Leningrad and Murmansk regions

Репродуктивные показатели Reproductive parameters	Пункт исследования Research site		
	Глядино Glyadino	Пудость Pudost'	Ревда Revda
Количество пыльцевых зерен в пыльниках, шт. (<i>n</i> = 30) The number of pollen grains in anthers, pcs (<i>n</i> = 30)	1115.5 ± 186.9 (78–4197)	618.9 ± 55.7 (130–1447)	646.7 ± 57.6 (115–1335)
Количество семязачатков, шт. (<i>n</i> = 30) Number of ovules, pcs (<i>n</i> = 30)	137.5 ± 9.3 (56–245)	123.0 ± 7.73 (13–212)	143.4 ± 8.9 (52–263)
Индекс Р/О (<i>n</i> = 30) P/O index (<i>n</i> = 30)	7.3 ± 0.8 (1.4–20.2)	6.0 ± 0.9 (0.9–25.8)	4.5 ± 0.3 (1.9–7.3)
Выполненные пыльцевые зерна, % (<i>n</i> = 30) Complete pollen grains, % (<i>n</i> = 30)	95.9 ± 2.3 (32.5–100.0)	90.7 ± 1.1 (76.9–99.3)	96.3 ± 0.7 (87.2–100.0)
Количество прорастающей пыльцы в бутонах, % (<i>n</i> = 15) Share of germinating pollen in buds, % (<i>n</i> = 15)	39.3 ± 7.9 (0–71.8)	43.0 ± 5.2 (0–76.9)	56.3 ± 6.5 (0–93.6)
Количество прорастающей пыльцы в раскрывающихся цветках, % (<i>n</i> = 15) Share of germinating pollen in opening flowers, % (<i>n</i> = 15)	43.3 ± 5.2 (0–83.9)	52.2 ± 5.2 (0–92.8)	62.7 ± 2.7 (0–82.7)

Примечание: *n* – выборка (одноцветковые особи), в скобках даны минимальные и максимальные значения показателей.
Notes: *n* – sample (single-flowered individuals); minimum and maximum values of parameters are given in parentheses.

ца отличалась остановкой развития на стадии сильно-вакуолизированной микроспоры и не содержала запасных веществ. Семязачатки были почти 100%-но выполненными, исключая редкие случаи их недоразвития в нижней части плаценты.

Оценка “естественной фертильности пыльцы” показала, что на стадии раскрытия цветка около половины пыльцы в пыльниках уже является проросшей, с наиболее высоким показателем (свыше 60%) в ревдинской популяции. Прорастание пыльцы наблюдалось в большинстве цветков (рис. 4, 1, 2), хотя в пыльниках отдельных особей во всех популяциях (13% в Глядино, 33% в Пудости, 7% в Ревде) этого процесса все же не наблюдалось (см. табл. 1). При этом отсутствие проросшей пыльцы или ее очень малое количество (менее 15%), как правило (хотя и не всегда), регистрировалось в пыльниках, лишенных контакта с рыльцем (рис. 3, 1, 3). Оценить динамику показателя в ходе дальнейшего цветения цветков не удалось – в связи со спутанностью длинных пыльцевых трубок и затруднением их подсчета. Однако в целом можно полагать, что доля

проросшей пыльцы в большинстве пыльников на поздних стадиях цветения во всех популяциях составляет не менее 60%, что подтверждает ее высокие потенции к участию в самоопылении.

Рост пыльцевых трубок – как в пределах пыльников, так и в тканях пестика в ходе прогамной фазы, в основном осуществляется без отклонений, что свидетельствует об отсутствии проявлений ими морфологических признаков самонесовместимости. Локализация половых элементов в пыльцевых трубках является типичной – и клетки спермиев (с достаточно большим количеством цитоплазмы), и ядро вегетативной клетки, в совокупности составляющие мужскую оплодотворяющую единицу, расположены на апексе трубки (рис. 4, 3–5). После выхода мужской оплодотворяющей единицы в пыльцевую трубку она отсекается от пыльцевого зерна первой каллозной пробкой специфической воронковидной формы, а по мере роста – последующими цилиндрическими пробками (рис. 4, 6, 7). Вздутия и ветвления пыльцевых трубок в пределах пыльников, как правило, отсутствуют, исключая отдельные

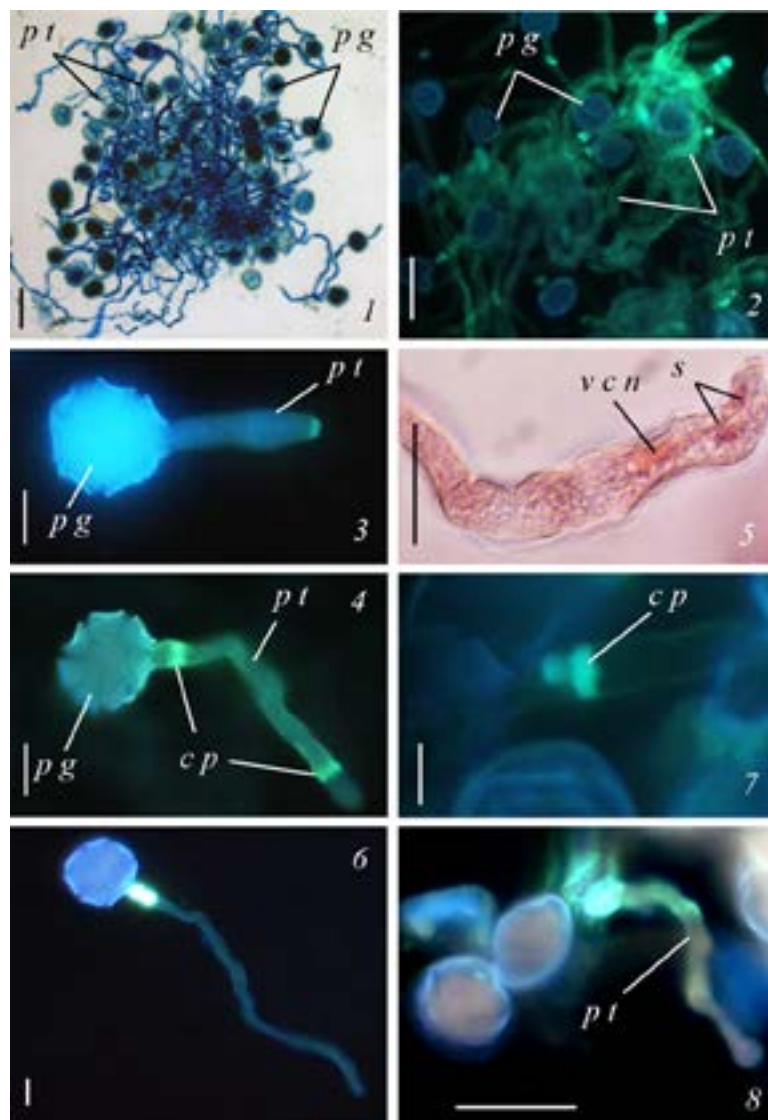


Рис. 4. Прорастание пыльцевых зерен в пыльниках *Pinguicula vulgaris* (1, 6, 8 – Ревда, 2–5, 7 – Глядино).

1, 2 – массовое прорастание пыльцы в пыльниках рыхлого бутона; 3–7 – растущая пыльцевая трубка с каллозными пробками и половыми элементами на апексе (7 – первая воронковидная каллозная пробка, увел.); 8 – пыльцевая трубка со вздутым кончиком; 1, 5 – окраска р-вом Шиффа и алциановым синим, 2–4, 6–8 – анилиновым синим, флуоресцентная микроскопия); *cp* – каллозная пробка, *pg* – пыльцевые зерна, *pt* – пыльцевая трубка, *s* – спермии, *vcn* – ядро вегетативной клетки.

Масштабная линейка: 1 – 50, 2, 8 – 100, 3, 4, 6 – 50, 5 – 20 мкм.

Fig 4. Germination of pollen grains in *Pinguicula vulgaris* anthers (1, 6, 8 – Revda, 2–5, 7 – Glyadino).

1, 2 – mass germination of pollen in the anthers of opening flower bud; 3–7 – growing pollen tube with callose plug and sexual elements at the apex (7 – the first funnel-shaped callose plug, magnified); 8 – pollen tube with a swollen tip; 1, 5 – coloring with Schiff reagent and alcyane blue, 2–4, 6–8 – coloring with aniline blue, fluorescence microscopy); *cp* – callose plug, *pg* – pollen grains, *pt* – pollen tube, *s* – sperms, *vcn* – nucleus of a vegetative cell.

Scale bars: 1 – 50, 2, 8 – 100, 3, 4, 6 – 50, 5 – 20 μm.

трубки со вздутыми кончиками (рис. 4, 8). Частоту их образования точно определить не удалось – также вследствие сильного сплетения пыльцевых трубок, но, по визуальной оценке, такие случаи были редки.

Существенных аномалий при росте пыльцевых трубок в тканях рыльца и столбика также не выявлено. После выхода из пыльников пыльцевые трубки проникают в нижнюю губу рыльца, где растут в направлении открытого канала

столбика по специальной проводниковой ткани. Эта ткань, лежащая под папиллами рыльца и стигматоидными клетками канала столбика, состоит из узких, сильно вытянутых клеток (6–7 слоев в толщину), содержащих, как и клетки остальной части столбика, обильные запасные вещества, но отличающихся от них высоким содержанием слизи в оболочках, судя по их интенсивному окрашиванию алциановым синим (рис. 5, 1–2). Рост пыльцевых трубок по клеткам проводниковой ткани сопровождается резорбцией их питательных веществ, вследствие чего и те,

и другие становятся мало отличимыми: четко выделяются (по более интенсивной окраске сафранином) только апикальные части молодых трубок с большим количеством цитоплазмы (рис. 5, 3, 4). Вхождение пыльцевых трубок непосредственно в канал столбика осуществляется лишь в нижней части последнего; при этом стигматоидные клетки раздвигаются, а сами трубки в виде мощного “столба”, проникают в полость завязи, где растут между семязачатками в направлении плаценты, клетки эпидермы которой покрыты тонким слоем слизи (специализированные обтура-

Рис. 5. Рост пыльцевых трубок по проводниковому тракту пестика у *Pinguicula vulgaris* (1a–6 – Глядино, 7, 8 – Пудость, 9, 10 – Ревда).

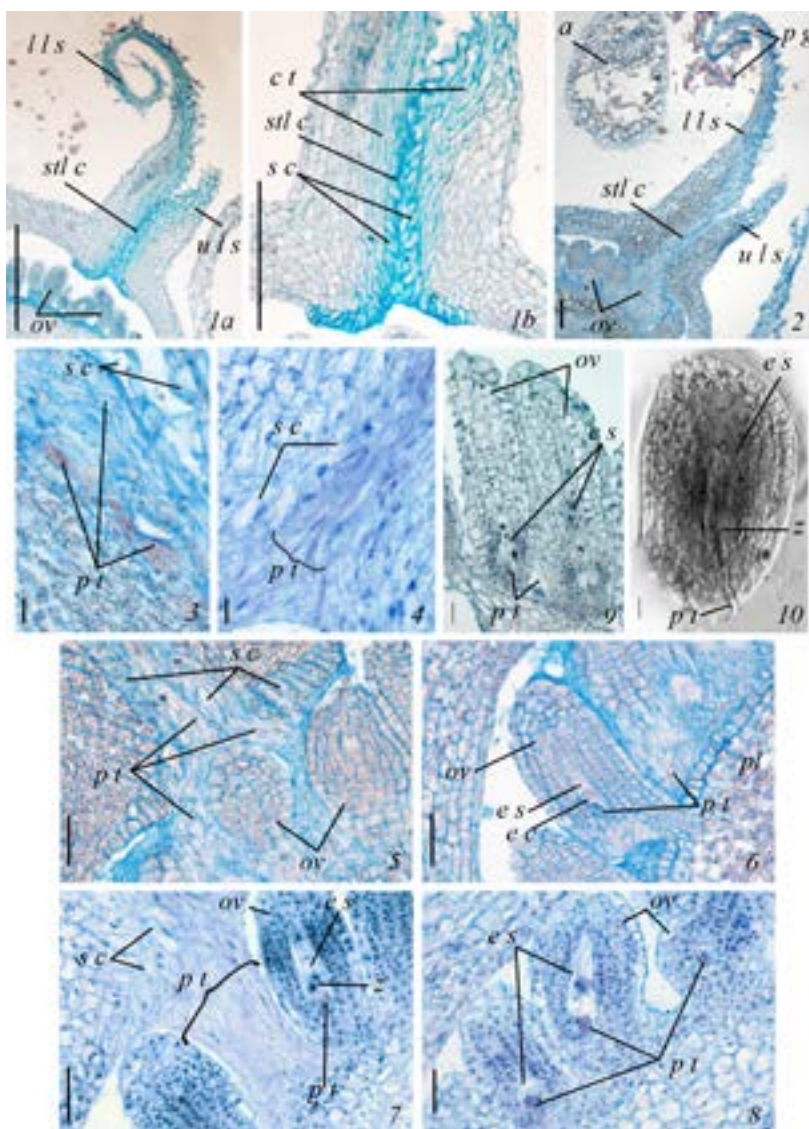
1a, b – строение рыльца и столбика до проникновения пыльцевых трубок (1a – общий вид, 1b – фрагмент столбика с проводниковой тканью увел.), 2 – рыльце и столбик после проникновения пыльцевых трубок, 3, 4 – проводниковая ткань с пыльцевыми трубками в средней (3) и нижней (4) частях столбика, 5, 6 – мощный “столб” из пыльцевых трубок на выходе канала столбика и вдоль поверхности семязачатков, 7–10 – вхождение кончиков пыльцевых трубок в зародышевый мешок почти каждого семязачатка; 1–9 – продольные срезы с окраской гематоксилином по Эрлиху, с подкраской алциановым синим, 10 – тотальный препарат семязачатка, ДИК; a – антер, c t – проводниковая ткань, e c – яйцеклетка, e s – зародышевый мешок, l l s – нижняя губа рыльца, o v – семязачаток, p g – пыльцевые зерна, p t – пыльцевая трубка, s c – стигматоидные клетки, stl c – канал столбика, u l s – верхняя губа рыльца, z – зигота.

Масштабная линейка: 1a – 500, 2, 9, 10 – 100, 1b, 3, 4 – 20, 5–8 – 50 мкм.

Fig. 5. The growth of pollen tubes along the pistil conduction tract in *Pinguicula vulgaris* (1a–6 – Glyadino, 7, 8 – Pudost', 9, 10 – Revda).

1a, b – the structure of the stigma and style before the penetration of pollen tubes (1a – general view, 1b – a fragment of a style with a conductive tissue, magnified), 2 – stigma and style after penetration of pollen tubes, 3, 4 – conductive tissue with pollen tubes in the middle (3) and lower (4) parts of the style, 5, 6 – a powerful “column” of pollen tubes at the outlet of the style canal and along the surface of the ovules, 7–10 – penetration of the pollen tube tips into the embryo sac of almost every ovule; 1–9 – longitudinal sections, coloring with hematoxylin after Ehrlich and alcian blue, 10 – total preparation of ovule, DIC; a – anther, c t – conductive tissue, e c – egg cell, e s – embryo sac, l l s – lower lip of the stigma, o v – ovule, p g – pollen grains, p t – pollen tube, s c – stigmatoid cells, stl c – style canal, u l s – upper lip of the stigma, z – zygote.

Scale bars: 1a – 500, 2, 9, 10 – 100, 1b, 3, 4 – 20, 5–8 – 50 µm.



торы отсутствуют) (рис. 5, 5, 6). Далее пыльцевые трубки входят в микропиле семязачатков, причем процесс имеет массовый, регулярный и достаточно синхронный характер, что видно как на срезах семязачатков, так и на их тотальных препаратах, при использовании метода ДИК (рис. 5, 7–10).

Процесс оплодотворения также регулярен. Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок через одну из синергид, которая подвергается дегенерации (до вхождения пыльцевой трубки

этот процесс для синергид, по-видимому, не характерен). После извержения один из спермиев сливается с яйцеклеткой, второй — с центральной клеткой, полярные ядра которой при этом объединяются, однако ядро вегетативной клетки остается в синергиде (рис. 6, 1a, b). Тройное слияние опережает сингамию, на что указывает деление первичной клетки эндосперма при нахождении второго спермия в состоянии контакта или слияния с яйцеклеткой (рис. 6, 2). Следует отметить,

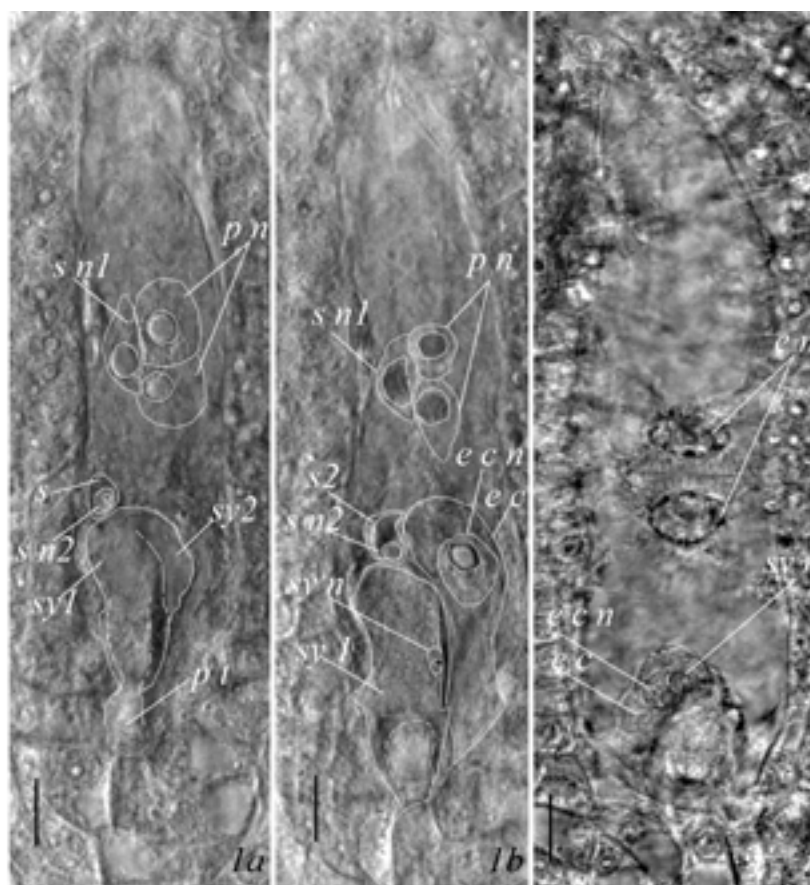


Рис. 6. Процесс оплодотворения в зародышевом мешке *Pinguicula vulgaris* (на примере глядинской популяции, ДИК).

1a, b — один из спермиев возле яйцеклетки, второй — уже объединен с центральной клеткой, с его ядром, находящимся в контакте с полярными ядрами, синергида с проникающей пыльцевой трубкой гипертрофирована (последовательная фокусировка); 2 — деление первичной клетки эндосперма (телофаза) при объединении ядер спермия и яйцеклетки; ec — яйцеклетка, ec n — ядро яйцеклетки, en — делящееся ядро первичной клетки эндосперма, s, s2 — спермии, sn1, sn2 — ядра спермиев, sy1, sy2 — синергиды, sy n — ядро синергиды, p n — полярные ядра, p t — пыльцевая трубка.

Масштабная линейка: 0.1 мм.

Fig. 6. The process of fertilization in embryo sac of *Pinguicula vulgaris* (on the example of the Glyadino population, DIC).

1a, b — one of the sperms near the egg cell, the second one is already fused with the central cell, with its nucleus in contact with the polar nuclei, the synergide with penetrating pollen tube is hypertrophied (sequential focusing); 2 — division of the endosperm primary cell (telophase) during the junction of sperm and egg cell nuclei; ec — egg cell, ec n — nucleus of egg cell, en — dividing nucleus of the endosperm primary cell, s, s2 — sperms, sn1, sn2 — nuclei of sperms, sy1, sy2 — synergids, sy n — synergide nucleus, p n — polar nucleus, p t — pollen tube.

Scale bar: 0.1 mm.

что спермии у *P. vulgaris* являются довольно крупными (близкими по размерам к полярным ядрам) и при вхождении в зародышевый мешок сохраняют веретеновидную форму.

Эксперименты с опылением цветков растений *P. vulgaris* в условиях интродукции показали, что при их изоляции без эмаскуляции семена завязались в большинстве из них (в 25 цветках из 30 изолированных), со средним процентом завязываемости $62.0 \pm 2.0\%$ (интервал варьирования, в зависимости от цветка, 41.8–76.5%). При свободном опылении семена завязались во всех цветках, но с уровнем примерно на 1/5 выше — $76.1 \pm 2.3\%$ (с интервалом варьирования от 44.6% до 94.6%, в зависимости от цветка). При этом различия в показателях, согласно критерию Манна–Уитни, были достоверны ($z = 4.6$, $p = 0.00$), а средний процент завязываемости семян при свободном опылении в условиях интродукции был близким к этому показателю в естественных условиях, в благоприятные годы для цветения (более 70% — Nikolaeva (Pushkareva) et al., 2023). Незначительное снижение уровня завязываемости семян в изолированных неэмаскулированных цветках по сравнению с цветками, находившимися в условиях свободного опыления (примерно лишь на 15%), также указывает на то, что самоопыление является преобладающим способом их опыления.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что в окр. пос. Пудость и Глядино Ленинградской области и пгт. Ревда в Мурманской области *P. vulgaris* сочетает два способа опыления — самоопыление (буточная автогамия) и перекрестное опыление (ксеногамия), однако преобладающим способом во всех популяциях является самоопыление. Об этом свидетельствуют: отсутствие у большинства их особей диогогамии и геркогамии; массовое прорастание пыльцы в их пыльниках, с вращением пыльцевых трубок в рыльце и столбик собственного цветка без морфологических признаков самонесовместимости; индекс Р/О, промежуточный между клейстогамами и облигатными автогамами; высокая завязываемость семян в цветках под изоляторами, т. е. при искусственном исключении перекрестного опыления (в среднем — 60%, а в отдельных цветках — более 70%). Косвенным подтверждением этого являет-

ся и специфичная локализация зоны восприятия пыльцы на рыльцевой поверхности — преимущественно по завернутому краю нижней губы, в области контакта с пыльниками.

Доля перекрестного опыления невелика: при свободном опылении средний уровень завязываемости семян в цветках повышался лишь на 15% по сравнению с таковым при их изоляции без эмаскуляции. Низкая эффективность данного способа опыления обусловлена редкостью случаев геркогамии в популяциях и наличия в пыльниках непроросшей пыльцы (очевидно, сопряженных признаков), что подтверждается и редкостью присутствия пыльцы на зонах рыльца, не контактирующих с пыльниками. Вероятность же участия в перекрестном опылении уже проросшей пыльцы, на наш взгляд, весьма низка — из-за сильной подверженности пыльцевых трубок высыханию.

Таким образом, нами внесены уточнения в ранее полученные данные по способам опыления у *P. vulgaris* из Глядино Ленинградской области (Pushkareva (Nikolaeva) et al., 2018) и впервые получены сведения по этому вопросу для двух других ее популяций на Северо-Западе России. В частности, нами показано отсутствие барьеров самонесовместимости при самоопылении у *P. vulgaris* для предотвращения инбридинга. Ранее мы предполагали, что массовость вхождения собственных пыльцевых трубок в столбик и завязь цветка может лишь способствовать росту пыльцевых трубок чужеродной пыльцы, а их половые клетки могут не участвовать в оплодотворении. Однако это не подтвердилось ни анализом прогамной фазы и оплодотворения, ни экспериментами с оценкой процента завязывания семян при разных вариантах скрещивания, выполненных с гораздо большей статистикой. При повторной оценке уровня семян, завязавшихся в изолированных цветках, его значения оказались более высокими (42–76% в 30 цветках в 2021 г. против 25–50% в единичных цветках в 2018 г.). Также нами показан высокий уровень фертильности пыльцы *P. vulgaris* не только по степени ее выполненности (более 90% и в 2018 г., и в 2021 г.), но и по способности к прорастанию в естественной среде — непосредственно в пыльниках (более 60%), причем такая методика оценки этого показателя использована нами впервые. Некоторое снижение последнего показателя по срав-

нению со степенью выполненности пыльцы может указывать на то, что ее определенная, хотя и незначительная часть (в основном на удалении от рыльца) может сохраняться не проросшей, и тем самым, участвовать в перекрестном опылении. В качестве отдельного аспекта следует отметить, что анализ прогамной фазы у особей *P. vulgaris* из Ленинградской и Мурманской областей (также впервые подробно прослеженной у данного вида) не выявил наличия у них каких-либо признаков истиной клейстогамии и, в частности, роста пыльцевых трубок сквозь стенки пыльников. Как отмечено ранее для *P. vulgaris* из Глядино, ее цветки являются хазмогамными (раскрывающимися при цветении), а пыльца выдавливается из пыльников на губу рыльца общей массой. Собственно же процесс оплодотворения у *P. vulgaris*, и в частности, его тип (постмитотический — по Nikiticheva, 1987; премитотический — по Kamelina, 2009), еще нуждается в дополнительном изучении.

Вывод о преобладании самоопыления у *P. vulgaris*, произрастающей на ряде территорий Северо-Запада России, полностью согласуется с выводами авторов, исследовавших в этом отношении шведские, гренландские и исландские субарктические популяции этого вида. Как и в Ленинградской и Мурманской областях, особям этих популяций также обычно свойственно отсутствие геркогамии и прораствание почти 100%-но выполненной пыльцы на рыльце собственного цветка (Heide, 1912; Casper, 1966; Molau, 1993). Molau (1993), наиболее подробно исследовавший этот аспект репродукции *P. vulgaris* в Северной Швеции (Абиско), также сообщал, что на доминантное самоопыление вида в этих условиях указывают значения его индекса Р/О (хотя и характерные для факультативных автогамов — 450), высокий коэффициент семенной продуктивности (77%), эксперименты с искусственным опылением цветков. Как и в нашем случае, изоляция неэмаскулированных цветков *P. vulgaris* в условиях Абиско (самоопыление) приводила к незначительному снижению уровня завязываемости семян по сравнению с контрольными свободно-опыляемыми растениями, с эффективностью самоопыления около 65%, что в значительной степени совпадает с нашими показателями (60%). При этом различий в среднем весе семян, завязавшихся в каждом варианте эксперимента, почти не наблюдалось (18.8 и 18.1 mg

соответственно), т.е. выраженные признаки инбридинговой депрессии отсутствовали. Основываясь на данных о несколько более высоком уровне завязываемости семян у контрольных (свободно-опыляемых) растений, Molau заключил, что разнообразные, хотя и редкие насекомые способствуют перекрестному опылению *P. vulgaris* в незначительном количестве, однако большая часть потока пыльцы, опосредованного насекомыми, вероятно, является автогамной. С точки зрения Molau, самоопыление у *P. vulgaris* осуществляется “легко”, но, как и в изученных нами популяциях, ограничено частичной геркогамией.

Иные сведения приводятся для *P. vulgaris*, произрастающей на Британских о-вах. Согласно Y. Heslop-Harrison (2004) цветки *P. vulgaris* имеют выраженный энтомофильный облик и хорошо приспособлены к опылению пчелами: последних привлекают их яркая окраска, “проводниковые” железки в области контрастного пятна (“питательные волоски”, по Fleischmann, 2016) и аромат меда нектарников. Наблюдения автора (в Ботаническом саду Университета Бирмингема) показали, что для них также характерен контакт пыльников и рыльца влажного типа (по Heslop-Harrison, Shivanna, 1977), однако они являются слабо протандричными (пыльники созревают чуть раньше рыльца). При посещении цветка пчела сначала касается папиллярной поверхности нижней губы рыльца, принося на нее пыльцу с посещенного ранее цветка. При проникновении в зев цветка, происходит очищение спинки и головки пчелы от свежей пыльцы, а по мере отступления назад — изгибание лопасти рыльца с подъемом вверх, что предотвращает самоопыление. В том случае, если перекрестное опыление не реализуется, лопасть рыльца отгибается назад, вновь соприкасаясь с пыльниками, что, наоборот, способствует возможности самоопыления. Исходя из этих наблюдений, Heslop-Harrison (2004) полагал, что *P. vulgaris* является преимущественно ксеногамным видом, но вследствие самосовместимости сочетающим перекрестное опыление с самоопылением, хотя специальной оценки их соотношения не проводилось.

Характерно, что у особей изученных нами популяций *P. vulgaris* (и, вероятно, также шведских популяций) подъем нижней губы рыльца над пыльниками при посещении цветка насекомыми невозможен (исключая редкие цветки с изоляци-

ей пыльников от рыльца). Вследствие массового вставания пылевых трубок в ее поверхность уже на стадии рыхлого бутона, отделение последней от пыльников становится крайне затруднительным, что нередко сохраняется вплоть до созревания плодов. К сожалению, Heslop-Harrison (2004) ничего не сообщал ни о способности пыльцы к прорастанию в пыльниках у *P. vulgaris* из Британии, ни о случаях пространственной изоляции пыльников и губы рыльца в ее цветках, несмотря на уже имевшиеся к этому времени публикации по этому вопросу (Heide, 1912; Casper, 1966; Molau, 1993).

Следует отметить, что, основываясь на полученных данных по *P. vulgaris* из Северной Швеции и Гренландии, а также данных ряда авто-ров по ее другим субарктическим популяциям (Heide, 1912), Molau (1993) полагал, что данный вид проявляет характеристики сильно инбредных видов со слабой жизненной стратегией. Вместе с тем в связи с широким ареалом и большой амплитудой экологических условий местообитаний *P. vulgaris* он допускал возможность существования в ее репродуктивной стратегии большой межпопуляционной изменчивости. Сходную точку зрения высказывали и другие авторы (Warming, 1886; Heslop-Harrison, 2004). Однако имеющиеся к настоящему времени данные, за исключением сведений о *P. vulgaris* из Британии, пока не подтверждают это предположение. Как в Субарктике, так и в умеренных широтах, и в частности в обеих популяциях Ленинградской области, т.е. независимо от экологических условий произрастания, для вида характерно доминантное самоопыление. На наш взгляд, это объяснимо с точки зрения особых требований *P. vulgaris* к условиям среды и, соответственно, причин ее перехода к доминантному самоопылению.

По мнению Molau (1993), преобладание автогамии у *P. vulgaris* обусловлено особыми ритмами ее развития в Северной Швеции: поздним началом цветения растений (с середины июля) и его растянутостью — до 5 недель, с цветением отдельных особей почти до окончания сезона вегетации, когда на репродукцию сильно влияют неблагоприятные температурные условия. Однако, ритмы развития *P. vulgaris* в условиях Ленинградской и Мурманской областей, несмотря на их расположение в разных широтах, являются иными. Сроки цветения в обеих областях бо-

лее ранние (в Пудости — вторая половина июня, в Глядино и Ревде — третья декада июня — начало июля) и менее растянуты (2–3.5 недели), причем цветения особей в последующие месяцы, как правило, не наблюдается. Некоторое исключение составляют двуцветковые особи, с более поздним раскрытием вторых цветков, но также с быстрым завершением цветения. Также на репродукцию растений в этих областях более влияют неблагоприятные условия в начале, а не в конце сезона вегетации, причем не низкие температуры, а жаркие засушливые периоды, приводящие к смещению сроков цветения на более раннее время и снижению семенной продуктивности (Nikolaeva (Pushkareva) et al., 2023). Для других популяций *P. vulgaris* с преобладанием автогамного способа опыления и одноцветковых особей также характерны ранние и менее длительные сроки цветения: с мая по июнь в Дании и с июня по июль в Северной Гренландии (Heide, 1912). Это свойственно и ксеногамной *P. vulgaris* из Британии, с цветением особей от 3 до 4 недель (Heslop-Harrison, 2004).

Сопоставление этих данных позволяет полагать, что переход к самоопылению в перечисленных популяциях *P. vulgaris* более связан не с особыми ритмами развития ее растений, а с особенностями климата в типичных местах ее произрастания, существенно ограничивающими активность насекомых-опылителей. Известно, что предпочтительными местами поселения жирянок являются районы с влажным и прохладным климатом (Lloyd, 1942; Casper, 1966; Taylor, 1974; Degtjareva et al., 2004, и др.), что повышает риски не опыления их цветков насекомыми. Так, по сообщению Molau (1993), случаи посещения цветков *P. vulgaris* насекомыми в Абиско, хотя он и является самым сухим районом в округе, весьма редки. Низкая активность насекомых, по нашим наблюдениям, обычно отмечается и в изучаемых нами популяциях, особенно в Мурманской области с субарктическим климатом, где для горной долины, в которой произрастает *P. vulgaris*, особенно характерны прохладные температуры, туманы и дожди. Вероятно, в связи с этим особи этой популяции имеют и наименьший индекс Р/О (4.5), и наибольший процент “естественной фертильности пыльцы” (около 60% уже в бутонах). Ленинградская же область, несмотря на расположение в умеренных широтах, также отличается влажным и обычно прохладным климатом,

при этом частичное затенение глядинской популяции лесом тоже не способствует активности в ней насекомых. В этих условиях переход жирянок к преимущественному самоопылению, как известно, являющимся резервным (страхующим) способом опыления растений при неблагоприятных погодных условиях и в отсутствии насекомых, оправдан и, по-видимому, свойственен большинству популяций *P. vulgaris*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование по биологии цветения и опыления *Pinguicula vulgaris*, произрастающей в окр. пос. Пудость и Глядино Ленинградской области (Гатчинский и Ломоносовский р-ны) и в окр. пгт. Ревда Мурманской области (Ловозерский р-н), показало, что в этих условиях ее особи сочетают два способа опыления: перекрестное опыление — в виде ксеногамии, и самоопыление — в виде бутонной автогамии (гейтоногамия почти исключена, вследствие преобладания в популяциях одноцветковых особей и более позднего цветения вторых цветков у двуцветковых особей; признаков истинной клейстогамии не зарегистрировано). В то же время, независимо от контрастных экологических условий ее произрастания, преобладающим способом опыления во всех исследуемых популяциях является автогамия, что показано нами как с помощью анализа важнейших репродуктивных характеристик их особей, так и экспериментальных методов.

Тем самым нами внесены уточнения в ранее полученные данные по способам опыления у *P. vulgaris* из Глядино Ленинградской области и впервые получены сведения по этому вопросу для двух других ее популяций на Северо-Западе России. В совокупности, эти сведения подтверждают точку зрения некоторых авторов о том, что *P. vulgaris* является преимущественно самоопыляемым видом (Molau, 1993). Исключение, возможно, составляют отдельные популяции *P. vulgaris* на Британских островах с преобладанием перекрестного опыления (Heslop-Harrison, 2004), хотя, на наш взгляд, соотношение способов ее опыления в этих условиях изучено недостаточно. Насколько велика межпопуляционная изменчивость в репродуктивной стратегии *P. vulgaris* — с широкими ареалом и амплитудой экологических условий ее произрастания, пока-

жут дальнейшие исследования. По нашему мнению, они должны быть направлены не только на более широкое изучение различных популяций *P. vulgaris*, и в частности, из более южных районов Северо-Запада России с умеренно-континентальным климатом, но и на выявление физиологических механизмов, обеспечивающих реализацию самоопыления и перекрестного опыления у *P. vulgaris* — факторов регуляции наличия/отсутствия у ее особей дихогамии и гермогамии, процессов прорастания пыльцы в пыльниках, становления самосовместимости.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-34-90134 Аспиранты) и частично в рамках темы Государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН: “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, регуляция морфопроцессов *in vivo* и *in vitro*” (регистрационный номер 124012100862-0). Техническая часть исследования проведена на ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

Авторы также искренне признательны д.б.н. И.И. Шамрову и к.б.н. Г.Ю. Виноградовой — за помощь при обсуждении некоторых аспектов работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Arkticheskaya...] Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Вып. 8. Ч. 2. Семейства Plantaginaceae — Orobanchaceae. Справочный материал. 1983. Л. 52 с.
- [Barykina et al.] Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. М. 312 с.
- Casper S.J. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula*. Stuttgart. 209 p.
- [Chervona...] Червона книга України. Рослинний світ. 2009. Киев. 912 с.
- Cieslak T., Polepalli J.S., White A., Müller K., Borsch T., Barthlott W., Steiger J., Marchant A., Legendre L. 2005. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae):

- chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. — *American Journal of Botany*. 92(10): 1723–1736.
<https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1723>
- Cruden R.W. 1976. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — *Evolution*. 31: 32–46.
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F., Sokoloff D. 2004. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny. — *Bot. Jahrb. Syst.* 125(4): 431–452.
<https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0431>
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F.H., Schmidt A.R., Steiger J., Sokoloff D.D. 2006. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution. — *Plant Biology*. 8(06): 778–790.
<https://doi.org/10.1055/s-2006-924560>
- Degtjareva G.V., Sokoloff D.D. 2012. Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric flowers are always lateral and occurrence of early sympetaly. — *Organisms Diversity and Evolution*. 12(2): 99–111.
<https://doi.org/10.1007/s13127-012-0074-6>
- Fleischmann A. 2016. *Pinguicula* flowers with pollen imitations close at night — some observations on butterfly flower biology. — *Carnivorous Plant Newslette*. 45: 84–92.
<https://doi.org/10.55360/cpn453.af262>
- [Flora...] Флора Мурманской области. 1966. Вып. 5. Л. 550 с.
- Gilmour J., Walters S.M. 1954. Wild flowers: botanizing in Britain. London. 242 p.
- Heide F. 1912. Lentibulariaceae (*Pinguicula*). — In: Meddelelser om Gronland 36. P. 441–481.
- Heslop-Harrison Y., Shivanna K.R. 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. — *Annals of Botany*. 41: 1233–1258.
- Heslop-Harrison Y. 2004. *Pinguicula* L. — *J. Ecology*. 92(6): 1071–1118.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00942.x>
- [Kamelina] Камелина О. П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Вологодской области. Т. 2. Растения и грибы. 2004. Вологда. 360 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Псковской области. 2014. Псков. 544 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Беларусь: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. 2015. 4-е изд. Минск. 448 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). 2016. 3-е изд. Казань. 760 с.
- Legendre L. 2000. The genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae): an overview. — *Acta Botanica Gallica*. 147(1): 77–95.
<https://doi.org/10.1080/12538078.2000.10515837>
- Latvijas daba. Sugu enciklopēdija. 2022.
www.latvijasdaba.lv/info.asp?2
- Lloyd F.E. 1942. The carnivorous plants. Waltham. 352 p.
- [Metodicheskie...] Методические указания по цитологической и цитоэмбриологической технике (для исследования культурных растений). 1981. Л. 118 с.
- Molau U. 1993. Reproductive ecology of the three Nordic *Pinguicula* species (Lentibulariaceae). — *Nordic Journal of Botany*. 13(2): 149–157.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1993.tb00025.x>
- [Nikiticheva] Никитичева З.И. 1987. Семейство Lentibulariaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae — Asteraceae. Л. С. 283–288.
- [Nikolaeva (Pushkareva) et. al.] Николаева (Пушкарёва) Л.А., Королева Т.М., Титова Г.Е. 2023. Условия произрастания и семенная продуктивность *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области. — *Бот. журн.* 108 (7): 670–689.
<https://doi.org/10.31857/S0006813623070037>
- [Nikolaeva (Pushkareva)] Николаева (Пушкарёва) Л.А. 2023. Репродуктивная биология некоторых видов рода *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) Северо-Запада России: Дис. ...канд. биол. наук. СПб. 189 с.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.
- [Pushkareva (Nikolaeva) et al.] Пушкарёва (Николаева) Л.А., Виноградова Г.Ю., Титова Г.Е. 2018. Репродуктивная биология *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области. — *Бот. журн.* 103(12): 1501–1513.
<https://doi.org/10.7868/S0006813618120013>
- [Red...] Красная книга Краснодарского края (растения и грибы). 2017. 3-е изд. Краснодар. 850 с.
- [Red...] Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2 : Растения и грибы. 2000. СПб. 672 с.
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blütenuntersuchungsmethode. — *Sitzungsber. Akad. Wiss.* 133(6): 181–211.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2000. Соотношение пыльцевых зерен и семязачатков при разных системах скрещивания. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 119–120.
- Shimai H., Setoguchi H., Roberts D.L., Sun M. 2021. Biogeographical patterns and speciation of the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) inferred by phylogenetic anal-

- yses. — PloS one. 16(6): e0252581.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0261600>
- [Smidt] Шмидт В.М. 2005. Флора Архангельской области. СПб. 346 с.
- Taylor P. Lentibulariaceae. 1974. In: Flora Malesiana-Series 1, Spermatophyta. 8 (1). P. 275–300.
- Warming E. 1886. Om nogle arktiske Væxters Biologi. — Bih. K. Sienska Vet.-Akad. Handl. 12: 1–40.
- [Zemskova] Земскова Е.А. 1981. Семейство Пузырчатковые (Lentibulariaceae). — В кн.: Жизнь растений. Т. 5. Ч. 2. Цветковые растения. М. С. 460–462.

POLLINATION METHODS OF *Pinguicula vulgaris* (LENTIBULARIACEAE) IN POPULATIONS OF NORTH-WEST REGION OF RUSSIA

L. A. Nikolaeva (Pushkareva)^{1, *}, G. E. Titova¹

¹Komarov Botanical Institute RAS
 Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

*e-mail: pushkareva-lubov@mail.ru

The peculiarities of the biology of flowering and pollination of *Pinguicula vulgaris* were studied in various places of its occurrence in the North-West of Russia — near the villages of Pudost' and Glyadino in the Leningrad Region (Gatchina and Lomonosov districts, respectively) and near the village of Revda in the Murmansk Region (Lovozero district). Based on data on the behavior of flower organs and reproductive characteristics (usual absence of hercogamy and dichogamy, the P/O index intermediate between the kleistogams and obligate autogams, pollen germination in anthers as early as at the stage of buds, with a high percentage of its “natural fertility” and ingrowing of pollen tubes into the stigma of the same flower without obvious morphological signs of self-incompatibility), the conclusion has been made about the prevalence of autogamous pollination in all populations (in the form of bud autogamy). In addition, in all populations we also revealed ability of the plants to cross-pollination (xenogamy), however sharply limited by the rarity of hercogamy cases. The last fact was confirmed by comparing the seed setting level at free pollination of flowers with that at artificial exclusion of cross-pollination using insulators (in the first case, it increased by 15% only). The opinion of some authors about *P. vulgaris* being a predominantly self-pollinating species, based mainly on the study of subarctic populations, is supported: the transition of *P. vulgaris* to dominant self-pollination is peculiar not only for the Subarctic zone, but also for temperate latitudes in the Leningrad Region, and is most probably caused by low activity of insect pollinators in these conditions.

Keywords: *Pinguicula vulgaris*, Lentibulariaceae, Leningrad Region, Murmansk Region, biology of flowering and pollination, autogamy, xenogamy

ACKNOWLEDGMENTS

Support of the work was provided by the Russian Foundation for Basic Research (project No. 20-34-90134) and partially — by the Project of the state assignment “Polyvariency of morphogenetical programs of plants reproductive structures development, regulation of morphological processes in vivo and in vitro” (No. 124012100862-0). The research was made using the equipment of the Core Facility Center “Cell and Molecular Technologies in Plant Science” at the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg, Russia).

The authors are sincerely grateful to Doctor I.I. Shamrov and Doctor G.Yu. Vinogradova for their help when discussing some aspects of the work.

REFERENCES

- Arkticheskaya flora SSSR. Kriticheskiy obzor sosudist-yh rasteniy, vstrechayushchihsya v arkticheskikh rajonah SSSR. Is. 8. P. 2. Semejstva Plantaginaceae — Orobanchaceae, Spravochnyy material [Arctic flora of the USSR. Critical review of vascular plants found in the Arctic regions of the USSR. Is. 8. P. 2. Family Plantaginaceae — Orobanchaceae, Reference material]. 1983. Leningrad. 52 p. (In Russ.).

- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhalilova H.H., Il'ina G.M., Chubatova N.V. 2004. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike [Handbook of Botanical Microtechnics]. Moscow. 312 p. (In Russ.).
- Casper S.J. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula*. Stuttgart. 209 p.
- Chervona kniga Ukrainy. Roslinniy svit. 2009 [Red Book of Ukraine. The plant world]. Kiev. 912 p. (In Ukr.).
- Cieslak T., Polepalli J.S., White A., Müller K., Borsch T., Barthlott W., Steiger J., Marchant A., Legendre L. 2005. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. — *American Journal of Botany*. 92(10): 1723–1736. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1723>
- Cruden R.W. 1976. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — *Evolution*. 31: 32–46.
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F., Sokoloff D. 2004. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny. — *Bot. Jahrb. Syst.* 125(4): 431–452. <https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0431>
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F.H., Schmidt A.R., Steiger J., Sokoloff D.D. 2006. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution. — *Plant Biology*. 8(06): 778–790. <https://doi.org/10.1055/s-2006-924560>
- Degtjareva G.V., Sokoloff D.D. 2012. Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric flowers are always lateral and occurrence of early sympetaly. — *Organisms Diversity and Evolution*. 12(2): 99–111. <https://doi.org/10.1007/s13127-012-0074-6>
- Fleischmann A. 2016. *Pinguicula* flowers with pollen imitations close at night – some observations on butterwort flower biology. — *Carnivorous Plant Newslette*. 45: 84–92. <https://doi.org/10.55360/cpn453.af262>
- Flora Murmanskoi oblasti. 1966 [Flora of the Murmansk region]. Iss. 5. Leningrad. 550 p. (In Russ.).
- Gilmour J., Walters S.M. 1954. Wild flowers: botanizing in Britain. London. 242 p.
- Heide F. 1912. Lentibulariaceae (*Pinguicula*). — In: Meddelelser om Gronland 36. P. 441–481.
- Heslop-Harrison Y., Shivanna K.R. 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. — *Annals of Botany*. 41: 1233–1258.
- Heslop-Harrison Y. 2004. *Pinguicula* L. — *Journal of Ecology*. 92(6): 1071–1118. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00942.x>
- Kamelina O.P. 2009. Sistematischeskaya embriologiya tsvetkovykh rastenii. Dvudol'nye [Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons]. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Vologodskoi oblasti. T. 2. Rasteniya i griby [Red Book of the Vologda Region. Vol. 2. Plants and Fungi]. 2004. Vologda. 360 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Leningradskoy oblasti: Ob'ekty rastitel'nogo mira [Red Book of the Leningrad region: Objects of the plant world]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Pskovskoi oblasti. 2014 [Red Book of the Pskov Region]. Pskov. 544 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Belarus: redkie i naxodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy dikorastushchikh rastenii rasteniya. 2015 [Red Book of the Republic of Belarus: rare and endangered species of wild plants]. 4th ed. Minsk. 448 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Tatarstan (zhivotnye, rasteniya, griby). 2016. [Red Book of the Republic of Tatarstan (animals, plants, fungi)]. 3th ed. Kazan. 760 p. (In Russ.).
- Legendre L. 2000. The genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae): an overview. — *Acta Botanica Gallica*. 147(1): 77–95. <https://doi.org/10.1080/12538078.2000.10515837>
- Latvijas daba. Sugu enciklopēdija. 2022. www.latvijasdaba.lv/info.asp?2
- Lloyd F.E. 1942. The carnivorous plants. Waltham. 352 p.
- Metodicheskie ukazaniya po citologicheskoi i citoembriologicheskoi tekhnike (dlya issledovaniya kulturnykh rastenii). 1981 [Guidelines for cytological and cytoembryological techniques (for the study of cultivated plants)]. Leningrad. 118 p. (In Russ.).
- Molau U. 1993. Reproductive ecology of the three Nordic *Pinguicula* species (Lentibulariaceae). — *Nordic Journal of Botany*. 13(2): 149–157. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1993.tb00025.x>
- Nikiticheva Z.I. 1987. Semeistvo Lentibulariaceae [Family Lentibulariaceae]. — In: Sravnitel'naya embriologiya tsvetkovykh rastenii. Davidiaceae – Asteraceae. Leningrad. P. 283–288 (In Russ.).
- Nikolaeva (Pushkareva) L.A., Koroleva T.M., Titova G.E. 2023. Conditions of growth and seed productivity of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) in Leningrad region. — *Bot. Zhurn.* 108 (7): 670–689 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813623070037>
- Nikolaeva (Pushkareva) L.A. 2023. Peproduktivnaya biologiya nekotorykh vidov roda *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) Severo-Zapada Rossii [Reproductive biology of some species of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) of North-West Region of Russia]: Diss. ... Doct. St. Peterburg. 189 p. (In Russ.).
- Pausheva Z.P. 1980. Praktikum po citologii rastenii [The workshop on plant cytology]. M. 288 c. (In Russ.).
- Pushkareva (Nikolaeva) L.A., Vinogradova G.Yu., Titova G.E. 2018. Reproductive biology of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) in Leningrad region. — *Bot. Zhurn.* 103(12): 1501–1513 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0006813618120013>

- Red book of Krasnodar territory (Plants and Fungi). 2017. 3th ed. Krasnodar. 850 p. (In Russ.).
- Red data book of nature of the Leningrad region. Vol. 2 Plants and Fungi. 2000. St. Petersburg. 672 p. (In Russ. and Engl.).
- Robinsohn I. 1924. Die Farbungsreaction der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blumenuntersuchungenmethode. — Sitzungsber. Akad. Wiss. 133(6): 181–211.
- Shamrov I.I. 2000. Sootnoshenie pylcevykh zyoren i semyazchatkov pri raznykh sistemakh skreshchivaniya [The ratio of pollen grains and ovules in different crossing systems]. — In: Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i koncepcii. Vol. 3. St. Petersburg. P. 119–120. (In Russ. and Engl.)
- Shimai H., Setoguchi H., Roberts D.L., Sun M. 2021. Biogeographical patterns and speciation of the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) inferred by phylogenetic analyses. — PloS one. 16(6): e0252581. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0261600>
- Smidt V.M. 2005. Flora Arxangelskoi oblasti [Flora of the Arkhangelsk region]. St. Petersburg. 346 p. (In Russ.)
- Taylor P. Lentibulariaceae. 1974. In: Flora Malesiana-Series 1, Spermatophyta. 8(1). P. 275–300.
- Warming E. 1886. Om nogle arktiske Væxters Biologi. — Bih. K. Sienska Vet.-Akad. Handl. 12: 1–40.
- Zemskova E.A. 1981. Semejstvo Puzырchatkovye (Lentibulariaceae) [Family Lentibulariaceae]. — In: Zhizn' rasteniy. Vol. 5. P. 2. Tsvetkovye rasteniya. Moscow. P. 460–462 (In Russ.).