

**ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ И НАСЛЕДОВАНИЯ ЧАСТОТ
ЖЕНСКИХ И ГЕРМАФРОДИТНЫХ ФЕНОТИПОВ ГИНОДИЭЦИЧНОГО ВИДА
*DRACOCERPHALUM NUTANS (LAMIACEAE)***

Н.И. Гордеева

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

У гермафродитных и женских особей *D. nutans* L. не обнаружено различий по показателям семенной продуктивности: масса 1000 шт. семян – 0.31 ± 0.006 и 0.32 ± 0.005 г соответственно; реальная семенная продуктивность (число семян на генеративный побег) составляет 144.8 ± 9.11 и 141.0 ± 12.63 шт.; коэффициент семенной продуктивности – 41.1 и 40.9 %; число семян в одном плоде – 1.67 ± 0.06 и 1.66 ± 0.09 шт. Установлено, что в потомстве гермафродитов данной ценопопуляции преобладают гермафродитные фенотипы – 82.4 %; женские и переходные фенотипы составляют 8.4 и 9.2 %. В потомстве женских особей доминируют женские фенотипы – 66.3 %, гермафродиты и переходные фенотипы – 17.5 и 16.2 %. Показана высокая достоверность различия между половыми особями по распределению потомства первого поколения (критерий хи-квадрат 93.14, $p < 0.001$). Рассчитанная частота женского фенотипа в потомстве первого поколения небольшая – 0.259. Результаты исследований позволяют предполагать, что у вида происходят эволюционные процессы становления гинодиэции.

Ключевые слова: *Dracocephalum nutans*, гинодиэция, семенная продуктивность, наследование частот фенотипов.

**REPRODUCTION AND INHERITANCE OF FREQUENCIES
OF FEMALE AND HERMAPHRODITE PHENOTYPES OF THE GYNODIOECIOUS
*DRACOCERPHALUM NUTANS (LAMIACEAE)***

N.I. Gordeeva

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

Not differences were detected in hermaphroditic and female individuals *D. nutans* L. in characteristics of seed productivity: the number of seeds per generative shoot is 144.8 ± 9.11 PCs. and 141.0 ± 12.63 PCs.; coefficient of seed productivity of 41.1 and 40.9 %; weight of 1000 seeds – 0.31 ± 0.006 g and 0.32 ± 0.005 g, respectively, for hermaphrodites and females. In the offspring of hermaphrodites in this population dominated by hermaphrodite individuals – 82.4 %, female – 8.4 %, transitive individuals – 9.2 %. In the offspring of females dominated by female individuals – 66.3 %, hermaphrodites – 17.5 %, transitive individuals – 16.2 %. The high reliability of the difference between hermaphrodites and females by sex distribution in the first generation offspring was established (Chi-square criterion 93.14, $p < 0.001$). The ratio of individuals in the sexual structure of the initial population is 69.8 % hermaphrodite and 30.2 % female phenotypes. The phenotype frequency analysis of the first generation offspring from hermaphrodite and female individuals at all possible crossings showed that the frequency of the female phenotype is 0.259.

Key words: *Dracocephalum nutans*, gynodioecy, seed productivity, inheritance of phenotype frequencies.

ВВЕДЕНИЕ

Среди видов многих семейств покрытосеменных растений часто отмечается гинодиэция – тип полового полиморфизма, при котором в популяции вида одновременно встречаются гермафродитные особи с обоеполюми цветками и женские особи с пестичными цветками (Годин, Демьянова, 2013). До настоящего времени нет полного понимания в отношении эволюционных процессов воз-

никновения и динамики гинодиэции у растений. Теоретически предполагается, что для внедрения и сохранения женских генотипов в популяцию женские особи должны иметь некоторое преимущество и лучшую приспособленность по сравнению с гермафродитами (Dufay, Billard, 2011). Такая разница в приспособленности между половыми особями считается центральным звеном в эволюции

гинодиэзии. У многих гинодиэичных видов преимущество женских особей выражается в их лучшей семенной продуктивности и семенном возобновлении по сравнению с гермафродитами (Shykoff et al., 2003). Кроме того, одной из главных причин, ответственных за возникновение и сохранение гинодиэзии у растений, рассматривают снижение самоопыления и, следовательно, инбредной депрессии в природных популяциях (Charlesworth, 1999). Для выяснения вопросов, связанных с эволюционной динамикой гинодиэзии, особый интерес представляет изучение репродуктивной функции и наследования разных половых фенотипов у гинодиэичных видов из природных местообитаний.

Гинодиэичный вид *Dracocephalum nutans* L. (*Lamiaceae*) (змееголовник поникший) – короткокорневищный травянистый олигокарпик; евразийский, широко распространенный вид; встречается на лесных, остепненных лугах, каменистых склонах; часто растет по залежам возле полей и жилья и на железнодорожных насыпях (Knuth et al., 1904; Демьянова, 1985; Пешкова, 1997; Денисо-

ва, 2007). Кроме гинодиэзии, у вида иногда отмечается гиномоноэзия – формирование пестичных и обоеполюх цветков на одной особи (Гуськова, 1987). Нами установлены достоверные различия между обоеполюми и пестичными типами цветков у гермафродитных и женских особей *D. nutans* по большинству морфометрических показателей (Гордеева, 2017). Выявлено, что в половой структуре изученных четырех ценопопуляций вида доля женских особей невысока и составляет в среднем около 21 % (Там же). Ранее в литературе указывалось, что семенная продуктивность женских особей *D. nutans* может быть выше, чем у гермафродитных (Демьянова, 1990). Для понимания механизмов сохранения определенной половой структуры этого гинодиэичного вида в природных местообитаниях необходимы дополнительные исследования по репродукции растений вида.

Цель работы – исследовать семенную продуктивность и особенности наследования частот женского и гермафродитного фенотипов в ценопопуляции *D. nutans*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследования выбрана ценопопуляция растений *D. nutans* разнотравно-злакового луга на опушке березово-соснового леса окрестности Академгородка Новосибирской области; общее проективное покрытие травостоя – 90 %, проективное покрытие вида – 10 %.

Генеративная сфера *D. nutans* представлена открытым колосовидным тирсом, состоящим из нескольких супротивно расположенных дихазиев, в которых оси более высоких порядков ветвятся по типу монохазия; на генеративном побеге иногда могут формироваться немногочисленные паракладии (Денисова, 2007). Плод *D. nutans* – ценобий, состоящий из четырех односемянных долей – зремов (семян). Для определения семенной продуктивности подсчитывали число цветков и семян в соцветиях генеративных побегов из природной популяции (Вайнагий, 1974). Выборка составляла по одному побегу от 50 гермафродитных и женских особей; модельные побеги отмечали во время

цветения, а затем срезали в фазе плодоношения. Рассчитывали коэффициент семенной продуктивности (K) – отношение показателей реальной семенной продуктивности (РСП – число семян) к потенциальной семенной продуктивности (ПСП – число семязачатков, для видов семейства *Lamiaceae* – число цветков, умноженное на 4). Массу 1000 шт. семян определяли в трехкратной повторности для каждого фенотипа, выборка составляла 30 особей.

Для исследования особенностей наследования фенотипов *D. nutans* на экспериментальном участке ЦСБС весной 2017 г. были высеяны все семена, собранные с модельных побегов 10 гермафродитных и 10 женских особей исследуемой ценопопуляции. В 2017–2018 гг. определяли половое состояние цветущих растений из потомства первого поколения при просмотре не менее 10 цветков у каждой особи. Все данные статистически обработаны (Зайцев, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В природных местообитаниях олигокарпик *D. nutans* характеризуется хорошим семенным размножением, в ценопопуляциях наблюдается большое число проростков и ювенильных особей (Денисова, 2007; Гордеева, 2017). Исследование показало, что зрелые семена *D. nutans* овально-уплощенной формы, шероховатые, буро-коричневого цвета, размером $1.71 \pm 0.012 \times 1.15 \pm 0.008$ мм. Из 4 семязачатков могут развиваться до 4 зрелых, наполненных семян. Масса 1000 шт. семян практиче-

ски не различается у половых форм и составляет 0.31 ± 0.006 и 0.32 ± 0.005 г для гермафродитных и женских особей соответственно. В каждом цветке у разных половых форм образуется одинаковое число семян (в среднем 1.67 ± 0.06 для гермафродитных и 1.66 ± 0.09 шт. для женских растений). Установлено, что генеративные побеги разных половых форм характеризуются одинаковыми значениями потенциальной и реальной семенной продуктивности (табл. 1). Для всех показателей семен-

**Семенная продуктивность модельных побегов гермафродитных и женских особей
*Dracocephalum nutans***

Половая форма особей	Число цветков*, шт.			Число семян (РСП), шт.			К, %
	Min–Max	$M \pm m$	C_v , %	Min–Max	$M \pm m$	C_v , %	
Гермафродитная	44–142	88.0 ± 5.16	30	68–234	144.8 ± 9.11	31	41.1
Женская	34–148	86.3 ± 6.32	33	67–284	141.0 ± 12.6	41	40.9

Примечание. Min–Max – максимальное и минимальное значение; $M \pm m$ – среднее значение и ошибка среднего. К – коэффициент семенной продуктивности; C_v – коэффициент вариации.

* Показатели рассчитаны на один побег.

ной продуктивности отмечается среднее варьирование от 30 до 41 %. Коэффициент семенной продуктивности также не различается у половых форм и составляет 41.1 для гермафродитных и 40.9 % для женских особей. Ранее установлено, что разные половые особи имеют одинаковое число генеративных побегов: 3.1 ± 0.60 и 2.8 ± 0.40 шт. соответственно для гермафродитных и женских форм (Гордеева, 2017). Таким образом, результаты исследования показывают, что гермафродитные и женские особи *D. nutans* практически не различаются по показателям семенной продуктивности. Поэтому мы предполагаем, что встречаемость и сохранение женского фенотипа вида в популяции не связаны напрямую с репродуктивным преимуществом женских особей *D. nutans*.

При исследовании полового полиморфизма *D. nutans* ранее установлено, что, кроме гермафродитных и женских особей, встречаются переходные формы растений, цветки которых отличаются частичной стерильностью андроеца (остаются недоразвитыми от одной до трех тычинок) (Гордеева, 2017). На генеративных побегах переходных форм могут наблюдаться в небольшом числе пестичные цветки, имеющие стерильный андроец. В половой структуре исследуемой ценопопуляции наблюдалось следующее соотношение генеративных особей: гермафродитная форма – 62.5 %, женская форма – 30.2 % и переходная – 7.3 %.

Для выяснения роли полового размножения и наследственных факторов в половой дифференциации *D. nutans* было посеяно 1329 семян от 10 гермафродитных особей и 1129 семян от 10 женских

особей. Фазы цветения достигли 211 (8.6 %) растений потомства первого поколения, из них 131 (9.9 %) от гермафродитных родительских особей и 80 (7.1 %) от женских родительских особей. Распределение по фенотипам потомства первого поколения двух половых форм представлено в табл. 2. У большинства родительских особей (7 женских и 6 гермафродитных) в потомстве первого поколения обнаружены вместе гермафродитные и женские фенотипы. Только две особи произвели в первом поколении ту же половую форму потомства, что и у родительских особей (одна гермафродитная и одна женская особи). Еще две женские родительские особи дали в потомстве женскую и переходную формы; три гермафродитные особи дали гермафродитную и переходную формы.

Распределение фенотипов первого поколения среди потомства двух половых форм *D. nutans* показывает, что в потомстве гермафродитных особей преобладают гермафродитные фенотипы (82.4 %), доля других форм незначительна (8.4 и 9.2 % соответственно женских и переходных фенотипов) (см. табл. 2). В потомстве женских особей значительную долю составляют женские фенотипы (66.3 %), однако участие других форм более заметное (17.5 и 16.2 % соответственно гермафродитных и переходных фенотипов). Сравнение полученных результатов с помощью критерия хи-квадрат показало высокую достоверность различия между гермафродитными и женскими особями вида по распределению потомства первого поколения (критерий хи-квадрат 93.14, число степеней свободы $df = 2$, $p < 0.001$).

Таблица 2

**Распределение фенотипов потомства первого поколения у гермафродитных и женских особей
*Dracocephalum nutans***

Родительские особи	Фенотип потомства первого поколения, шт.			Всего, шт.
	Гермафродитный	Женский	Переходный	
Гермафродитные	108 (82.4 %)	11 (8.4 %)	12 (9.2 %)	131 (100 %)
Женские	14 (17.5 %)	53 (66.3 %)	13 (16.2 %)	80 (100 %)
Сумма	122 (57.8 %)	64 (30.3 %)	25 (11.9 %)	211 (100 %)

Частотный анализ распределения гермафродитных и женских фенотипов исследуемой ценопопуляции *D. nutans* проведен при допущении, что в популяции перекрестное опыление насекомыми обеспечивает свободное скрещивание разных фенотипов (учитывая, что пыльцу продуцируют гермафродитные и переходные особи). Следует отметить, что для растений *D. nutans* нельзя исключать самоопыление, однако, по нашим наблюдениям, в природе растения успешно опыляются насекомыми. Для частотного анализа переходные фенотипы суммировались с гермафродитными, поэтому соотношение особей в исходной ценопопуляции составило 69.8 % гермафродитных и 30.2 % женских фенотипов. Результаты распределения частот фенотипов при всех возможных скрещиваниях показывают следующее:

P	0.698 G	0.302 Fe
F ₁ :	1) 0.698 (G) · 0.916 = 0.639 G (в потомстве G × G)	
	2) 0.698 (G) · 0.084 = 0.059 Fe (в потомстве G × G)	
	3) 0.302 (Fe) · 0.663 = 0.200 Fe (в потомстве Fe × G)	
	4) 0.302 (Fe) · 0.337 = 0.102 G (в потомстве Fe × G)	

$Fe (F_1) = 0.059 + 0.200 = 0.259$; $G (F_1) = 0.639 + 0.102 = 0.741$, где G – гермафродитный, Fe – женский фенотипы; P – родительские особи в исходном соотношении фенотипов G и Fe данной популяции (частоты P определены по установленному выше половому соотношению особей в ценопопуляции); F₁ – потомство первого поколения при условии свободного скрещивания.

Полученная частота Fe = 0.259 (25.9 %) отражает долю женского фенотипа в потомстве первого поколения данной ценопопуляции *D. nutans*. Таким образом, при условии одинаковой семенной продуктивности гермафродитных и женских особей и отсутствии внешних факторов, избирательно влияющих на разные половые формы растений, встречаемость женских особей в ценопопуляции будет не выше, чем в исходной родительской популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования репродуктивной сферы гермафродитных и женских особей *D. nutans* показали, что у разных половых форм не обнаружены достоверные различия по показателям потенциальной и реальной семенной продуктивности; коэффициент семенной продуктивности генеративного побега составляет 41.1 и 40.9 % для гермафродитных и женских особей соответственно. На основании распределения частот фенотипов потомства первого поколения гермафродитных и женских особей выявлена небольшая частота жен-

Ранее при исследовании половой дифференциации *D. nutans* не обнаружено заметных различий между гермафродитными и женскими особями по биоморфологическим признакам генеративных побегов: высоте побега, длине соцветия, числу паракладиев, дихазиев и цветков в соцветии, сухой массе побега (Гордеева, 2017). В результате изучения репродуктивной сферы растений также не выявлено статистических различий по показателям семенной продуктивности генеративных побегов у гермафродитных и женских особей вида (см. табл. 1). В природных местообитаниях вид характеризуется хорошим семенным размножением. Несмотря на это, в половой структуре популяций из разных местообитаний наблюдается сравнительно небольшая доля женских особей, которая составляет в среднем около 21 % от общего числа генеративных растений – от 14.4 до 30.2 % из четырех местообитаний (Гордеева, 2017). Исходя из результатов анализа частотного распределения фенотипов (частота женского фенотипа равна 0.259), можно предположить, что небольшая доля женских особей в природных популяциях обусловлена преимущественно особенностями наследования половых фенотипов *D. nutans*. В литературе указывалось на более высокую семенную продуктивность женских особей *D. nutans* по сравнению с гермафродитными (Демьянова, 1990). Возможно, что при определенных внешних условиях у женских особей вида может проявляться репродуктивное преимущество, которое будет влиять на закрепление и сохранение женских фенотипов в ценопопуляциях. Сравнительно невысокая встречаемость женских особей, а также наличие переходных особей с частичной андростерильностью и гиномоноэцией говорят о том, что у вида происходят эволюционные процессы становления гинодиэзии, которые в первую очередь способствуют предотвращению инбредной депрессии в популяциях вида.

ского фенотипа 0.259 (25.9 %) в данной ценопопуляции. Таким образом, можно предположить, что небольшая доля женских особей в природных популяциях связана преимущественно с особенностями наследования разных половых фенотипов *D. nutans*. Сравнительно невысокая встречаемость женских особей в природных популяциях и наличие переходных особей с частичной андростерильностью позволяют сделать вывод, что у *D. nutans* происходят эволюционные процессы становления гинодиэзии.

ЛИТЕРАТУРА

- Вайнагий И.В.** О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 825–831.
- Годин В.Н., Демьянова Е.И.** О распространении гинодиэзии у цветковых растений // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
- Гордеева Н.И.** Особенности половой дифференциации *Dracocephalum nutans* L. (*Lamiaceae*) // Раст. ресурсы. 2017. Т. 53, вып. 3. С. 372–379.
- Гуськова И.Н.** Гинодиэзия видов семейства Яснотковые в Сибири // Проблемы размножения цветковых: тез. докл. совещ. по цветению, опылению и семенной продуктивности растений. Пермь, 1987. С. 80.
- Демьянова Е.И.** Распространение гинодиэзии у цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
- Демьянова Е.И.** Половой полиморфизм цветковых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Е.И. Демьянова. М., 1990. 36 с.
- Денисова Г.Р.** Онтогенетическая структура ценопопуляций *Dracocephalum nutans* L. (*Lamiaceae*) в Сибири // Раст. ресурсы. 2007. Т. 43, вып. 3. С. 25–34.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г.Н. Зайцев. М., 1984. 424 с.
- Пешкова Г.А.** Род *Dracocephalum* L. – Змееголовник // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 170–185.
- Charlesworth D.** Theories of the evolution of dioecy // Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin; Heidelberg, 1999. P. 33–60.
- Dufay M., Billard E.** How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species // Ann. Bot. 2011. V. 109, No. 3. P. 505–519.
- Knuth P.** Handbuch der Blütenbiologie III. Bisher in Aussereuropaischen gebieten gemachten blütenbiologischen beobachtungen; 2. Teil: Clethraceae bis Compositae / P. Knuth, O. Appel, E. Loew. Leipzig, 1904. 598 p.
- Shykoff J.A., Kolokotronis S.O., Collin C.L., López-Villavicencio M.** Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis // Oecologia. 2003. V. 135, No. 1. P. 1–9.

Поступила в редакцию 26.02.2019 г.,
после доработки – 12.03.2019 г.,
принята к публикации 14.05.2019 г.