

**АНТЭКОЛОГИЯ *VERONICA SERPYLLIFOLIA* SUBSP.
SERPYLLIFOLIA (PLANTAGINACEAE) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

В.Н. Годин

Московский педагогический государственный университет,
119435, Москва, ул. Малая Пироговская, 1, стр. 1, e-mail: godinvn@yandex.ru

Veronica serpyllifolia ssp. *serpyllifolia* относится к растениям с дневным ритмом цветения и облигатной автогамией, которая сохранила некоторые черты энтомофильного характера в строении цветка. Контактной автогамии благоприятствуют адихогамия и самосовместимость.

Ключевые слова: *Veronica serpyllifolia*, экология цветения, экология опыления, Московская область.

**ANTHECOLOGY OF *VERONICA SERPYLLIFOLIA* SUBSP.
SERPYLLIFOLIA (PLANTAGINACEAE) IN MOSCOW REGION**

V.N. Godin

Moscow State Pedagogical University,
119435, Moscow, Malaya Pirogovskaya str., 1, bldg. 1, e-mail: godinvn@yandex.ru

Veronica serpyllifolia ssp. *serpyllifolia* is a plant with a daily rhythm of flowering and obligate autogamy, which retained some of the features entomophilous character in the structure of the flowers. Adichogamy and self-compatibility provide the contact autogamy.

Key words: *Veronica serpyllifolia*, flowering ecology, pollination ecology, Moscow region.

ВВЕДЕНИЕ

В 1859 г. Ч. Дарвин акцентировал внимание биологов на изучении поведения близкородственных форм – разновидностей одного вида или видов одного рода, которые, обладая сходной морфологией и средой обитания, обычно вступают в серьезную конкуренцию друг с другом. Однако он предполагал, что, когда такие близкородственные формы обитают в непосредственной близости друг от друга, то они могут встречаться в одних сообществах или играть роль в регулировании популяционной структуры друг друга, их экологические особенности будут очень сильно различаться. В дальнейшем рядом исследователей была доказана правильность этих предположений (Harper, Chancellor, 1959; Harper, McNaughton, 1962; Harper, Clatworthy, 1963; и др.).

Ранее нами была исследована экология цветения и опыления *Veronica chamaedrys* L. в Московской области (Годин, 2016). Показано, что этот вид обладает энтомофильным опылением, утренним ритмом раскрытия цветков и посещается широким кругом насекомых (40 видов из трех отрядов). Довольно часто с *V. chamaedrys* соседствует другой вид данного рода – *Veronica serpyllifolia* ssp. *serpyllifolia*. Оба вида имеют как черты сходства, так и различия по ряду биологических особенностей.

A priori сходство заключается в близкой жизненной форме (длиннокорневищные поликарпические травы), произрастании в одних или сходных фитоценозах (часто антропогенно нарушенных), одновременно семенном и вегетативном поддержании популяций и т. д. Различия проявляются в разной окраске и размере цветков (более крупные и интенсивно синие у *V. chamaedrys*), строении синфлоресценций (терминальная кисть у *V. serpyllifolia* и 1–4(8) пазушные кисти у *V. chamaedrys*).

V. serpyllifolia ssp. *serpyllifolia* (далее – *V. serpyllifolia*) в настоящее время относится к сем. *Plantaginaceae* (APG, 2003) – зимлетнезеленый длиннокорневищный вегетативно-подвижный малолетник с эпигеогенными корневищами, протогемикриптофит (Савиных, 2006). Ареал вида охватывает Западную Европу (за исключением Крита и Балеарских о-вов), европейскую часть России, горные районы Кавказа, Среднюю Азию, Сибирь (на восток до южного побережья оз. Байкал), Приморский край, Сахалин, Турцию, юг Канады и восточные штаты США (Еленевский, 1978). Это преимущественно лесное и луговое растение. Встречается на выгонах, на влажных и болотистых лугах, в негустых лесах, в горных лесных и лесостепных районах, на травянистых склонах, изредка в

степи (Борисова, 1955). В Московской области этот вид вероники произрастает на лугах среди густого травостоя, в березняках, вдоль лесных дорог в еловых лесах, вдоль дорог под кронами лиственных деревьев, как сорное на полях и огородах.

О цветении и опылении *V. serpyllifolia* известно немного. По данным Р. Knuth (1899), цветки ее адихогамны или иногда протогиничны, тогда как

С. Warnstorf (1896) считал их протандричными. Заметные для насекомых цветки этого вида, вероятно, должны посещаться ими, однако Н. Müller (1883) приводит только один вид мух (*Calliphora erythrocephala* Mg.), которая посещала цветки *V. serpyllifolia* в домашних условиях. Поэтому цель настоящей работы – анализ антропоэкологических особенностей *V. serpyllifolia* в связи с переходом от энтомофилии к автофилии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения за цветением и опылением *V. serpyllifolia* проводились в конце весны–начале лета с 2011 по 2016 г. в Московской области.

Изучение антропоэкологических особенностей проводили по общепринятой методике согласно плану, предложенному А.Н. Пономарёвым (1960). При наблюдении за суточным ритмом раскрытия цветков необходимо было выяснить приуроченность цветения к определенному времени суток. Подсчет раскрывшихся цветков осуществляли на нескольких (5–10) экземплярах за определенные промежутки времени (1 ч). Венчик раскрывшихся цветков помечали особой отметкой во избежание повторного подсчета. Одновременно на уровне цветущих частей растений измеряли температуру и относительную влажность воздуха с помощью аспирационного психрометра Ассмана, освещенность – люксметром. Данные наблюдений сведены в графики.

При изучении цветения отдельного цветка обращали внимание на его морфологию, т. е. на форму околоцветника, рыльца, тычинок, на их взаимное пространственное расположение в разные фазы цветения. Устанавливали сроки наступления и длительность тычиночной и пестичной фазы, характер вскрывания пыльников и характер пыления. Степень зрелости рыльцевой поверхности определяли как визуально, по морфологическим признакам, так и с помощью метода I. Robinson (1924), которая заключается в том, что вос-

принимающая поверхность зрелых рылец при нанесении на нее слабого раствора перманганата калия окрашивается в коричневый или бурый цвет, незрелые рыльца не окрашиваются. Фертильность пыльцы определяли окраской ацетокармином и по методу М.Р. Alexander (1969). Отмечали черты, способствующие тому или иному способу опыления. Проводили визуальные наблюдения, а также ставили опыты по изоляции цветков и соцветий для выявления форм опыления. Для определения возможности автофилии 30–35 цветков в стадии рыхлого бутона изолировали пергаментными пакетиками. Эффективность исследуемых форм опыления изучали путем учета потенциальной (число семязачатков на цветок) и реальной (число семян на плод) семенной продуктивности и коэффициента семенификации (число семязачатков, развившихся в семена) при свободном цветении и при изоляции растений согласно общепринятым методикам (Вайнагий, 1974). За элементарную единицу семенной продуктивности принят цветок. В дальнейшем полученные результаты по семенной продуктивности в расчете на цветок переводили на особь. В качестве счетной единицы использован парциальный побег, поскольку для *V. serpyllifolia* характерно вегетативное размножение, и в генеративном периоде особь представлена куртиной или клоном, состоящими из парциальных побегов (Савиных, 2006). Попутно проводили наблюдения за посещением цветков насекомыми.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология цветков. Цветки *V. serpyllifolia* неправильные, собраны в терминальные кисти. Чашечка глубоко раздельная с четырьмя продолговато-яйцевидными равными, с тупой верхушкой долями. Венчик 3–4 мм диаметром, с очень короткой малозаметной трубкой с четырьмя жилками, колесовидный, белый, голубой или беловатый с розовыми жилками, несколько длиннее чашечки. Отгиб венчика с тремя почти равными, с тупой верхушкой, округлыми лопастями и одной яйцевидной, более мелкой лопастью с тупой верхушкой. В трубке венчика обнаруживается нектар в виде крошечной капли. Две тычинки почти равны венчику, изо-

гнутые, сросшиеся основанием с трубкой венчика, направлены косо вверх. Гнезда пыльников округлые, раскрываются двумя продольными щелями. Столбик длинный с маленьким головчатым рыльцем. Коробочки обратносердцевидные, 3,5–4,0 мм длиной и 2,0–4,0 мм шириной. У основания округлые, на верхушке с неглубокой тупой выемкой, железисто-реснитчатые. Столбик от 1/2 до 3/4 длины всей коробочки. Семена плоские, щитовидные, овальной формы, около 1 мм длиной. Многочисленные, от 44 до 68 в коробочке. Семена 0,7 × 0,5 мм, желто-коричневые, несильно уплощенные, в очертании и поперечном сечении эллиптические.

Об энтомофильной организации цветков свидетельствует ряд их особенностей – размер и окраска венчика, компактные соцветия, указатели нектара и его наличие, хотя и в очень небольшом количестве. У *V. serpyllifolia* мелкие цветки собраны в компактные кисти, характеризуются окраской лепестков, хорошо заметной для насекомых. Преобладает белая или бело-розовая окраска венчика. Многочисленные исследования (Daumer, 1956; Kugler, 1970; Kevan, Baker, 1983) показали, что цветки с такой окраской должны восприниматься зрением насекомых. Следовательно, *V. serpyllifolia* имеют хорошо выраженные признаки энтомофильной организации. Тем не менее энтомофилия у данного вида утрачена.

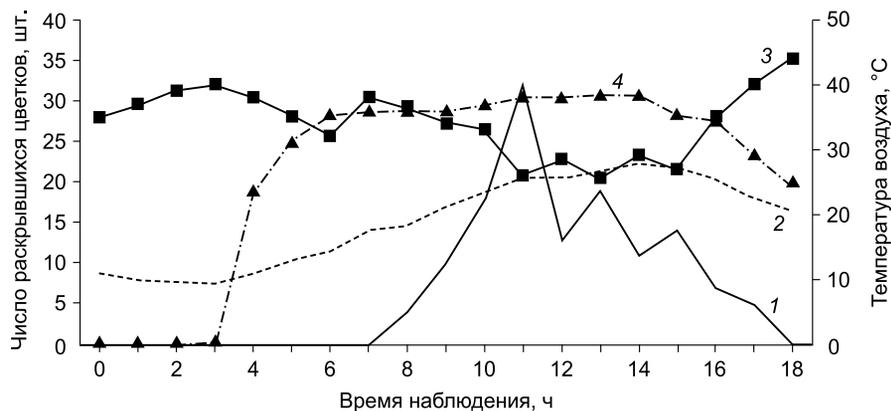
Экология цветения. Раскрывание цветков *V. serpyllifolia* начинается в 7 часов утра при температуре 17–18 °С и относительной влажности воздуха 75–95 % (см. рисунок). Число раскрывшихся цветков достигает максимума в предполуденные и полуденные часы, когда температура воздуха составляет 21–24 °С, относительная влажность 54–80 %. С 14 часов число раскрывшихся цветков резко снижается (температура воздуха 25–26 °С, а относительная влажность – 54–58 %), раскрываются лишь единичные, а в 18–20 часов раскрывание прекращается полностью.

Исходя из вышесказанного, следует, что раскрывание цветков *V. serpyllifolia* происходит в широком диапазоне температур и относительной влажности воздуха в наиболее светлое время суток, начиная с появления первых солнечных лучей и прекращая с приближением заката. Такой характер распускания цветков свойствен энтомофильным растениям.

Цветки *V. serpyllifolia* адихогамны (одновременное вскрывание пыльников и созревание рылец для восприятия пыльцы). Продолжительность жизни отдельного цветка составляет 10–12 часов.

С раскрыванием венчика вскрываются голубоватые пыльники. Щели вскрывшихся пыльников обращены вниз, в сторону рыльца. Пыльца сыпучая. Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые, почти шаровидные. В очертании с полюса трехлопастные, с экватора широкоэллиптические. Полярная ось пыльцевых зерен варьирует от 25.3 до 31.7 мкм, экваториальный диаметр – от 25.5 до 27.9 мкм. Фертильность пыльцы высокая – от 95.2 до 98.7 %.

Экология опыления. Насекомые в цветках *V. serpyllifolia* нами не наблюдались. Основным способом опыления *V. serpyllifolia* является контактная автофилия, которая происходит следующим образом. Венчики раскрывшихся утром цветков к вечеру осыпаются, соскальзывая по пестику с еще свежим рыльцем. При этом венчик поворачивается на 180° вследствие того, что верхняя часть его с широким лепестком оказывается более тяжелой. В результате прикрепленные к венчику тычинки, совершив полукруговое движение, касаются пыльниками неподвижного и еще свежего рыльца. Если же пыльники не заденут рыльца, то на него попадает пыльца, высыпавшаяся на лепестки и столбик и удержанная волосками у входа в узкую трубку венчика. Возможна контактная автофилия и при раскрывании цветка: липкое рыльце удерживает еще не вскрывшийся пыльник, который впоследствии высыпает на него свою пыльцу. Однако такое опыление наблюдалось достаточно редко (1–2 цветка на 100 просмотренных). Также возможно осуществление автофилии и во время цветения цветка: пыльники могут располагаться настолько близко от рылец, что пыльца может непосредственно попадать на рыльца. Следовательно, опыление *V. serpyllifolia* нельзя связывать с деятельностью насекомых ввиду их отсутствия на цветках данного вида. Автогамии способствуют отсутствие дихогамии и наличие системы самосовместимости у *V. serpyllifolia* (по данным



Суточная динамика раскрывания цветков *Veronica serpyllifolia* ssp. *serpyllifolia*:

1 – число раскрывшихся цветков, 2 – температура воздуха, 3 – относительная влажность воздуха, 4 – освещенность. 5 °С соответствует 10 % влажности и 2500 люкс.

Особенности образования плодов у *Veronica serpyllifolia* ssp. *serpyllifolia*

Вариант	Число изученных цветков, шт.	Число завязавшихся плодов, шт.	Завязываемость плодов*, %
Искусственное опыление пыльцой в пределах цветка	33	30	91.5
Искусственное опыление пыльцой с других растений	30	28	93.3
Удаление тычинок и изоляция цветков	30	0	0
Изоляция цветков	35	30	85.7
Свободное опыление	34	32	94.1

* Число цветков, развившихся в плоды.

Таблица 2

Семенная продуктивность *Veronica serpyllifolia* ssp. *serpyllifolia*

Признак	Год исследования			
	2013	2014	2015	2016
Число семязачатков в цветке, шт.	58.4 ± 0.2	58.5 ± 0.2	59.0 ± 0.3	58.7 ± 0.2
Число семян в плоде, шт.	52.9 ± 0.4	53.5 ± 0.4	54.3 ± 0.5	53.7 ± 0.4
Семенификация плода, %	90.5	91.5	92.0	91.5
Число цветков на кисть, шт.	20.1 ± 1.2	21.4 ± 1.3	20.8 ± 1.2	19.1 ± 1.4
Число плодов на кисть, шт.	18.3 ± 4.3	19.4 ± 4.1	18.5 ± 3.9	17.4 ± 4.4
Число семян на особь*, шт.	967.7 ± 10.2	1040.1 ± 10.6	1003.7 ± 11.3	936.6 ± 10.5
Завязываемость плодов в расчете на особь*, %	91.1	90.8	88.9	91.3

* В данном случае речь идет о парциальном побеге как счетной единице.

Boutin, Harper, 1991 и нашим исследованиям). Дневной тип раскрытия цветков – еще одно свидетельство имевшейся некогда энтомофилии.

Контактная автофилия у *V. serpyllifolia* способствует хорошему завязыванию семян и плодов (табл. 1, 2). Изучение особенностей завязывания плодов показало наличие системы самосовместимости (искусственное опыление собственной пыльцой цветка) и отсутствие автономного апомиксиса (кастрация и изоляция цветков). Эффективность опыления (завязывание плодов) высока (см. табл. 1). При свободном опылении завязалось 91.5 % цветков (см. табл. 1). Более низкую завязываемость плодов при изоляции (85.7 %) можно объяснить тем, что изолятор защищает цветки от колебаний воздуха, легких дуновений ветерка, необходимых для того, чтобы помочь венчику в его движении вниз. У изолированных соцветий значительная часть венчиков подсохла на месте.

Проведенное изучение экологии цветения и опыления в Московской области показало, что *V. serpyllifolia* – облигатно автогамный самосовместимый вид. По сравнению с *V. chamaedrys* у *V. serpyllifolia* наблюдаются уменьшение размеров венчика, дневной ритм раскрытия цветка, отсутствие белого пятна в зеве венчика и никтинастических движений частей цветка, защищающих генеративные органы от попадания капель росы или дождя. Для *V. serpyllifolia* характерно наличие синдрома признаков автогамности: одновременное созревание мужских и женских генеративных структур (адихогамия), наличие системы самосовместимости и благоприятных условий для осуществления контактной автофилии (при соскальзывании венчика при отцветании цветка).

При исследовании не выявлены возможности апомиктического завязывания семян у *V. serpyllifolia*, что, по всей вероятности, не встречается и у других представителей данного рода (Беридзе, 1972) и семейства в целом (Хохлов и др., 1978). Следовательно, можно с большой долей уверенности говорить, что семена у *V. serpyllifolia* завязываются, скорее всего, за счет автофильного опыления, которое обеспечивается набором приспособлений как в строении цветка, так и в характере его биологии.

цветков), но полностью утратили энтомофильное опыление. Для этого вида характерно адихогамное развитие генеративных структур, система самосовместимости, отсутствие данных о наличии автономного апомиктического развития семян, высокая

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Цветки *V. serpyllifolia* сохранили черты энтомофильного облика (заметные для насекомых размер и окраска венчика, компактные соцветия, указатели нектара и его наличие, хотя и в очень небольшом количестве, дневной ритм раскрытия

цветков), но полностью утратили энтомофильное опыление. Для этого вида характерно адихогамное развитие генеративных структур, система самосовместимости, отсутствие данных о наличии автономного апомиктического развития семян, высокая

степень фертильности пыльцы, наличие контактной автофилии, что все в совокупности обуслов-

ливает успешное завязывание семян в результате облигатной автогамии.

ЛИТЕРАТУРА

- Беридзе Р.К.** К изучению мейоза и микроспорогенеза у *Veronica gentianoides* Vahl s. l. // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 12. С. 1516–1524.
- Борисова А.Г.** Вероника – *Veronica* L. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 329–500.
- Вайнагий И.В.** О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Годин В.Н.** Антэкологические особенности *Veronica chamaedrys* L. (*Scrophulariaceae*) в Московской области // Бот. журн. 2016. Т. 101, № 5. С. 476–489.
- Еленевский А.Г.** Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран. М., 1978. 259 с.
- Пономарёв А.Н.** Изучение цветения и опыления // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. С. 9–19.
- Савиных Н.П.** Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г.** Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.
- Alexander M.P.** Differential staining of aborted and non-aborted pollen // Stain Technology. 1969. V. 44. P. 117–122.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group).** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. V. 141, No. 4. P. 399–436.
- Boutin C., Harper J.L.** A comparative study of the population dynamics of five species of *Veronica* in natural habitats // J. Ecol. 1991. V. 79, No. 1. P. 199–221.
- Daumer K.** Reizmetrisch Untersuchungen des Farbsehens der Bienen // Zeitschrift für vergleichende Physiologie. 1956. V. 38, No. 5. P. 413–478.
- Harper J.L., Chancellor A.P.** The comparative biology of closely related species living in the same area. IV. *Rumex* interference between individuals in populations of one or two species // J. Ecology. 1959. V. 47, No. 3. P. 679–695.
- Harper J.L., Clatworthy J.N.** The comparative biology of closely related species living in the same area. VI. Analysis of the growth of *Trifolium repens* and *T. fragiferum* in pure and mixed populations // J. Exp. Bot. 1963. V. 14, No. 1. P. 172–190.
- Harper J.L., McNaughton I.H.** The comparative biology of closely related species living in the same area VII Interference between individuals in pure and mixed populations of *Papaver* species // New Phytol. 1962. V. 61, No. 2. P. 175–188.
- Kevan P.G., Baker H.G.** Insects as flower visitors and pollinators // Ann. Rev. Entomology. 1983. V. 28. P. 407–453.
- Knuth P.** Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1899. Bd. II, T. 2. 705 S.
- Kugler H.** Blütenökologie. Jena, 1970. 345 S.
- Müller H.** The fertilisation of flowers. London, 1883. 669 p.
- Robinson I.** Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode // Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. 1924. Bd. 133. S. 181–211.
- Warnstorf C.** Blütenbiologische Beobachtungen aus der Ruppiner Flora im Jahre 1895 // Verhandlungen des Botanischen Vereins für die Provinz Brandenburg. 1896. Bd. 38. S. 15–63.