

**ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ
PRUNELLA VULGARIS (LAMIACEAE) В СВЯЗИ С ГИНОДИЭЦИЕЙ**

В.Н. Годин, Н.Г. Куранова, Е.О. Сергеева

*Московский педагогический государственный университет,
126164, Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 3, e-mail: vn.godin@mpgu.su*

Изучена структура синфлоресценций, а также особенности цветения общего и частного соцветий, обоеполых и пестичных цветков у гинодиэцичного вида *Prunella vulgaris* L. (сем. *Lamiaceae*). Наблюдения проведены в 2016–2019 гг. по общепринятым методикам в Московской области. Показано, что флоральная единица *P. vulgaris* – открытый брактеозный тирс. Синфлоресценция у данного вида может быть представлена одиночным терминальным тирсом, закрытой кистью или метелкой из таких тирсов. Выявлено, что обоеполые цветки *P. vulgaris* адихогамны (андроцей и гинецей в цветках созревают одновременно). Установлено, что продолжительность жизни обоеполых цветков составляет 2–4 дня, а пестичных – 4–6 дней. Для *P. vulgaris* характерны утренний ритм раскрытия обоеполых и пестичных цветков и цветение цветков во флоральных единицах в акропетальной последовательности. В закрытой кисти или метелке из тирсов цветки зацветают в базипетальном порядке: сначала терминальный тирс, затем ниже расположенные тирсы на побегах II и III порядков.

Ключевые слова: *Prunella vulgaris*, гинодиэция, цветение, синфлоресценция.

**FLORAL BIOLOGY
OF GYNODIOECIOUS *PRUNELLA VULGARIS* (LAMIACEAE)**

V.N. Godin, N.G. Kuranova, E.O. Sergeeva

*Moscow Pedagogical State University,
126164, Moscow, Kibalchicha str., 6, bldg. 3, e-mail: vn.godin@mpgu.su*

The structure of synflorescences, the flowering of the main-florescences, co-florescences and partial florescences, as well as the perfect and pistillate flowers of *Prunella vulgaris* L. (*Lamiaceae*) have been studied. Observations were carried out in 2016–2019 according to generally accepted methods in the Moscow region. It has been shown that the floral unit of *P. vulgaris* is an open bracteose thyrus, which may be apical and unique. There are three types of synflorescences in *P. vulgaris*: a single terminal thyrus, a closed raceme or panicle of such thyrsi. It was revealed that the bisexual flowers of *P. vulgaris* are adichogamous (androecium and gynoecium in flowers mature at the same time). It has been established that the lifetime of bisexual flowers is 2–4 days, and one of pistillate flowers is 4–6 days. *P. vulgaris* is characterized by the morning rhythm of the opening of bisexual and pistillate flowers. It has been shown that the opening of flowers in the floral units of *P. vulgaris* occurs in the acropetal sequence. Blooming of the floral units of the paraclades in the synflorescence occurs in the basipetal order.

Key words: *Prunella vulgaris*, gynodioecy, blooming, synflorescence.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение биологии цветения и опыления, выявление механизмов цветения цветка и соцветия, а также способов и характера опыления составляют круг антропоэкологических особенностей, познание которых необходимо для установления взаимоотношений этих процессов с окружающей средой (Пономарев, 1960). С одной стороны, последовательность цветения цветков у особи как признак редко используется при описании соцветий, однако такая информация необходима для вскрытия закономерностей морфогенеза и эволюции соцветий (Кузнецова, 1991, 2017). С другой стороны, по-

рядок раскрытия цветков в соцветии или синфлоресценции имеет и практическое значение для выяснения возможности гейтоногамии, а также при решении ряда вопросов селекции и семеноводства.

В качестве объекта наших исследований выбрана черноголовка обыкновенная (*Prunella vulgaris* L.) из семейства *Lamiaceae*. *P. vulgaris* – многолетний травянистый длиннокорневищный или кистекорневой поликарпик с эпигеогенным корневищем, мезофит (Абрамова, 1996). Вид имеет бореальный голарктический ареал, выступает как

ассектатор в различных растительных сообществах: в травостое настоящих суходольных и лесных лугов в сосновых, елово-сосновых, березовых лесах. В европейской части своего ареала входит в состав таких классов ассоциаций, как **Festuco-Brometea**, **Molinio-Arrhenatheretea**, **Agrostietea stoloniferae**, **Polygono arenastri-Poetea annuae** (Клеопов, 1990).

Впервые гинодиэцию у *P. vulgaris* выявил Н. Muller (1883), который показал, что у этого вида встречаются две формы цветков на разных особях: крупноцветковые гермафродитные и мелкоцветковые пестичные. Гинодиэция широко распространена в семействе *Lamiaceae*, которое по числу видов с женской двудомностью занимает второе место среди цветковых растений (Демьянова, 1985; Годин, 2011, 2013, 2019). В литературе имеются отрывочные и противоречивые сведения по эколо-

гии цветения *P. vulgaris*. По данным P. Knuth (1899), на юге Германии цветки *P. vulgaris* адихогамны (андроцей и гинецей созревают одновременно), а согласно A. Schulz (1890), в этих же условиях – слабо или строго протандричны. Изучение биологии цветения *P. vulgaris* на субальпийских лугах Гималаев (Кашмир) показало (Aluri, 1995), что цветки этого вида слабо протандричны. D.Q. Wan et al. (2013) определили, что в горах Китая продолжительность жизни отдельного цветка у *P. vulgaris* составляет 1–2 дня, а цветение всего соцветия – 7–14 дней. К большому сожалению, перечисленные авторы или не указывают половой тип цветка в своих исследованиях, или говорят только об обоеполых цветках, оставляя без внимания пестичные цветки. Фрагментарность сведений по биологии цветения *P. vulgaris* как гинодиэцичного вида и определила цель нашей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Биологию цветения *P. vulgaris* изучали в естественных условиях Московской области (окр. пос. Павловская Слобода, Истринский р-н, разнотравно-злаковый луг) с 2016 по 2019 г. по плану антэкологических исследований, предложенных А.Н. Пономаревым (1960). Для выявления специфики цветения обоеполых и пестичных цветков проводили анализ цветков с учетом ряда их особенностей: форма и окраска околоцветника, изменение этих признаков в течение жизни цветка, взаимное расположение андроцея и гинецея относительно друг друга, движение тычинок и рылец в процессе развития и функционирования цветка, время созревания рылец и пыльников. Подробно изучен морфогенез цветка, начиная от плотного бутона до увядания околоцветника и генеративных структур. Начало и окончание тычиночной фазы определяли визуально на 20 цветках (ежегодно, в течение четырех лет) на 10 разных обоеполых особях. Началом тычиночной фазы считали момент растрескивания пыльников у тычинок. Окончание фиксировали по времени опустошения пыльников. Степень зрелости рылец выявляли ви-

зуально по морфологическим признакам и с помощью метода Робинсона: воспринимающая поверхность зрелых рылец при нанесении на нее слабого раствора перманганата калия окрашивается в коричневый или бурый цвет, незрелые рыльца перманганатом калия не окрашиваются (Robinson, 1924). Для изучения суточной ритмики цветения на растениях удаляли все раскрывшиеся цветки. Каждый час подсчитывали число вновь зацветших цветков. Во избежание ошибки при подсчете вновь раскрывшиеся цветки удаляли. Число функционирующих цветков по часам выражали в процентах от общего числа цветков, зацветших за сутки. Одновременно с регистрацией числа раскрывшихся цветков измеряли температуру, относительную влажность воздуха и освещенность на уровне соцветий с помощью термометра, аспирационного психрометра и люксметра. Результаты наблюдений представлены в виде графиков суточного хода цветения. Отмечали кратность раскрытия цветков и продолжительность жизни раскрывшегося цветка при различных погодных условиях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Нами изучены некоторые антэкологические особенности *P. vulgaris*, которые включали выявление характера и последовательности раскрытия цветков в синфлоресценции, функционирование обоеполых и пестичных цветков в процессе цветения.

Структура синфлоресценций *P. vulgaris*. Как показал W. Troll (1964), представители семейства *Lamiaceae* характеризуются полителическим (открытым) типом флоральной единицы. Главная ось синфлоресценции и все ее боковые ответвления (паракладии) заканчиваются группировкой цвето-

носных осей определенного строения – флоральной единицей, которая является основной структурной единицей соцветия. Флоральная единица *P. vulgaris* как у обоеполых, так и у женских особей составная, выражена открытым брактеозным тирсом (Кузнецова, 1991). Апикальная меристема главной оси тирса после прекращения функционирования превращается в паренхиму, поэтому тирс заканчивается рудиментом верхушки. Составные единицы тирса у обоеполых и женских особей представлены цимоидами – цветоносными системами, состоящими из терминального цветка

1 или 2 симподиально нарастающих боковых ветвей (Troll, 1964). Цимойд у *P. vulgaris* – дихазий, который включает три цветка: один терминальный цветок и два цветка на двух боковых ветвях.

В изученных нами естественных условиях Московской области (окр. пос. Павловская Слобода, Истринский р-н, разнотравно-злаковый луг) встречаются два наиболее частых варианта синфлоресценции у *P. vulgaris* – одиночный верхушечный открытый брактеозный тирс (паракладии отсутствуют) и закрытая кисть из тирсов (формируются немногочисленные и неразветвленные паракладии). Во втором случае между верхушечным брактеозным тирсом и паракладиями имеется одна пара листьев, в пазухах которых не развиваются боковые цветоносные оси (рис. 1). Различий в особенностях структуры флоральной единицы или синфлоресценции в целом у особей разных поло-

вых форм *P. vulgaris* нами не выявлено. Довольно редко в составе этого же фитоценоза у мощно развитых особей *P. vulgaris* возможно формирование еще более разветвленных вариантов синфлоресценций, когда паракладии I порядка в свою очередь образуют паракладии II порядка. В таких случаях синфлоресценция *P. vulgaris* представлена метелкой из тирсов. При такой более разветвленной форме синфлоресценции даже в пазухах листьев, расположенных ниже терминального тирса, будут развиваться паракладии с брактеозными тирсами. Следовательно, зона обогащения синфлоресценций *P. vulgaris* обычно включает три верхних узла, где формируются паракладии.

Брактеозный тирс *P. vulgaris* за счет укороченных междоузлий главной оси тирса и осей цимойдов довольно плотный, имеет колосовидную форму. С точки зрения антропоэкологических особен-

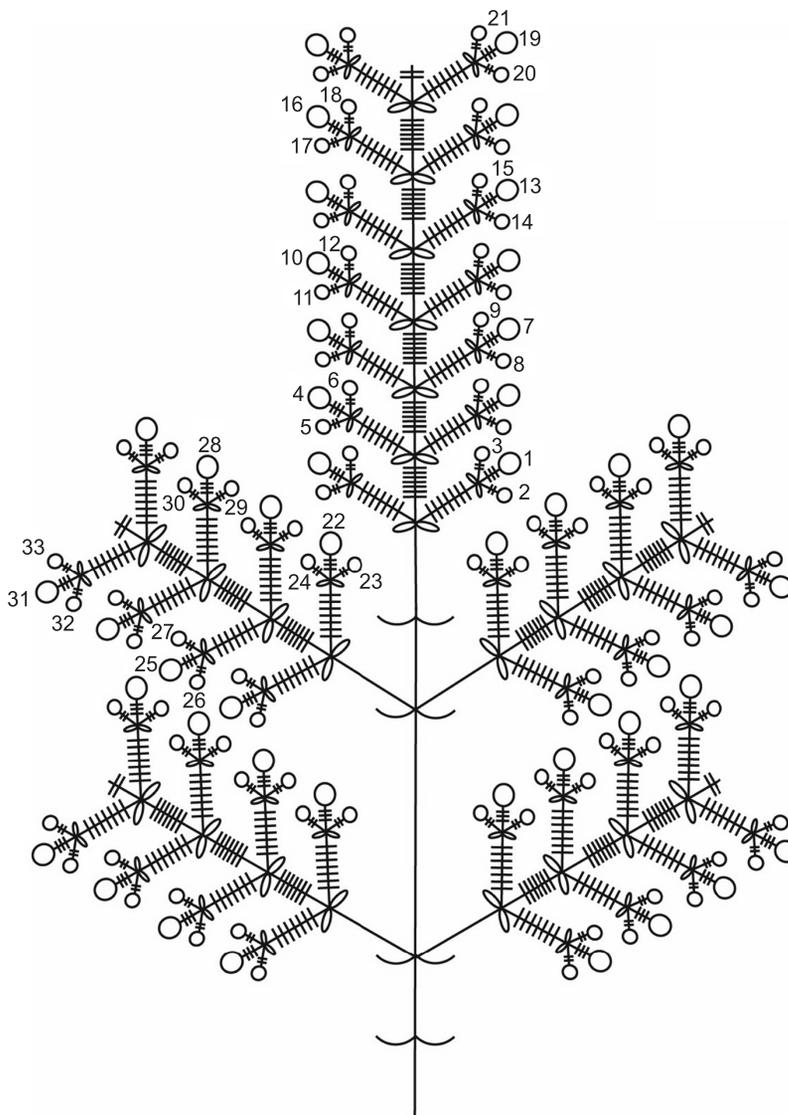


Рис. 1. Схема синфлоресценции (закрытая кисть из тирсов) *Prunella vulgaris*: 1–33 – порядковые номера цветков в дихазиях флоральных единиц.

ностей такое преобразование в эволюции адаптивно, поскольку при этом возрастает привлекательность соцветия для опылителей.

Цветение обоеполых и пестичных цветков *P. vulgaris*. Согласно нашим исследованиям, обоеполые цветки данного вида адихогамны или очень слабо протандричны. Уже в рыхлом бутоне наблюдается растрескивание пыльников и высыпание многочисленных пыльцевых зерен, рыльца в это время имеют якоревидную форму, когда его лопасти находятся относительно друг друга под углом примерно 180°. При раскрытии цветка лопасти рыльца расположены на уровне пыльников верхней пары тычинок и обильно покрыты пыльцой. Примерно через 1–2 часа после раскрытия цветка пыльники уже пустые, полностью лишены пыльцы.

В своем развитии рыльца обоеполых цветков проходят три последовательные стадии, происходящие еще до раскрытия цветка: 1) рыльце игольчатой формы, обе его лопасти плотно прижаты друг к другу своей будущей воспринимающей поверхностью; 2) рыльце с вильчато разошедшимися лопастями, которые образуют друг с другом острый угол; 3) лопасти рыльца якоревидно изогнуты (такие рыльца встречаются уже в рыхлых бутонах).

После полного раскрытия цветка столбик и рыльце продолжают свой рост. Лопастями рыльца проходят между вскрытыми пыльниками верхней пары тычинок, достигают пыльников нижней пары тычинок и почти доходят до края верхней губы венчика. Как показали наши исследования, при микроскопировании в ацетокармине рыльце приобретает способность воспринимать пыльцу примерно после 1–2 часов после раскрытия цветка. Следовательно, обоеполые цветки *P. vulgaris* относятся к очень слабо протандричным или адихогамным, когда мужские и женские генеративные органы созревают практически одновременно. У представителей сем. *Lamiaceae* встречаются различные варианты цветков в зависимости от синхронности или асинхронности функционирования андрогнея и гинецея. Так, цветки *Lamium album* L., *L. maculatum* L., *L. purpureum* L., *Phlomis tuberosa* L. слабо протандричны (Демьянова, 2018а,в), *Galeopsis speciosa* Mill. и *G. ladanum* L. адихогамны (Демьянова, 2018б), напротив цветки *Salvia nemorosa* L. (Демьянова, 2017), *Origanum vulgare* L. (Годин, 2018), *Schizonepeta multifida* (L.) Briq. (Годин, 2009) и ряда других видов строго протандричны.

Продолжительность жизни обоеполых цветков у *P. vulgaris* варьирует от 2 до 4 дней и зависит от погодных условий, а также от положения в соцветии (см. ниже). В случае прохладной и пасмурной погоды продолжительность функционирова-

ния обоеполых цветков составляет 4 суток, при теплой и солнечной погоде – уменьшается до 2 дней. Таким образом, в обоеполых цветках продолжительное время наблюдается совмещение мужской и женской стадий развития цветка, в течение которого возможно попадание собственной пыльцы на рыльце пестика.

Продолжительность жизни пестичных цветков у *P. vulgaris* оказалась больше, чем обоеполых, и составила в среднем 4–6 дней. Несмотря на выпадение мужской стадии развития у пестичных цветков данного вида в связи с превращением их тычинок в стаминодии, это никак не сказалось на сокращении периода функционирования женских цветков, что отмечается у ряда гинодиэцичных видов (Годин, 2018; Демьянова, 2018а–в). Как показали многолетние исследования Е.И. Демьяновой (1990), у различных гинодиэцичных видов длительность рыльцевой стадии у обеих половых форм, но в особенности у пестичных цветков, определяется успешностью опыления. В случае успешного попадания пыльцы на рыльце пестиков рыльцевая стадия сильно сокращена. При отсутствии опыления пестичные цветки долгое время продолжают функционировать, при этом, как правило, рыльца увеличиваются в размерах и далеко выставляются за пределы венчика или околоцветника. Рыльца пестичных цветков проходят в своем развитии такие же стадии, как и рыльца обоеполых цветков.

Наблюдения за продолжительностью жизни пестичного цветка показали, что она зависит, как и в случае обоеполых цветков, от погодных условий, успешности опыления и места расположения во флоральной единице (см. ниже). Хотя длительность функционирования пестичных цветков в подавляющей мере определяется именно успехом опыления, погодные условия и положение в тирсе оказывают менее значительное влияние на продолжительность жизни этих цветков.

Суточная ритмика цветения обоеполых и пестичных цветков. Раскрытие обоеполых и пестичных цветков *P. vulgaris* начиналось около 5 часов утра и завершалось к 12 часам дня, когда были высокая дневная температура и низкая влажность воздуха, которые оказывали негативное влияние на цветки (рис. 2). Массовое раскрытие цветков обеих половых форм происходило между 7 и 9 часами утра. За этот период раскрывалось около 85 % цветков от общего числа цветков, зацветших за сутки. Максимальное число раскрывшихся цветков зафиксировано в 8 часов при ясной безоблачной погоде. При прохладной и дождливой погоде суточная ритмика цветения остается неизменной, но сильно снижается активность раскрытия цветков. Следовательно, *P. vulgaris* по харак-

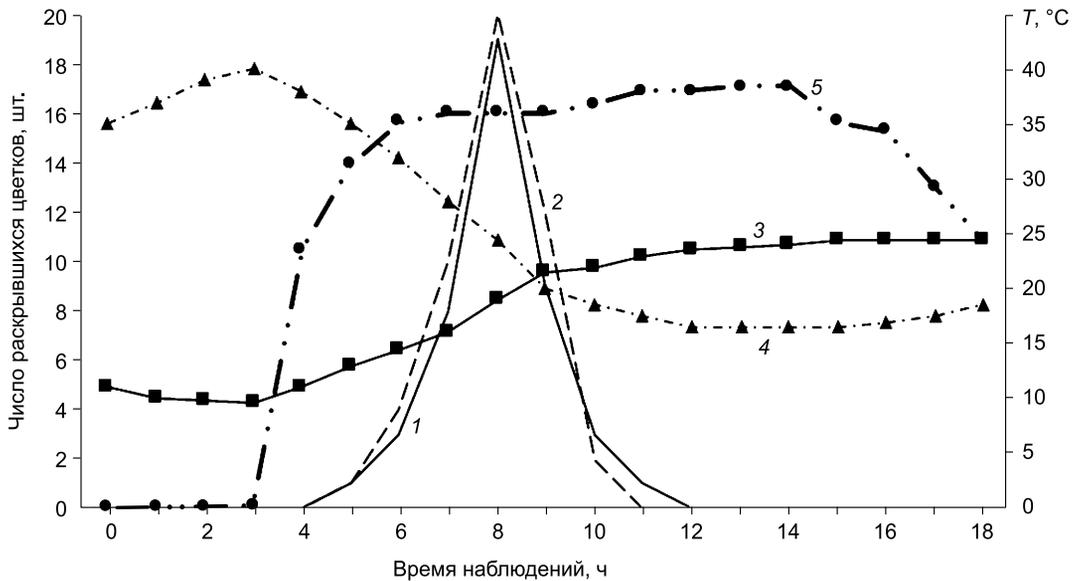


Рис. 2. Динамика раскрытия обоеполых и пестичных цветков *Prunella vulgaris*:

1 – число раскрывшихся обоеполых цветков; 2 – число раскрывшихся пестичных цветков; 3 – температура воздуха; 4 – относительная влажность воздуха; 5 – освещенность.

5 °C соответствует 10 % влажности и 2500 люксам.

теру суточного ритма раскрытия цветков – типично утреннее растение. Кривая суточного хода распускания цветков имеет одновершинный характер. Наблюдения за суточной динамикой цветения обоеполых и женских особей показали, что у двух половых форм особей *P. vulgaris* цветки раскрываются синхронно. Совпадение суточных ритмов раскрытия обоеполых и пестичных цветков несомненно благоприятствует перекрестному опылению и является одной из важных анэкологических особенностей гинодиэцичных растений.

Особенности цветения синфлоресценции.

Первыми начинают раскрываться цветки в самых нижних дихазиях тирса, затем цветение переходит на последующие, верхние дихазии. Следовательно, раскрытие цветков во флоральной единице *P. vulgaris* происходит в акропетальной последовательности. Продолжительность цветения тирса зависит от числа дихазиев в тирсе. Например, при наличии в тирсе 14 дихазиев (7 мутовок цветков) начало цветения самых верхних из них наступает на 4–5 дней (у обоеполых форм) или 7–8 дней (у женских форм) позднее, чем в нижних; в случае 16 дихазиев (8 мутовок) в тирсе у обоеполых форм – на 5–6 дней позднее.

Продолжительность цветения одного дихазия тирса находится в прямой зависимости от половой формы особи и расположения дихазиев в тирсе. Как правило, продолжительность цветения дихазиев в нижней части тирса (начало цветения особи в целом) больше, чем у дихазиев в верхней части тирса (окончание цветения соцветия и иногда особи в целом). Так, обоеполые цветки в нижних ди-

хазиях цветут в среднем в течение 4 дней, а в верхних – 2–3 дня. У пестичных цветков такой четкой закономерности не выявлено, однако, иногда отмечены случаи, когда цветки в нижних дихазиях функционировали на 1 день дольше, чем в верхних дихазиях.

Раскрывание цветков в дихазии всегда носит закономерный характер: первым всегда начинает функционировать терминальный цветок дихазия, а позднее обычно через два дня зацветают два цветка на его боковых осях. Необходимо отметить, что дихазии, развивающиеся в пазухах супротивно расположенных прицветников с двух разных сторон главной оси, цветут чаще всего не всегда синхронно. Довольно часто наблюдается ситуация, когда на освещенной стороне главной оси цветки одного дихазия раскрываются рано утром, а цветки другого дихазия, расположенного на неосвещенной стороне главной оси, зацветают на пару часов позже. Реже отмечалась более существенная асинхронность цветения супротивно расположенных дихазиев, когда цветки дихазия на неосвещенной стороне главной оси раскрывались с опозданием на 24 часа.

Начало цветения каждого последующего дихазия в тирсе совпадает с наличием функционирующих цветков в предыдущих дихазиях. Наиболее частый вариант цветения дихазиев в пределах тирса следующий: цветки в $(n + 4)$ -м дихазии начинают раскрываться, когда отмечается отцветание цветков в n дихазии. Например, цветки № 2 и 3 (первый дихазий) заканчивают цветение, когда начинают раскрываться цветки № 11 и 12 (чет-

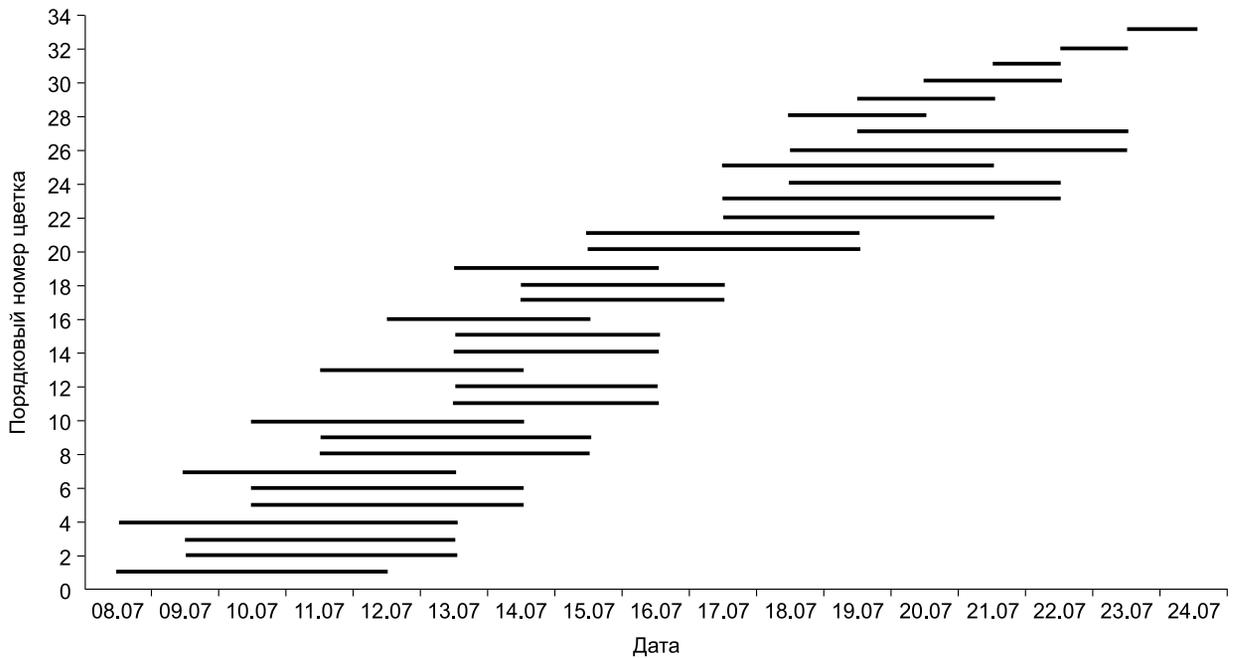


Рис. 3. Последовательность и продолжительность цветения пестичных цветков в дихазиях флоральных единиц синфлоресценции *Prunella vulgaris*:

1–33 – порядковые номера цветков в дихазиях флоральных единиц, см. рис. 1.

вертый дихазий) и № 14 и 15 (пятый дихазий) (см. рис. 1, 3).

Раскрывание цветков в тирсе происходит одновременно с постепенным отцветанием ранее функционирующих цветков. Энергию раскрывания и отцветания цветков у *P. vulgaris* определяли путем ежедневного учета раскрывшихся и отцветших цветков на одной из симметричных сторон тирса. Как показали наши исследования, в первые несколько дней цветения энергия расцветания небольшая. Наиболее интенсивно цветки раскрываются на 3–5 день у обоеполых особей и на 5–7 день у женских особей. В это время в тирсах находится максимальное число раскрытых цветков, а число закончивших свое функционирование цветков не превышает 50%. Следовательно, в это время отмечается состояние полного цветения особи. Во время пика цветения флоральной единицы *P. vulgaris* одновременно в функционирующем состоянии находятся 26–30 цветков, что можно рассматривать как приспособление к энтомофильному опылению, поскольку такие соцветия заметны и привлекательны для опылителей и посетителей. В дальнейшем энергия раскрывания цветков ослабевает, число отцветших цветков превышает 50% и наблюдается постепенное созревание плодов. Общая продолжительность цветения флоральной единицы (тирса) у *P. vulgaris* составляет 10–12 дней как у обоеполых, так и у женских особей. Это связано с тем, что в среднем число дихазиев в тирсах у женских форм меньше, чем у обоеполых (14.3 ± 0.5 и 17.2 ± 0.6 соответственно).

Зацветание тирсов в пределах закрытой кисти из тирсов у *P. vulgaris* характеризуется определенной последовательностью: первыми начинают цвести тирсы, расположенные на главной оси синфлоресценции, начало цветения тирсов на паракладиях наступает на 8–10 дней позже (см. рис. 3). Таким образом, в случае, когда синфлоресценция представлена закрытой кистью из тирсов, порядок цветения паракладиев в общем соцветии будет базипетальный. Наиболее частый вариант цветения тирсов в синфлоресценции следующий: первым всегда цветет терминальный тирс главной оси, в конце его цветения начинают цвести тирсы паракладиев, расположенные на втором узле от терминального тирса. Именно такой вариант цветения приведен на рис. 3. При наличии двух пар паракладиев раньше зацветают паракладии, формирующиеся на втором узле от терминального соцветия, и немного позже паракладии, расположенные ниже, на третьем узле.

В пределах закрытой кисти из тирсов в связи с неравномерным развитием главного соцветия и соцветий паракладиев цветение *P. vulgaris* может быть довольно растянутым и продолжаться до 18–20 дней. Необходимо отметить, что начало цветения флоральных единиц паракладиев совпадает с окончанием цветения тирса на главной оси синфлоресценции. Однако в связи с меньшим числом дихазиев в тирсах паракладиев продолжительность цветения последних меньше, чем длительность цветения тирсов, расположенных на главных осях, и составляет, как правило, 6–8 дней (см. рис. 3).

ВЫВОДЫ

1. Флоральной единицей у обоеполюх и женских особей *P. vulgaris* является открытый брактеевый тирс, который может быть верхушечным и единственным, или образуется закрытая кисть или метелка из таких тирсов.

2. Обоеполюе цветки *P. vulgaris* характеризуются адихогамным развитием генеративных органов (андроцей и гинецей в цветках созревают одновременно). Продолжительность жизни обоеполюх цветков составляет 2–4 дня, а пестичных – 4–6 дней. У пестичных цветков увеличение продолжительности функционирования обусловлено большей длительностью рыльцевой стадии, сильнее зависящей от успешности опыления, чем у обоеполюх цветков.

3. Для *P. vulgaris* характерен утренний ритм цветения обоеполюх и пестичных цветков, кото-

рые раскрываются синхронно, что способствует перекрестному опылению.

4. Последовательность раскрытия цветков во флоральных единицах *P. vulgaris* акропетальная. В случае формирования более сложного варианта синфлоресценции (закрытой кисти из тирсов или метелки из тирсов) в пределах общего соцветия цветки зацветают в базипетальном порядке: сначала терминальный тирс, затем ниже расположенные тирсы на побегах II и III порядков.

5. В целом продолжительность цветения флоральной единицы (одиночный верхушечный тирс) у обоеполюх и женских особей *P. vulgaris* составляет в среднем 10–12 дней. При образовании закрытой кисти из тирсов цветение особей разных половых форм данного вида становится более растянутым и может достигать 18–20 дней.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Л.И. Черноголовка обыкновенная / Л.И. Абрамова // Биологическая флора Московской области. М., 1996. Вып. 12. С. 113–123.
- Годин В.Н. Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в связи с половой дифференциацией / В.Н. Годин // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 12. С. 1784–1790.
- Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса Lamiales в Сибири. Обзор литературы / В.Н. Годин // Раст. мир Азиатской России. 2011. № 2 (8). С. 49–53.
- Годин В.Н. О распространении гинодиэзии у цветковых растений / В.Н. Годин, Е.И. Демьянова // Бот. журн. 2013. Т. 93, № 12. С. 1465–1487.
- Годин В.Н. Особенности биологии цветения *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae) в Московской области / В.Н. Годин, Н.Г. Куранова // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 2018. № 4. С. 343–350.
- Годин В.Н. Распространение гинодиэзии в системе APG IV / В.Н. Годин // Бот. журн. 2019. Т. 104, № 5. С. 534–545.
- Демьянова Е.И. Распространение гинодиэзии у цветковых растений / Е.И. Демьянова // 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. 34 с.
- Демьянова Е.И. Антэкология и семенная продуктивность шалфея дубравного (*Salvia nemorosa* L.) при интродукции на Урале / Е.И. Демьянова // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 2017. № 2. С. 135–144.
- Демьянова Е.И. Антэкология и семенная продуктивность видов *Lamium* L. (Lamiaceae), встречающихся на Урале / Е.И. Демьянова // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 2018а. Вып. 1. С. 8–15.
- Демьянова Е.И. Антэкологические особенности и семенная продуктивность *Galeopsis speciosa* Mill. и *G. ladanum* L. (сем. Lamiaceae) на Урале / Е.И. Демьянова // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 2018б. Вып. 2. С. 124–129.
- Демьянова Е.И. Антэкологические особенности, семенная продуктивность и всхожесть семян *Phlomis tuberosa* L. (Lamiaceae) в лесостепном Зауралье / Е.И. Демьянова // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 2018в. Вып. 3. С. 247–254.
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР / Ю.Д. Клеопов. Киев, 1990. 352 с.
- Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: современное состояние / Т.В. Кузнецова // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М., 1991. С. 51–174.
- Кузнецова Т.В. Соцветия: морфологическая классификация / Т.В. Кузнецова, Н.И. Пряхина, Г.П. Яковлев. СПб., 1992. 127 с.
- Кузнецова Т.В. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов) / Т.В. Кузнецова, А.К. Тимошин. М., 2017. 183 с.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления / А.Н. Пономарев // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. С. 9–19.
- Aluri R.J.S. Floral biology and pollination in *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) in Kashmir Himalaya / R.J.S. Aluri // J. Nat. Conserv. 1995. V. 7, No. 1. P. 71–74.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie / P. Knuth. Leipzig, 1899. Bd. II, T. II. 705 S.
- Muller H. The fertilization of flowers / H. Muller. London, 1883. 669 p.
- Robinson I. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenunter-

- suchungsmethode / I. Robinsohn // Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. 1924. Bd. 133. S. 181–211.
- Schulz A.** Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungs-Vorrichtungen und Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen / A. Schulz // Bibliotheca Botanica. 1890. Heft 17. S. 1–224.
- Troll W.** Die Infloreszenzen / W. Troll. Jena, 1964. Bd. 1. 614 S.
- Wan D.Q.** Preliminary study on breeding system of *Prunella vulgaris* / D.Q. Wan, Q.S. Guo, L. Liu, W. Yang, M. Zhou, Y.M. Li // Zhongguo Zhong Yao Za Zhi. 2013. V. 38, No. 6. P. 800–805.

Поступила в редакцию 21.03.2019 г.,
после доработки – 08.04.2019 г.,
принята к публикации 20.02.2020 г.