

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *SCUTELLARIA ALBIDA* L. (СЕМ. LAMIACEAE)

А.Д. Ярославцева, С.В. Шевченко

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр НААН

Scutellaria albida L. – представитель семейства Lamiaceae, всестороннее изучение которого важно для решения вопросов систематики и филогении растений. Виды рода *Scutellaria* L. вызывают особый теоретический интерес исследователей тем, что многими чертами отличаются от других представителей семейства Lamiaceae: нектарный диск в виде гинофора, приподнятая на ножке, а не сидячая, как у большинства губоцветных, завязь; своеобразное положение семязачатки и форма зародыша ставят род *Scutellaria* на особую позицию в семействе (Жизнь растений, 1981; Тахтаджян, 1987). Этот род имеет также своеобразный характер анатомического строения плодов и характер прорастания семени (Вайнагий, 1974). В литературе обсуждается вопрос о выделении его совместно с родом *Salazaria* Torr. в отдельное семейство шлемниковые (Scutellariaceae) (Жизнь растений, 1981; Тахтаджян, 1987). Однако большинство специалистов рассматривает подсемейство Scutellarioideae как обособленное и наиболее специализированное, но в составе семейства Lamiaceae (Васильченко, 1947; Тахтаджян, 1966; Флора СССР, 1954).

В связи с тем, что особенности строения и развития репродуктивной сферы часто являются таксонспецифичными, задачей данного исследования было изучение процессов цветения, опыления; процессов формирования мужских и женских репродуктивных структур, семенной продуктивности, особенностей диссеминации и, в конечном итоге, выявление специфических особенностей строения и развития генеративной сферы и репродуктивного процесса у одного из видов рода *Scutellaria* – *S. albida*.

Объекты и методы исследований

Наблюдения и сбор материала осуществляли на локальных популяциях заповедника «Мыс Мартьян» и горы Аюдаг в 2003-2008 гг. Исследования по биологии цветения и опыления проводили по методикам А.Н. Пономарева (1960), В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина (Методические рекомендации, 1968 а,б) при посещениях ценопопуляции 1 раз в 7 дней. Морфологическое описание соцветия и цветка осуществляли на живом и гербарном материале под биноклем МБС-1 согласно классификациям А.А. Фёдорова и З.Т. Аргюшенко (1975). Потенциальную и реальную семенную продуктивность определяли по методикам Е.А. Ходачек (1970) и И.В. Вайнагия (1974). Генеративные структуры растений фиксировали фиксатором Чемберлена (90:5:5) на всех стадиях, начиная с апикальных частей цветоносных побегов до цветков и завязавшихся семян с зелёными покровами. Материал доводили до парафина по общепринятым цитозембриологическим методикам. Парафиновые срезы делали на ротационном микротоме толщиной от 9 до 12 мкм в зависимости от стадии зафиксированного материала. Препараты окрашивали метиловым зеленым и пиронином с подкраской алциановым синим (Паушева, 1990; Шевченко, Чеботарь, 1992). Постоянные препараты анализировали под микроскопом JENAVAL-2 фирмы Цейсс. Фотографии получали с помощью цифровой фотокамеры Olympus SP 350. Съёмка живого

материала производилась в режиме супермакросъёмки, а фиксированного – под микроскопом в обычном режиме. Графическую реконструкцию цитозембриологических картин осуществляли с помощью рисовального аппарата РА-7.

Результаты и обсуждение

Разнообразие рода *Scutellaria* в Крыму представлено десятью видами. Одним из встречающихся редко в горной местности (Флора СССР, 1954; Вульф, 1966; Определитель высших растений Крыма, 1972; Определитель высших растений Украины, 1987; Голубев, 1996) является *S. albida* – многолетнее поликарпическое травянистое растение высотой 20-50 см, отличающееся светло-зелёной вегетативной частью, покрытой густыми, длинными, оттопыренными волосками. Стебли прямостоячие, извилистые, четырёхгранные, характерно наличие побегов разных порядков; листья чаще широкояйцевидные с неглубокими зубцами по краю листовой пластинки (Вульф, 1966; Флора СССР, 1954). Ареал – восточное Средиземноморье, Греция, Вифиния, горный Крым, Западное Закавказье. Места произрастания приурочены к светлым лесам, где наиболее часто это вид встречается вдоль дорожек и на осыпающихся каменистых участках (Флора СССР, 1954; Вульф, 1966; Определитель высших растений Крыма, 1972; Определитель высших растений Украины, 1987; Голубев, 1996).

По нашим наблюдениям, растение может иметь от 1 до 6 побегов, на каждом из которых расположены цветonoсные побеги в количестве от 1 до 5 (из которых 1 всегда первого порядка, а все остальные – второго). В целом, на одной особи может развиваться от 1-2 до 18 цветonoсных побегов. Цветки на цветonoсном побеге расположены попарно, сближены и обращены вниз, в результате чего образуются кистеобразные однобокие соцветия. На противоположной от цветков стороне побега расположены также попарно прицветные листья (брактей), которые в процессе развития цветка увеличиваются и к периоду цветения по длине либо равны цветку, либо превосходят его. В процессе плодоношения брактей опадают и к моменту диссеминации отсутствуют. На ранних этапах развития соцветия укороченные, по мере развития увеличиваются междуузлия, и соцветия удлиняются. Соцветие может быть длиной от 6 до 17 см и состоять из 4–14 пар цветков (в среднем 9–11). Это зависит от степени развитости самого куста. Развитие цветков проходит в акропетальном порядке (рис. 1).

Цветение *Scutellaria albida* в данной популяции начинается с 20-х чисел мая при среднесуточной температуре +15–16°C и массово продолжается по 20-е числа июня, хотя отдельные цветущие растения встречаются до середины июля. Сроки цветения несколько отличаются от сроков, указанных в литературе, согласно которым *Scutellaria albida* цветёт в июне-августе (Определитель высших растений Крыма, 1972; Флора СССР). Эти различия, по-видимому, могут быть объяснены расположением конкретной популяции на склоне южной экспозиции в хорошо освещённом и защищённом от ветра месте.

Интересно, что интенсивность цветения соцветий в разные годы различная и, по всей видимости, зависит от погодных условий. Так, в 2004, 2006 гг. в пределах одного соцветия раскрытыми наблюдались лишь 2–3 цветка: 1 пара полноценно цветущих и 1 цветок увядающий. В 2005, 2007 гг. на одном соцветии одновременно раскрытыми были от 4 до 7 цветков, причём строгой акропетальной последовательности в увядании цветков и опадании венчиков не наблюдалось. Продолжительность

цветения одного цветка варьирует от 1 до 3 дней (в течение 1 дня цвели 2,22% исследуемых цветков, 2 дней – 91,11%, 3 дней – 6,67%). Однако следует отметить некоторую асинхронность распускания цветков в пределах пары, хотя сроки их цветения всегда перекрываются.

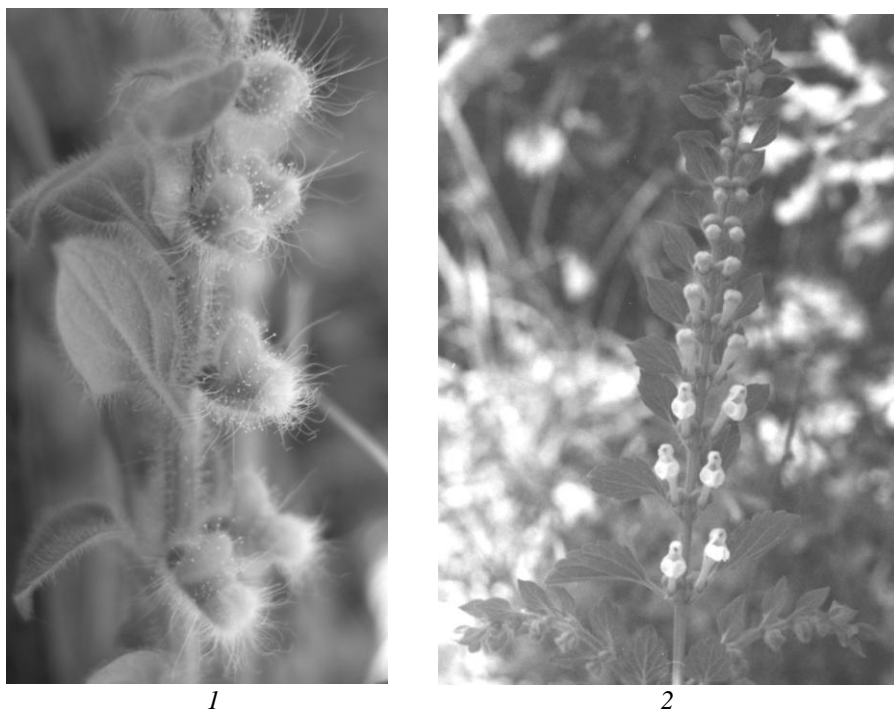


Рис. 1. Общий вид цветonoсного побега *S. albida* на стадиях бутонизации (1) и цветения (2)

Цветок зигоморфный, обоеполый. Венчик белый, с зеленоватым оттенком, в процессе раскрытия цветка светлеет, спайнолепестный, состоит из трубки и отгиба, трубка изогнута, отгиб двугубый. Поверхность его плотно опушена короткими нежелезистыми волосками. Верхняя губа шлемовидная, 3-лопастная, причём 2 боковые лопасти сомкнуты и зажимают тычинки и рыльце пестика; нижняя губа отогнута и выполняет функцию посадочной площадки для насекомых (рис. 2).

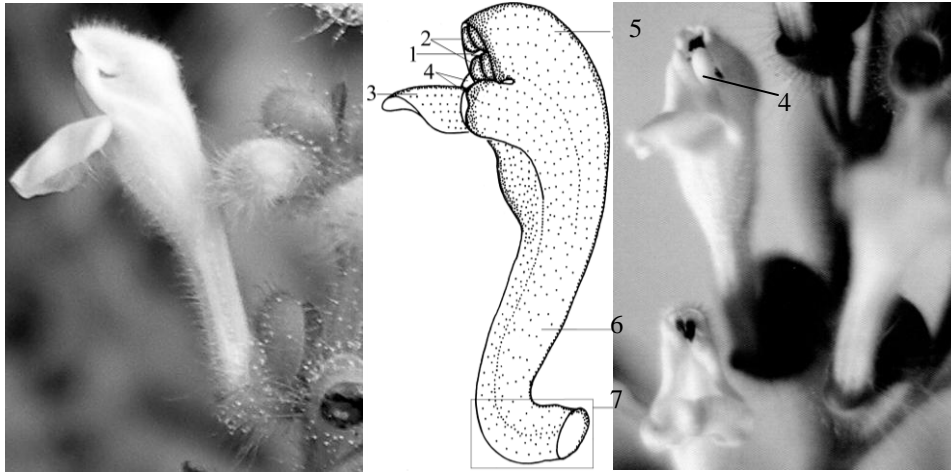


Рис. 2. Цветок *S. albida*

1 – рыльце столбика пестика; 2 – тычинки, зажатые лопастями верхней губы; 3 – лопасть нижней губы; 4 – боковые лопасти верхней губы; 5 – средняя шлемовидная лопасть верхней губы; 6 – трубка венчика; 7 – место расположения гинецея и цветоложа

Андроцей 4-членный, двусильный, состоит из 2 длинных и 2 коротких тычинок. Тычиночные нити длинные, нитевидные, цилиндрические, голые, упругие, частично срастаются с трубкой венчика своей нижней частью. Они находятся в каналах (в желобах), образованных складками из ткани венчика, которые дополнительно фиксируют тычиночные нити в верхней части трубки. Длинные тычинки расположены в области условной границы верхней и нижней губы, а короткие – в центре верхней губы. Тычиночные нити дугообразно изогнуты внутрь цветка и обращены к нижней губе, таким образом повторяя форму верхней губы. Тычинки сближены, пыльники зажаты боковыми лопастями верхней губы. На уровне пыльников выходит на поверхность рыльце пестика. Тычинки на 0,2-0,5 см длиннее венчика и практически равны по длине пестику (рис. 3). Связник продолжает тычиночную нить. Пыльник прикреплен к тычиночной нити центральной частью дорсальных сторон тек. Форма и окраска пыльника в процессе развития изменяются. На начальных этапах развития пыльники молочно-белые, линейно-цилиндрические, впоследствии становятся светло-розовыми и ярко-сиреневыми, при этом форма их преобразуется в сердцевидную. В раскрытом цветке зрелый пыльник темно-фиолетового цвета и гораздо меньших размеров за счёт усыхания. Заложение пигмента сетчатое, равномерно-пятнистое, в силу чего создаётся эффект шероховатой поверхности пыльника. Теки эллиптически-яйцевидные, супротивные, расходящиеся основаниями.

Пыльники коротких тычинок двутоковые, 4-гнездные, а пыльники длинных тычинок однотокковые, двугнездные, раскрываются продольной щелью, интрорзные по отношению к оси цветка и латрорзные по отношению к рыльцу пестика. Щель по краю густо опушена светлыми ресничками и обращена к нижней губе. Это, вероятно, является приспособлением к опылению насекомыми. Пыльники наружу не выворачиваются и пыльца сохраняется внутри гнезд до момента механического воздействия на пыльник; сохранению пыльцы также способствует опушение щели. В полости пыльника развивается подковообразный вырост – плацентоид.

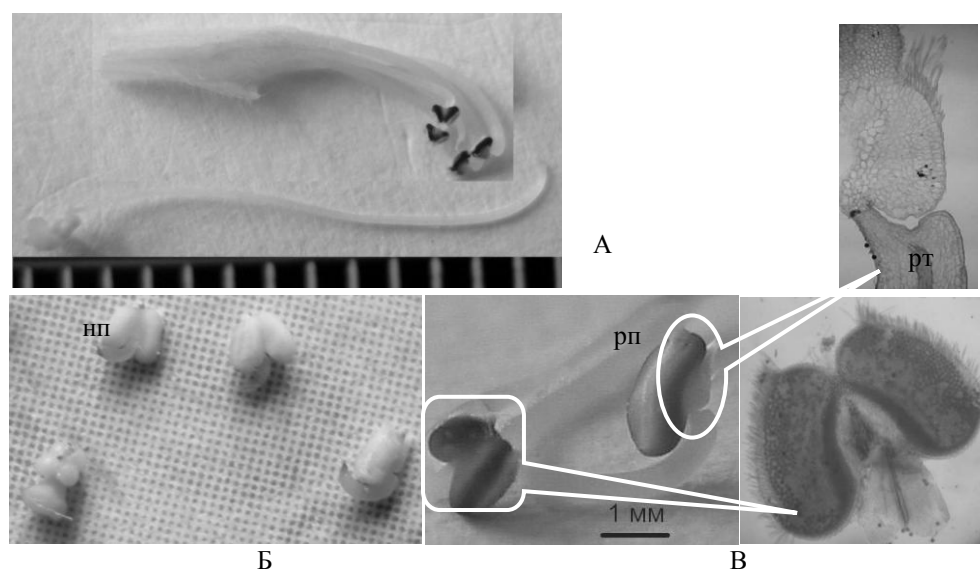


Рис. 3. Общий вид генеративных структур

А – андроцея и гинецея в раскрытом цветке; Б – молодые пыльники коротких и длинных тычинок, завязь на гинофоре (в левом нижнем углу); В – пыльники в период растрескивания щели; нп – нормальный пыльник; рп – пыльник с редуцированной текой; рт – редуцированная тека

У длинных тычинок одна из тек редуцируется на ранних стадиях развития; редуцированная тека изогнуто-каплевидной формы, опушена длинными волосками, густота и длина которых увеличивается в апикальной части. Развитие редуцированной теки идёт особым путём и, в частности, стенка её представлена живыми клетками эпидермиса, рядом таблитчатых клеток в субэпидермальном слое и клетками паренхимы. Вторая тека длинных тычинок по форме, размеру и окраске такая же, как и теки у коротких тычинок (рис. 3).

Стенка микроспорангия развивается центробежно. Сформированная стенка микроспорангия нормальных тек пыльников состоит из 4 рядов клеток: эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Тапетум секреторного типа. Под тапетумом располагается 2 ряда спорогенных клеток. Со стороны связника вдоль внутренней поверхности плацентоида дифференцируется ещё 1 слой тапетума, являющегося производным клеток связника (рис. 4).

Последующие изменения микроспорангия связаны с накоплением каллозы в оболочках спорогенных клеток и их обособлением. На стадии микроспороцитов начинается дегенерация среднего слоя (клетки сплющиваются, исчезает содержимое) и тапетума (протопласт деформируется). В результате мейоза формируются тетрады микроспор двух типов (тетраздрического и изобилатерального), располагающиеся также в 2 ряда клеток. Формирование тетрады микроспор симультанное (рис. 5).

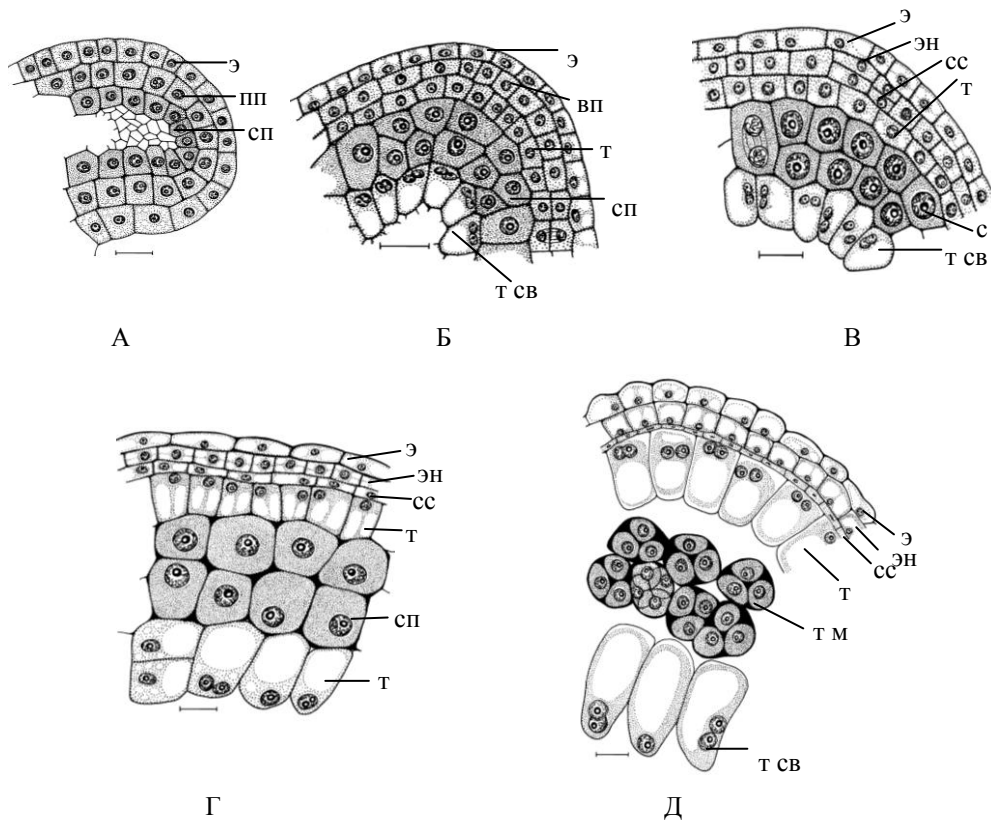


Рис. 4. Этапы формирования микроспорангия:

А – формирование первичного парietального слоя и спорогенной ткани; Б – формирование вторичного парietального слоя и дифференциация двух типов тапетума; В – формирование среднего слоя и эндотелия; Г – дифференциация спорогенной ткани; Д – микроспорангий на стадии тетрады микроспор

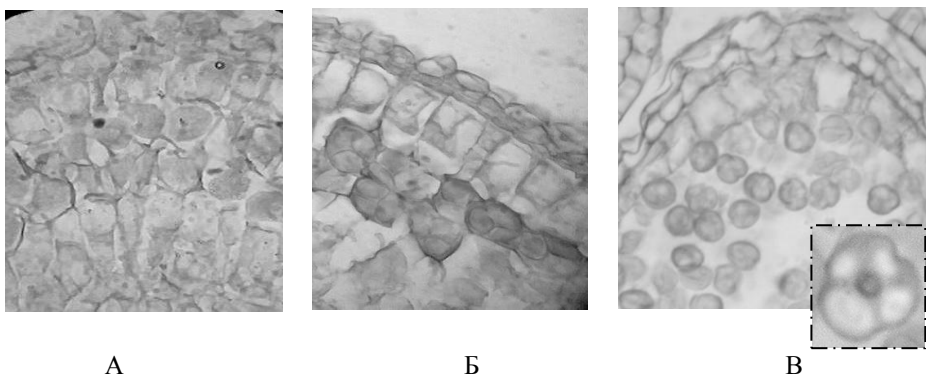


Рис. 5. Развитие микроспорангия

А – сформированная стенка; Б – тетрады микроспор; В – этап распада микроспор

Дифференцирующий митоз происходит в ещё закрытом бутоне, стенка микроспорангия на данном этапе состоит из эпидермиса, фиброзного эндотеция и тапетума, сохраняется также тапетум и со стороны связника. В зрелом пыльнике стенка микроспорангия представлена двумя слоями: эпидермисом и фиброзным эндотецием (рис. 6). Развитие пыльцевых зёрен происходит преимущественно синхронно и в морфологии пыльцевых зёрен длинных и коротких тычинок различий не наблюдается.

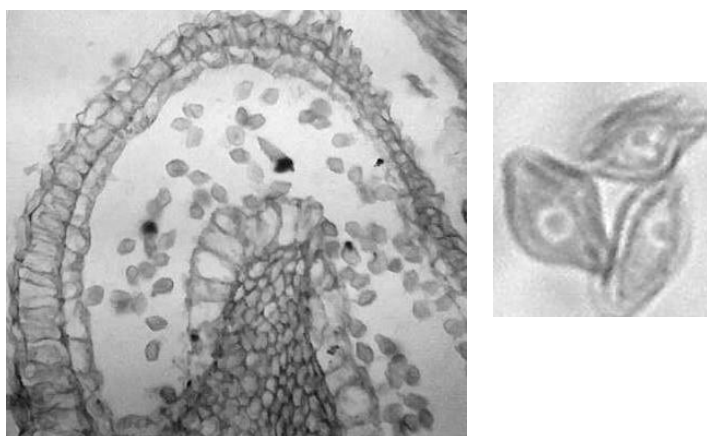


Рис. 6. Дифференцирующий митоз в микроспорангии *S. albida*

Зрелые пыльцевые зёрна двуклеточные, трёхпоровые, их поверхность гладкая, без видимых выростов, покрыта полленкиком, за счёт этого они склеиваются между собой и прикрепляются к насекомым (рис. 7). Согласно терминологии А.А. Фёдорова и З.Т. Артющенко (1975), зрелые пыльцевые зёрна по форме округлые или округло-эллипсоидальные, по очертанию треугольные, по размеру средние, по окраске жёлтые. Пыльца по размеру и по качеству весьма разнородна: встречаются полиплоидные, дефективные, пустые и различной формы нормальные пыльцевые зёрна. Большинство пыльцевых зёрен в пыльниках морфологически нормальны (91,34%), в том числе более 5% довольно крупных, видимо полиплоидных, имеется определённое количество дефективной пыльцы (8,66%). Размер нормальных пыльцевых зёрен в среднем составляет $15,48 \pm 1,41$ мкм, дефективные, как правило, меньше ($12,66 \pm 1,68$ мкм), полиплоидные – заметно большего размера ($18,1 \pm 1,68$ мкм).

Пестик *S. albida* сложный, состоит из 2 плодолистиков, разделённых перегородками, что приводит к образованию завязи с 4 выпяченными гнёздами. Расположение завязи в пространстве своеобразное: она не перпендикулярна венчику, а наклонена к нижней губе под углом 45° за счёт изгиба апикальной части гинофора. Завязь верхняя, поверхность её гладкая, голая (рис. 8). Рыльце неравномерно раздвоенное, шиловидное, расположено на очень длинном нитевидном столбике. Столбик гинобазический, занимает центральное положение между 4 гнёздами завязи, далее по ходу огибает гнёзда завязи и занимает пристеночное положение, повторяя шлемовидную форму верхней губы.

Цветоложе представлено разросшимся гинофором. Гинофор, асимметричный, конический: в базальной части расширенный, 3-лопастной, а в верхней части заужен и изогнут. Из-за такого строения гинофора завязь в трубке венчика приподнята и повернута. Таким образом освобождается доступ к нектару (центральная лопасть гинофора занимает центральное положение в трубке венчика), а завязь избегает возможных механических повреждений при опылении (рис. 8, В).

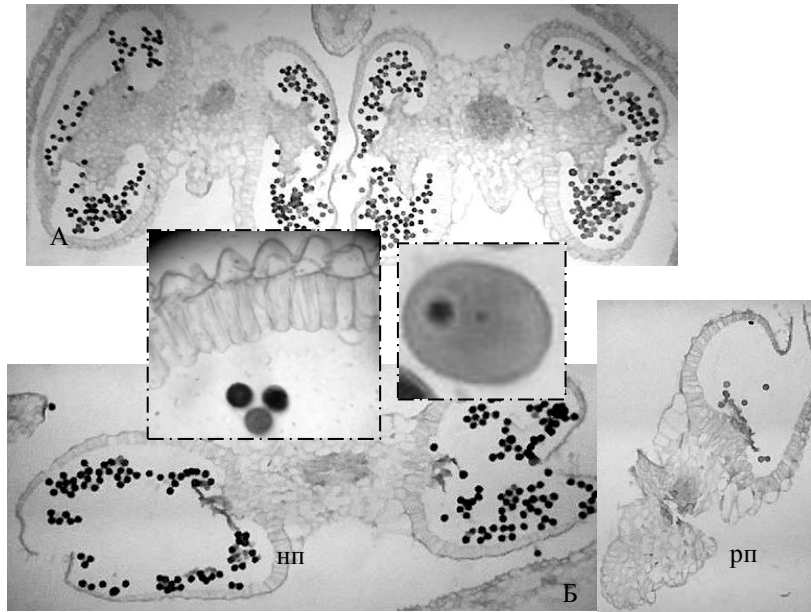


Рис. 7. Зрелые пыльники, стенка зрелого пыльника, зрелое пыльцевое зерно:
А – пыльники перед растрескиванием; Б – зрелые пыльники с разрушенными плацентидами

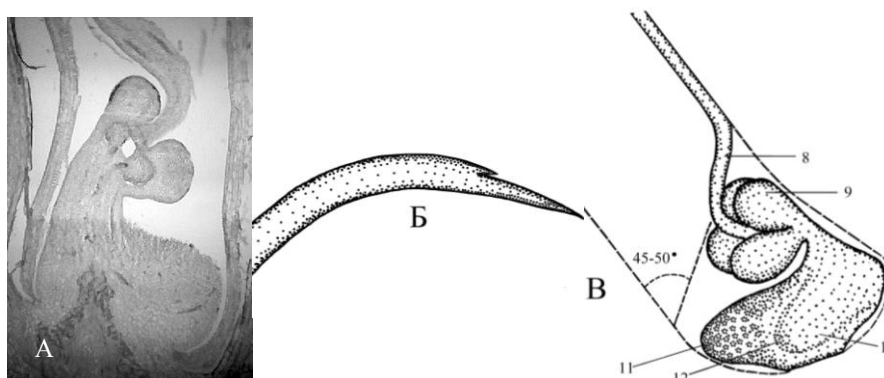


Рис. 8. Строение женских элементов цветка и цветоложа *S. albida*
А – строение гинецея (вид на срезе), Б – шиловидное раздвоенное рыльце пестика; В – схема строения гинецея; 8 – столбик пестика; 9 – гнезда завязи; 10 – разросшийся гинофор; 11 – центральная лопасть гинофора; 12 – боковая лопасть гинофора.

Семязачаток унитегмальный, tenuinuцеллярный или медионуцеллярный синдермальной субвариации, свойственный многим представителям данного семейства (Флора СССР, 1954; Тахтаджян, 1966, 1987; Жизнь растений, 1981; Камелина, Дзевалтовский, 1987 и др.). В процессе развития семязачаток изменяет своё положение и ориентацию: если на стадиях тетрады мегаспор и одноядерного зародышевого мешка он гемитропный, то на этапе зрелого гаметофита он анатропный. Характерно наличие фуникулярного obturatora. Интегументы в процессе развития существенно удлиняются и незначительно изгибаются в направлении к фуникулусу, формируя при этом длинное, изогнутое, большей частью узкое и немного расширяющееся в направлении к зародышевому мешку микропиле. Внутренний эпидермис интегумента вдоль латеральной поверхности зародышевого мешка дифференцирован в интегументальный тапетум, уровень которого со стороны халазы уменьшается по мере развития женского гаметофита и в зрелых структурах составляет меньше половины (вдоль 1/2 поверхности зародышевого мешка). Нуцеллус выражен слабо и представлен, во-первых, эпидермальными клетками, под которыми формируется тетрада мегаспор и развивается женский гаметофит, но к стадии четырёхядерного зародышевого мешка они дегенерируют. Во-вторых, в халазальной зоне продольно вытянутые четырёх- или многогранные клетки образуют постаментоподиум, который сохраняется в виде однослойной чаши до периода первых делений эндосперма. На наружной поверхности гнезд завязи в редких случаях развиваются эфирномасляные желёзки.

Археспорий одноклеточный, без делений преобразуется в мегаспороцит, который вступает в мейоз, в результате которого формируется линейная тетрада мегаспор, функциональной чаще всего является халазальная (рис. 9, 10).

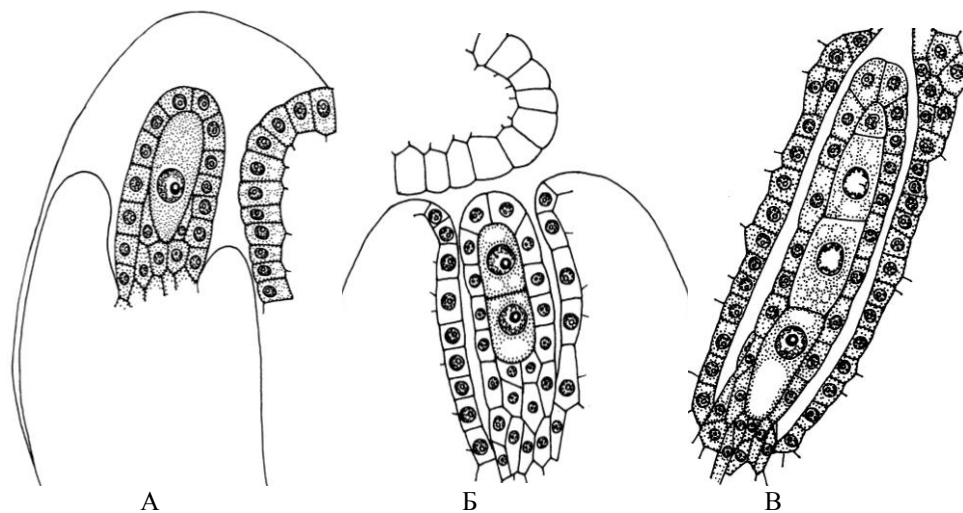


Рис. 9. Начальные этапы развития женской генеративной сферы:

А – мегаспороцит; Б – диада мегаспор; В – тетрада мегаспор, функционирующая халазальная мегаспора

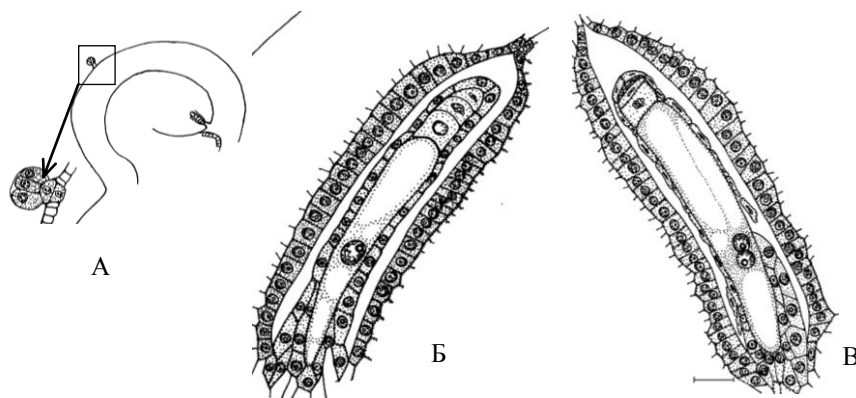


Рис. 10. Развитие женских генеративных структур:

А – общий вид семязачатка на стадии тетрады мегаспор и одноядерного зародышевого мешка; Б – одноядерный зародышевый мешок; В – двухядерный зародышевый мешок

Зародышевый мешок моноспорический, развивается по Polygonum-типу (рис. 10). Яйцевой аппарат состоит из 3 грушевидных клеток, центральная клетка частично дублирует форму зародышевого мешка, полярные ядра сливаются до оплодотворения (рис. 11).

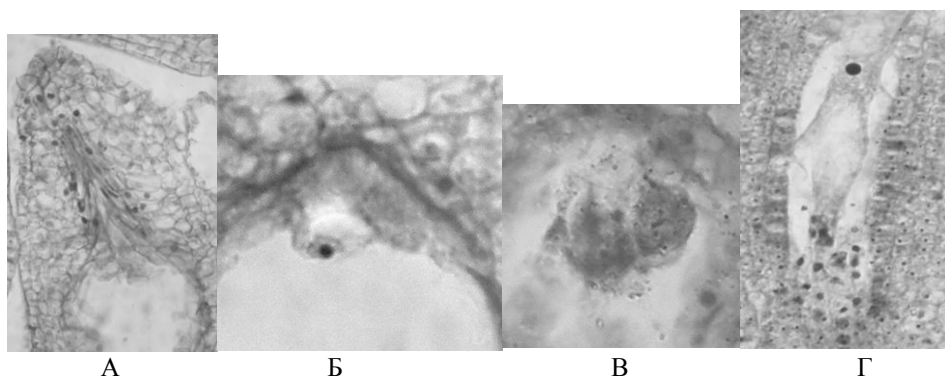


Рис. 11. Зрелый зародышевый мешок:

А – микропиллярная часть; Б – яйцеклетка; В – синергиды; Г – центральная клетка

Весьма своеобразен процесс опыления у *S. albida*. Цветок устроен таким образом, что мелкие насекомые не могут выступать в роли опылителя. Поскольку зев образован боковыми лопастями верхней губы и отгибом нижней губы, насекомые, которые по размерам меньше зева, свободно проникают к нектару, не соприкасаясь с пыльниками, и могут являться лишь случайными переносчиками пыльцы. Более того, своеобразное строение цветка также способствует сохранению пыльцы и предотвращает её бесполезную трату: пыльники изолированы от зева с помощью лопастей, а при вскрытии пыльников стенки микроспорангиев раздвигаются, образуя щель, обильно покрытую ресничками. Поэтому только достаточно крупные насекомые

могут выступать в роли основных опылителей. Ими являются отдельные перепончатокрылые насекомые, по размеру точно соответствующие диаметру трубки цветка. Проникая внутрь, насекомое складывает крылья вдоль тела, затем, делая попытку углубиться в цветок, совершает пружинящие движения крыльями в стороны, тем самым размыкая боковые лопасти, приподнимая и отодвигая назад шлемовидную губу. При этом освобождаются сближенные и расположенные у верхней губы 4 тычинки. Они начинают расходиться в разные стороны и двигаться по направлению вперед и вниз. Из-за апикального изгиба тычиночных нитей их пыльники обращены вниз и плотно прижаты к дорсальным частям тела насекомого. При этом, благодаря пружинящим движениям крыльев насекомого, пыльники двигаются вдоль тела и трусы об него, а боковые лопасти являются рычагом движения тычинок. Столбик пестика с раздвоенным рыльцем изогнут так же и повторяет движение тычинок при проникновении насекомого внутрь, что в целом обеспечивает перенос пыльцы с одного цветка на другой.

Процесс диссеминации обусловлен особым строением цветоножки и чашечки. Цветоножка короткая, тонкая, опушенная, боковая, отклонённая, в месте сочленения с чашечкой изогнута, в месте изгиба дугообразно утолщена, что создаёт упругость и играет особую роль при диссеминации (рис. 12).

Чашечка во время цветения сросшаяся, цельнокрайняя, имеет колокольчатую форму, опушена короткими нежелезистыми и длинными железистыми волосками, над верхней губой имеет вогнутый чешуевидный вырост в виде паруса или шлема, который называют щитком (*scutellum*); он цельнокрайний, имеет полушаровидную или полуэллиптическую форму. Щиток увеличивается в размерах по ходу развития цветка и максимальной своей величины (в полтора раза больше чашечки) достигает к моменту плодоношения, что свидетельствует о его важной роли в процессе диссеминации. После опадания венчика края чашечки смыкаются, таким образом защищая образовавшиеся семена. Чашечка после цветения не опадает, по мере усыхания дорзовентрально сплющивается, края её смыкаются, появляется граница между двумя сегментами («створками»): верхним и нижним, а их соединение становится менее прочным. Таким образом идёт подготовка к диссеминации (Ярославцева, 2005).

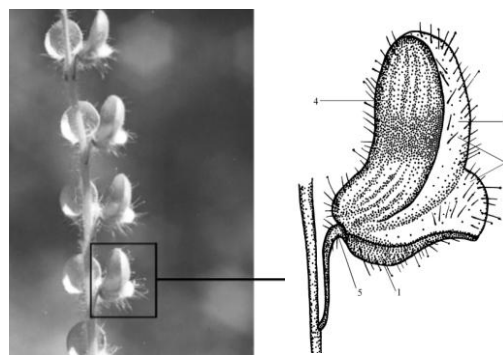


Рис. 12. Плод *S. albida* L. (вид в профиль).

1 – нижний сегмент чашечки; 2 – верхний сегмент чашечки; 3 – шлемовидный вырост верхнего сегмента; 4 – вогнутая часть шлемовидного выроста; 5 – утолщённая пружинящая цветоножка

Диссеминация осуществляется посредством давления на уже сухой щиток, что, в свою очередь, запускает механизм из пружинящих структур чашечки: дугообразно утолщённой, отклоненной цветоножки, нижней остающейся «створки» и шлемообразной складки на верхнем сегменте (рис. 12). В результате семена выстреливаются на расстояние от 14 до 35 см. На побеге остаётся нижний черповидный сегмент, в котором находились плоды. Плод дробный, распадающийся на 4 уплощённых орешкообразных мерикарпия округлой формы. Плоды односемянные, с тонкой кожурой, их поверхность бугорчатая, имеются волоски, что подтверждается и литературными данными (Николаева, Разумова, Гладкова, 1985). Процесс диссеминации у большинства особей данной популяции на мысе Мартьян в 2004-2007 гг. наблюдался большей частью в июле. Например, к 14.07.2004 г. на соцветиях диссеминировали 60-70% плодов. Реальная семенная продуктивность *S. albida* в среднем составляет 66-68% и, по всей видимости, является достаточной для возобновления вида в данных условиях.

Интересно отметить, что в пределах одного соцветия семяобразование и диссеминация проходят одновременно с цветением и бутонизацией. Это связано с постепенным и растянутым во времени процессом развития соцветия, а соответственно, с самим процессом цветения. Такая особенность встречается и у других представителей семейства *Lamiaceae*, например, у *Sideritis catillaris* L., *Stachys sieboldii* Miq., *Lavandula vera* D.C., *L. spika* D.C. (Шоферистова, 1970; Чоркина, Чиботару и др, 1996; Дьяченко, 2004).

Однако процесс диссеминации у них существенно различается. По нашим наблюдениям, у *S. catillaris* и *L. glaberrimum* чашечка хоть и остающаяся, но не растрескивается на 2 сегмента, отличается колокольчатой формой с зубчатым краем, который не смыкается (чашечка открыта) и не имеет приспособлений к выстреливанию семян (Дьяченко, 2004). При этом для *S. catillaris* свойственен продолжительный процесс увядания венчика, в течение которого он сохраняется на растении и молодые, нежные плоды могут находиться под защитой усохших частей цветка достаточно долго. А у *L. glaberrimum* сохранность молодых семян с неотвердевшим экзокарпием осуществляется в осыпи, поэтому они легко извлекаются при незначительном воздействии на незакрывающуюся чашечку и несколько не задерживаются в ней после созревания. Выпадая, семена попадают в каменистую осыпь, заглубляясь при естественном её движении (Ярославцева, 2009).

Выводы

Таким образом, результаты изучения развития и строения цветка, его мужской и женской генеративных сфер, анализ процессов цветения, опыления и диссеминации показали следующее: несмотря на то, что многие признаки у *S. albida* являются типичными для семейства *Lamiaceae*, в то же время у данного вида есть специфические особенности, а именно: неполноценность длинных тычинок, оригинальное строение чашечки, которая видоизменяется в процессе цветения и сохраняется, обеспечивая диссеминацию; форма губ венчика, обуславливающая рычажный механизм движения генеративной части цветка; трансформированность цветоложа и ассиметричное расположение гинецея.

Необходимо также указать на то, что ход и особенности развития микроспорангия *S. albida*, формирование двуклеточной пыльцы в ещё закрытом бутоне свидетельствуют о свойственном данному виду явлении протерандрии; образование боль-

шого количества морфологически нормальных пыльцевых зёрен – о готовности пыльцы к опылению; наличие гетерогенной пыльцы свидетельствует об экстремальных условиях во время мейоза, а наличие полленкита на экзине является приспособлением растений к энтомофилии. На данном этапе исследования аномалий в процессе развития женских генеративных структур у *S. albida* не выявлено, а морфологические их особенности строения позволяют предположить возможность обеспечения эффективного процесса оплодотворения и формирования семян.

Все описанные признаки в целом, обеспечивают аллогамия, энтомофилию и диссеминацию, а также являются показателем высокой адаптивной способности *S. albida*, обеспечивающей эффективное возобновление вида в природных условиях.

Литература

- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826-831.
- Васильченко И.Т. Морфология прорастания губоцветных (сем. Labiatae) в связи с их систематикой // Тр. БИН АН СССР. – 1947. – Сер. I. – Вып. 6. – С. 72-104.
- Вульф Е.В. Флора Крыма. Вьюнковые – паслёновые. – М.: Колос, 1966. – Т. III – Вып. 2. – 256 с.
- Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: НБС-ННЦ, 1996. – 126 с.
- Дьяченко А.Д. До біології цвітіння *Sideritis catillaris* L. (Lamiaceae) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Тематичний збірник Інституту екології Карпат НАН України. – Львів, 2004. – Вип. 6. – С. 38-39.
- Жизнь растений. В 6-ти томах / Под ред. Тахтаджяна А. – Л.-М.: Просвещение, 1981. – Т.5(II). – 404 с.
- Камелина О.П., Дзевалтовский А.К. Семейство *Lamiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений *Davidiaceae – Asteraceae*. – Л.: Наука, 1987. – С. 225-236.
- Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений: Морфологическое описание репродуктивной структуры / [сост. В.Н. Голубев, Ю.С. Волокитин]. – Ялта: Изд-во ГНБС, 1986 а. – 44 с.
- Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений: Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры / [сост. В.Н. Голубев, Ю.С. Волокитин]. – Ялта: Изд-во ГНБС, 1986 б. – 37 с.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию семян. – Л.: Наука, 1985. – 348 с.
- Определитель высших растений Крыма / Под ред. Н.И. Рубцова– Л.: Наука, 1972. – 504 с.
- Определитель высших растений Украины / Под ред. Д.Н. Доброчаева., М.И. Котова– К.: Наукова думка, 1987. – С. 302.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Агропромиздат, 1990. – 271 с.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника: под общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. – М.: Наука, – Т. 2. – 1960. – С. 9-19.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.-Л.: Наука, 1966. – 610 с.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.

- Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Цветок. – Л.: Наука, 1975. – 352 с.
- Флора СССР. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. XX. – 555 с.
- Ходачек Е.А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Ботанический журнал. – 1970. – Т. 55, № 7. – С. 995-1010.
- Чоркина Н.Г., Чиботару А.А., Челак В.Р., Маринеску М.Ф. Цветение, опыление и семенная продуктивность у стахиса // Проблемы репродуктивной биологии растений: Тезисы докладов симпозиума (4-6 июня 1996). – Пермь, 1996. – С. 224-227.
- Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Труды ГНБС: Цитолого-эмбриологические исследования высших растений. – Ялта, 1992. – Т. 113. – С. 52-61.
- Шоферистова Е.Г. Морфогенез генеративных органов лаванды // Труды ГНБС: Исследования по физиологии, биохимии, цитологии и радиобиологии растений. – Ялта, 1970. – Т. 46. – С.178-183.
- Ярославцева А.Д. Особенности цветения и семяобразования у *Scutellaria albida* L. (сем. *Lamiaceae*) // Бюлл. ГНБС. – Ялта, 2005. – Вып. 91. – С. 97-103.
- Ярославцева А.Д. Репродуктивная биология некоторых видов семейства *Lamiaceae* Lindley: автореф. дис. ...канд. биол. наук – Ялта, 2009. – 21 с.