

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.461: 582.948.25: 581.162

doi: 10.17223/19988591/65/3

Структура популяций и семенная продуктивность гетеростильного вида *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae)

Владимир Николаевич Годин¹, Григорий Константинович Ботов²

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия

² Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-2825-0437>, godinv@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7857-4616>, gk_botov@student.mpgu.edu

Аннотация. Изучены соотношение особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками в 3 ценопопуляциях и семенная продуктивность гетеростильного многолетнего травянистого поликарпического короткокорневищного растения *Pulmonaria obscura*. Исследования проведены в условиях Московской области с 2020 по 2022 г. по общепринятым методикам. Соотношение особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками в 3 ценопопуляциях *P. obscura* статистически значимо не отличается от 1:1. Это соотношение в течение трех лет наблюдений оставалось стабильным без флуктуаций. Число сформированных семян на одной особи варьировало от 29 до 79 и не зависело от типа цветка. При свободном опылении чаще всего в плодах образуются 1 или 2 семени (71,6–87,5% плодов в общей структуре семенной продуктивности). Наиболее успешное завязывание семян и плодов наблюдается при легитимном опылении коротко- и длинностолбчатых цветков. Для *P. obscura* характерна частичная самосовместимость: при иллегитимном опылении и самоопылении наблюдается завязывание немногочисленных плодов и семян. Показатели как потенциальной, так и реальной семенной продуктивности в расчете на цветок и особь у гетеростильного вида *P. obscura* статистически значимо не различаются, что способствует поддержанию равновесного соотношения форм в ценопопуляциях.

Ключевые слова: *Pulmonaria obscura*, Boraginaceae, гетеростилия, самонесовместимость, структура популяций, семенная продуктивность

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9.

Для цитирования: Годин В.Н., Ботов Г.К. Структура популяций и семенная продуктивность гетеростильного вида *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 52–70. doi: 10.17223/19988591/65/3

Population structure and seed set of heterostylous species *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae)

Vladimir N. Godin¹, Grigorii K. Botov²

¹ Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation

² Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-2825-0437>, godinv@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7857-4616>, gk_botov@student.mpgu.edu

Summary. Self-incompatibility in plants is the mechanism preventing autogamy and promoting xenogamy. The vast majority of heteromorphic species are heterostylous. Populations of distylous species include two types of plants, S-morph (with “thrum” flowers) and L-morph (with “pin” flowers). Since the first work on this special reproductive feature, many aspects of heterostyly have been studied: its distribution in flowering plants, flower morphology, inheritance patterns, the ratio of S-morphs and L-morphs in populations, seed sets of plants with different types of flowers, etc. Despite the long history of studying heterostyly, many of these features remain unclear or unexplored for many heterostylous species. In the genus *Pulmonaria*, distyly was first described and studied in detail in the species *Pulmonaria officinalis*, while *Pulmonaria obscura* Dumort (Unspotted Lungwort) has thus far not been studied regarding distyly. The latter is a perennial herbaceous polycarpic plant with a short rhizome. Fragmentariness and contradictory data on the ratio of S- and L-morphs in the plant populations led us to identify the structure of *Pulmonaria obscura* populations in Moscow Oblast and compare the seed sets of plants with different floral types.

The ratio of S- vs. L-morphs and the seed set of *P. obscura* were studied in Moscow Oblast from 2020 to 2022. The frequencies of plants with thrum and pin flowers were studied in three populations. In all populations, the number of generative S- and L-morphs was counted on 1-m-wide transects. In each population, the number of studied plants was at least 100. The ratio of S- vs. L-morphs was investigated over three years in all three populations. The study of seed set in *P. obscura* was carried out according to the generally accepted methods. The number of ovules and seeds per flower and plant and the percentage ratio between these indicators were estimated. The number of flowers/fruits in the inflorescence/infructescence, and the number of seeds in the fruit were counted on 60 plants (10 plants with different types of flowers from three populations). The crossing system in *P. obscura* was carried out by hand pollination applying the following kinds: 1) legitimate pollination, 2) illegitimate pollination, 3) autogamy. Ten S- and L-morphs were used in each case when counting seeds. All obtained data were processed by the methods of variation statistics. Analysis of the variability of morphological parameters was performed using descriptive statistics (minimum and maximum of the indicator), and range diagrams (mean value $\pm$ error of the means and standard deviation). A comparison of the obtained values of medians of traits in different populations was carried out using the standard Mann-Whitney U test. The ordination of samples from populations was performed using the method of principal components (PCA).

The ratio of plants with pin and thrum flowers in three populations of *P. obscura* did not deviate significantly from 1:1 and remained stable without noticeable fluctuations during the three years of observations (see Tables 1 and 2). Pin and thrum flowers of *P. obscura* and plants with different types of flowers, do not differ significantly (see Fig. 1). Such features of seed sets persisted during all three years of observations. The number of ovules and seeds per flower and per generative shoot is slightly higher in

thrum flowers, but these differences are not statistically significant. The average number of seeds was 1.6 pcs. in pin flowers and 1.8 pcs. in thrum ones (see Fig. 1). Both types of flowers are characterized by an average value of the seeds/ovules ratio (from 32.7 to 55.4%), which did not depend on the year of observation. The formation of 1 or 2 seeds per fruit is most common in both floral types (see Fig. 1). As a result, such kinds of coenobia account for 71.6-87.5% of fruits. Coenobia without seeds or, on the contrary, with 4 ones are extremely rare. The frequency of fruits from both floral types does not statistically differ if 0, 1, 2 or 4 seeds are set in them. Thrum flowers have more fruits with 3 seeds than pin ones: 21.1 and 5.8%, respectively (see Fig. 1 and Table 3). The arrangement of L- and S-morphs from different populations in the first two principal components (PCA) (see Fig. 2) did not reveal differences between them and between different plants of the three populations. The first principal component (PC1 = 33.2% of variance) is closely related positively to the number of flowers, number of ovules and seeds per plant and negatively to the number of fruits that do not set seeds. The second principal component (PC2 = 27.9% of variance) correlates positively with the seeds/ovules ratio and the number of fruits with 3 seeds, and negatively with the number of fruits with 1 seed. The largest number of seeds and fruits was set in L- and S-morphs as a result of legitimate pollination (see Tables 3 and 4). In this type of pollination, the most common kind is fruits with 4 seeds. As a result of illegitimate pollination and autophily, few seeds are set and a small number of fruits are formed in L- and S-morphs (see Tables 3 and 4). In these kinds of crossings, two types of fruits are formed: some do not contain seeds, and the second sets contain 1 seed. The number of ovules and seeds in pin and thrum flowers of *P. obscura*, and S- and L-morphs, do not differ significantly, which contributes to maintaining an equal ratio of morphs in populations. The number of ovules and seeds per flower and plant in *P. obscura* did not differ statistically, which contributed to maintaining an equilibrium ratio of forms in the studied populations. For this study, *Pulmonaria obscura* appears to be characterized by partial self-compatibility: few fruits and seeds are set in the case of illegitimate pollination and autophily.

The article contains 5 Tables, 44 References.

Keywords: *Pulmonaria obscura*, Boraginaceae, heterostyly, self-incompatibly, population structure, seed set

Funding: The work is carried out in the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS № AAAA-A21-121011290026-9

For citation: Godin VN, Botov GK. Population structure and seed set of heterostylous species *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:52-70. doi: 10.17223/19988591/65/3

Введение

Самонесовместимость у растений – один из механизмов, препятствующих автогамии и способствующих ксеногамии. Выделяются две группы самонесовместимых видов: гомоморфные (все цветки самонесовместимой популяции идентичны) и гетероморфные (цветки в самонесовместимой популяции различаются морфологически). Большинство гетероморфных видов характеризуется наличием гетеростилии [1–2]. Популяции гетеростильных растений включают два (дистилия) или три (тристилия) типа особей, образующих цветки, которые различаются длиной тычинок и столбиков и, соот-

ветственно, положением пыльников и рылец [3]. Популяции дистильных видов включают особи с коротко- и длинностолбчатыми цветками. В настоящее время гетеростилия выявлена у 199 родов из 28 семейств цветковых растений [2, 4].

Начиная с первых работ по гетеростилии [5, 6], изучены многие ее особенности: распространение у цветковых растений, морфология цветков, характер наследования, соотношение особей с разными типами цветков в популяциях, их семенная продуктивность и др. [1, 3, 4, 7, 8–10]. Несмотря на длительную историю изучения гетеростилии, многие из этих характеристик остаются неясными или неизученными для большинства гетеростильных видов [11].

Соотношение особей с разными флоральными типами обычно постоянно у гетеростильных видов [6, 7, 12]. У дистильных видов соотношение особей с разными типами цветков часто составляет 1:1. Однако констатированы неоднократные случаи неравного соотношения. По сведениям разных авторов, в популяциях дистильных видов встречаются все три возможных варианта: равное или с преобладанием одной из форм [9, 10, 13–15]. При наличии интенсивного вегетативного размножения в популяциях ди- и тристильных видов часто наблюдается сильное отклонение в соотношении морф от теоретически ожидаемых 1:1 или 1:1:1 [16, 17].

На примере целого ряда видов с разностолбчатостью показано, что существует связь между структурой их популяций и способом поддержания популяций [16–18]. Например, в большинстве изученных популяций *Pulmonaria officinalis* L., у которой преобладает семенное возобновление, доминировали особи с длинностолбчатыми цветками [19–22]. Авторы связывают это с более высокой семенной продуктивностью длинностолбчатых цветков в сравнении с короткостолбчатыми. Особенно сильное влияние различий в семенной продуктивности на соотношение особей с разными флоральными формами проявлялось в небольших по размеру и численности популяциях, в которых намного чаще наблюдалось неравное соотношение особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками.

В сем. Boraginaceae описано 12 родов с дистилией: *Pulmonaria* L., *Lithospermum* L., *Lithodora* Griseb., *Amsinckia* Lehm. и др. [23, 24]. Из представителей рода *Pulmonaria* дистилия впервые была описана и подробно исследована у *P. officinalis* [5, 6]. В настоящее время к этому роду относится 18 видов за исключением одного вида (*Pulmonaria cesatiana* (Fenzl & Friedr.) Selvi, Bigazzi, Hilger & Papini), которые обладают гетеростильными цветками [24]. *Pulmonaria obscura* Dumort. (медуница неясная, или темная) в этом отношении почти не изучена. Это многолетнее травянистое поликарпическое короткостолбчатое растение [25]. Ареал вида охватывает почти всю европейскую часть России, Прибалтику, Крым, запад Западной Сибири, Скандинавию, Среднюю и Атлантическую Европу, север Средиземноморья [26]. *P. obscura* обычна в снытевых, осоково-снытевых, осоковых и зеленчуковых дубравах и производных липняках [27]. *P. obscura* относится к вегетативно-малоподвижным видам, и поддержание ее популяций осуществляется преимущественно семенным путем [25].

Предыдущие исследования показали, что благодаря наличию гетеростилии, синхронному суточному ритму цветения коротко- и длинностолбчатых цветков, формированию большого числа пыльцевых зерен в обоих типах цветков и существованию системы самонесовместимости у *P. obscura* преобладает перекрестное опыление между разными флоральными типами [28]. Однако сведения о структуре популяций и семенной продуктивности *P. obscura* крайне немногочисленны. Из литературы следует, что в трех популяциях выявлено равное соотношение особей с разными типами цветков [29, 30], в одной преобладала длинностолбчатая форма [31], в другой – короткостолбчатая [29]. Согласно данным J.M. Olesen [30], в плодах, сформированных из коротко- и длинностолбчатых цветков *P. obscura*, образуется сходное число семян – 2,1 и 2,3 шт. соответственно. Фрагментарность и противоречивые сведения о соотношении гетеростильных особей в популяциях предопределили цель данной работы – выявление структуры ценопопуляций *Pulmonaria obscura* в Московской области и сравнение семенной продуктивности особей с разными флоральными типами.

Материалы и методики исследования

Соотношение особей с разными типами цветков и семенная продуктивность *P. obscura* изучены в естественных условиях Московской области с 2020 по 2022 г. Частоты особей, образующих коротко- и длинностолбчатые цветки, исследованы в трех ценопопуляциях. В каждой ценопопуляции закладывали трансекты шириной 1 м и подсчитывали число генеративных особей, несущих разные флоральные типы. Длина трансекты варьировала от 20 м (ценопопуляции 2 и 3) до 50 м (ценопопуляция 1). В каждой ценопопуляции число проанализированных особей было не менее 100. Во всех ценопопуляциях изучена динамика соотношения особей с разными типами цветков в течение трех лет. Оценка частот половых фенотипов проведена с учетом рекомендаций R.R. Sokal и F.J. Rohlf [34], при этом определяли среднее значение частот особей с разными флоральными типами и его ошибку. Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот половых фенотипов в ценопопуляциях использован критерий G. Величина G распределена как хи-квадрат, а число степеней свободы вычисляется по формуле: $df = (k - 1) * (l - 1)$, где k – число сравниваемых ЦП; l – число фенотипов.

1. Московская область, Истринский р-н, окр. с. Павловская Слобода. 55°47'53,4"N 37°04'55,9"E. Еле-сосняк зеленчуково-волосистоосоковый. Общее проективное покрытие (ОПП) – 70%, проективное покрытие вида (ППВ) – 3%. Доминанты травяного покрова: *Carex pilosa* Scop., *Galeobdolon luteum* Huds., *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L.

2. Московская область, городской округ Мытищи, окр. п. Нагорное. 55°54'19,5"N 37°36'57,0"E. Липо-ельник медуницево-зеленчуковый. ОПП – 95%, ППВ – 20%. Доминанты травяного покрова: *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Ajuga reptans* L., *Aegopodium podagraria*.

3. Московская область, Одинцовский городской округ, окр. г. Одинцово. 55°41'43,6"N 37°15'48,8"E. Дубо-липо-ельник зеленчуково-волосистоосоковый. ОПП – 60%, ППВ – 10%. Доминанты травяного покрова: *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Pulmonaria obscura*, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth.

Изученные ценопопуляции различались плотностью особей *P. obscura*: в ценопопуляции 1 данный вид имел минимальную плотность (2,1 особи на 1 м²), в ценопопуляции 2 – максимальную (10,3 шт./м²), в ценопопуляции 3 – промежуточную (5,6 шт./м²).

Изучение семенной продуктивности *P. obscura* проведено по общепринятой методике [32, 33]. Из показателей семенной продуктивности оценивали потенциальную семенную продуктивность (число семязачатков на цветок и особь), реальную семенную продуктивность (число завязавшихся семян на цветок и особь), процентное соотношение между этими показателями – процент завязывания семян (процент плодоцветения). Для этого на 60 модельных особях (по 10 особей с разными типами цветков из трех ценопопуляций) подсчитывали число цветков и плодов в соцветии, число семян в плоде. Учет числа завязавшихся плодов осуществляли в фазу начала их созревания, когда нет потерь от осыпания и хорошо отличаются сформированные семена от недоразвитых. Для представителей сем. Boraginaceae характерны плоды ценобии, состоящие из четырех односемянных мерикарпиев – эремов. Далее по тексту для единообразия использованы термины «семя» и «плод».

Во время цветения *P. obscura* проведены наблюдения над частотой и численностью насекомых-опылителей, посещающих ее цветки. Отмечали число посещений насекомыми этикетированных цветков за период их функционирования (4–5 дней) и их систематическую принадлежность.

Для изучения системы скрещивания у *P. obscura* проводили следующие варианты искусственного опыления. В каждом варианте при подсчете семян использовали по 10 особей, несущих разные типы цветков.

1. Легитимное опыление. Проводили скрещивание кастрированных коротко- и длинностолбчатых цветков пылью особей с противоположным типом цветков. Перед скрещиванием с модельных растений удаляли все цветки, оставляя только бутоны, и помещали растения под пергаментные изоляторы. За день до скрещивания кастрировали цветки. Заблаговременное удаление тычинок из цветков связано с тем, что пыльники начинают растрескиваться, когда цветок находится в стадии рыхлого бутона. Тем самым исключается вероятность попадания собственной пыли на рыльце. Утром следующего дня переносили пыльцу на рыльца из цветков противоположного типа. Цветки до полного созревания семян оставляли под изолятором.

2. Иллегитимное опыление. Скрещивание кастрированных коротко- и длинностолбчатых цветков пылью особей с таким же типом цветков. В этом варианте опыта за день до скрещивания кастрировали цветки. Заблаговременное удаление тычинок из цветков связано с тем, что пыльники начинают растрескиваться, когда цветок находится в стадии рыхлого бутона. Тем самым исключается вероятность попадания собственной пыли

на рыльце. Пыльцу короткостолбчатых цветков одних растений переносили на рыльца кастрированных короткостолбчатых цветков других растений. Аналогичным образом поступали с длинностолбчатыми цветками. Опыленные цветки изолировали до полного созревания семян.

3. Самоопыление. Соцветия с некастрированными коротко- и длинностолбчатыми цветками до их раскрытия опыляли собственной пылью и помещали под пергаментные изоляторы.

Все варианты искусственного опыления проводили в первой половине цветения вида. Поэтому использованы в качестве доноров пыльцы цветки, расположенные в основании соцветия и, соответственно, раскрывающиеся раньше. Смесь пыльцы таких цветков в первый их день цветения хранилась в стеклянной таре при температуре 3–5°C. Фертильность хранящейся пыльцы проверялась в лабораторных условиях при помощи окрашивания ацетокармином. В качестве цветков-реципиентов использованы цветки, формирующиеся преимущественно в средней и верхней частях соцветия.

Все полученные данные обработаны методами вариационной статистики [34]. Предварительный анализ выборок из каждой ценопопуляции при помощи медианных коэффициентов асимметрии и эксцесса показал, что большая часть изученных параметров имела статистически значимое отличие от нормального распределения. Поэтому в дальнейшем анализ данных проводили с помощью таких порядковых статистических показателей, как медиана признака, стандартная ошибка медианы, медианные асимметрия и эксцесс [35]. Например, для таких показателей семенной продуктивности, как число семян на плод, число цветков, семязачатков и плодов на генеративный побег и особь, вычисленные значения медианных асимметрии и эксцесса варьировали от –0,41 до –0,20 и от 0,19 до 0,89 (для нормального распределения оба эти коэффициента равны 0). Сравнение медиан проводили с помощью стандартного критерия t-Стюдента. Сравнение показателей семенной продуктивности в разные годы исследования в каждой ценопопуляции, а также из разных ценопопуляций отдельно для двух типов особей не выявило существенных различий между ними, поэтому выборки были объединены для получения обобщенной характеристики. Например, не выявлена статистическая значимость различий по числу семязачатков ($t = 1,232$, $p = 0,172$) и семян ($t = 1,434$, $p = 0,144$) в расчете на цветок, генеративный побег (по числу семязачатков $t = 0,878$, $p = 0,236$, по числу семян $t = 0,402$, $p = 0,363$) и особь (по числу семязачатков $t = 1,661$, $p = 0,119$, по числу семян $t = 1,280$, $p = 0,164$) из ценопопуляций с разной плотностью *P. obscura*. Сравнение частот плодов с разным числом завязавшихся семян осуществляли с помощью критерия хи-квадрат (χ^2).

Все данные были обработаны в программе Statistica 10.0 (Statsoft Inc., Tulsa, OK, USA) и Microsoft® Excel for Mac (version 16.66.1).

Результаты исследования

Соотношение особей с разными типами цветков в ценопопуляциях.
Соотношение особей с разными типами цветков в трех ценопопуляциях

P. obscura статистически значимо не отличается от 1:1 (табл. 1). Доля особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками в одной и той же ценопопуляции не претерпевала заметных изменений в течение трех лет наблюдений: соотношение особей с разными типами цветков оставалось стабильным (табл. 2).

Таблица 1 [Table 1]

Структура изученных ценопопуляций *Pulmonaria obscura* в Московской области в 2020 г.
[Population structure of *Pulmonaria obscura* in the Moscow region in 2020]

Номер ценопопуляции [No population]	Число изученных особей, шт. [No individuals, pcs]	Особь с короткостолбчатыми цветками, % [Individuals with thrum flowers, %]	Особь с длинностолбчатыми цветками, % [Individuals with pin flowers, %]	G	p
1	200	49,0 ± 3,6	51,0 ± 3,6	0,020	0,887
2	165	51,5 ± 3,9	48,5 ± 3,9	0,152	0,697
3	135	51,1 ± 4,3	48,9 ± 4,3	0,067	0,796

Примечание. Участие половых форм представлено в виде $M \pm m$, где M – среднее арифметическое значение признака; m – его ошибка; G – коэффициент достоверности различий соотношения половых форм.

[Note. M - mean value; m - mean error, G - G test].

Семенная продуктивность особей с разными типами цветков. Статистическая значимость различий по всем изученным показателям семенной продуктивности (табл. 3) коротко- и длинностолбчатых цветков *P. obscura*, а также особей, образующих эти типы цветков, не выявлена. Такие особенности семенной продуктивности сохранялись в течение всех трех лет наблюдений. Так, число сформированных семян на одной особи варьировало от 29 до 79 и не зависело от типа цветка. Потенциальная и реальная семенная продуктивность в расчете как на цветок, так и на генеративный побег и особь немного выше у короткостолбчатых цветков, но эти различия не существенны. При свободном опылении оба типа особей характеризуются средним значением процента плодоцветения (от 32,7 до 55,4%), что не зависело от года наблюдения.

Структура семенной продуктивности. При свободном опылении у обоих флоральных типов наиболее распространенный вариант – образование 1 или 2 семян в плоде (см. табл. 3). В результате такие варианты плодов составляют 71,6–87,5%. Крайне редко встречаются плоды с незавязавшимися семенами или, наоборот, с 4 сформированными семенами. Частоты встречаемости плодов от обоих флоральных типов статистически значимо не различаются, если в них формируется 0 ($\chi^2 = 0,168$, $p = 0,682$), 1 ($\chi^2 = 0,562$, $p = 0,453$), 2 ($\chi^2 = 0,040$, $p = 0,842$) или 4 семени ($\chi^2 = 0,562$, $p = 0,453$). Короткостолбчатые цветки образуют существенно больше плодов, в которых завязалось 3 семени, чем длинностолбчатые цветки: 21,1 и 5,8% соответственно ($\chi^2 = 5,376$, $p = 0,020$) (табл. 4).

Таблица 2 [Table 2]

Структура изученных ценопопуляций *Pulmonaria obscura*
в разные годы исследования
[Population structure of *Pulmonaria obscura* in the different years of study]

Год исследования [Year]	Число изученных особей, шт. [No individuals, pcs]	Особь с короткостолбчатыми цветками, % [Individuals with thrum flowers, %]	Особь с длинностолбчатыми цветками, % [Individuals with pin flowers, %]	G	p
П 1 [Population 1]					
2020	200	49,0	51,0	0,008	0,996
2021	179	49,2	50,8		
2022	182	49,5	50,5		
ЦП 2 [Population 2]					
2020	165	51,5	48,5	0,211	0,900
2021	159	50,9	49,1		
2022	167	49,1	50,9		

Примечание. G – коэффициент достоверности различий соотношения половых форм.
 [Note. G - G test].

Таблица 3 [Table 3]

Показатели семенной продуктивности *Pulmonaria obscura*
при свободном опылении
[Fruits set in *Pulmonaria obscura* under free pollination]

Показатель [Signs]	Тип цветка [Type of flower]	Min–Max	Me ± m	p
Число семязачатков на цветок, шт. [No ovules per flower, pcs.]	К [thrum]	4	4	–
	Д [pin]	4	4	
Число семян на плод, шт. [No seeds per fruit, pcs.]	К [thrum]	0–4	2,0 ± 0,3	–
	Д [pin]	0–4	2,0 ± 0,3	
Число цветков на генеративном побеге, шт. [No flowers on generative shoot, pcs.]	К [thrum]	13–20	14,0 ± 1,4	0,689
	Д [pin]	9–16	13,0 ± 2,0	
Число семязачатков на генеративном побеге, шт. [No ovules on generative shoot, pcs.]	К [thrum]	48–84	56,0 ± 5,8	0,690
	Д [pin]	32–68	52,0 ± 8,1	
Число плодов на генеративном побеге, шт. [No fruits on generative shoot, pcs.]	К [thrum]	11–20	13,0 ± 1,7	0,705
	Д [pin]	8–17	12,0 ± 2,0	
Число семян на генеративном побеге, шт. [No seeds on generative shoot, pcs.]	К [thrum]	16–39	30,0 ± 4,9	0,103
	Д [pin]	14–28	20,0 ± 3,5	
Число генеративных побегов, шт. [No generative shoots, pcs.]	К [thrum]	1–3	2,0 ± 0,3	–
	Д [pin]	1–3	2,0 ± 0,3	
Число семязачатков на особь, шт. [No ovules per individual, pcs.]	К [thrum]	96–168	112,0 ± 11,6	0,689
	Д [pin]	64–136	104,0 ± 16,2	
Число семян на особь, шт. [No seeds per individual, pcs.]	К [thrum]	33–79	60,0 ± 9,8	0,101
	Д [pin]	29–57	40,0 ± 6,9	
Плодоцветение, % [Fruit set, %]	К [thrum]	32,7–55,4	46,4 ± 5,8	0,384
	Д [pin]	38,5–43,8	41,2 ± 1,2	

Примечание. Участие половых форм представлено в виде Me ± m, где Me – медиана признака; m – ее ошибка.
 [Note. Me - median value; m - median error].

Насекомые-опылители. На цветках данного вида отмечены насекомые двух отрядов: чешуекрылые и перепончатокрылые. Состав посетителей цветков *P. obscura* сильно зависел от погодных условий. Чешуекрылые (бабочки) фиксировались на цветках только в теплые дни и посещали обычно не более 1–3 цветков на одном растении. В связи с довольно прохладной погодой (температура в дневные часы на уровне травостоя 12–16°C) лет перепончатокрылых (разные виды шмелей) был непродолжителен (с 12 до 18 ч). Число посещений шмелями одного цветка за период его жизни (4–5 дней) составило в среднем 12. Как правило, шмель, садившийся на растение, посещал все цветки, начиная с только что раскрывшихся и заканчивая самыми старыми. Часто наблюдалось опадение венчика цветка под тяжестью тела шмеля.

Искусственное опыление цветков. Разные варианты искусственного опыления отличаются от свободного опыления как по показателям, так и по структуре семенной продуктивности (табл. 4, 5). Наибольшее число семян и плодов завязывалось у особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками в результате легитимного опыления. При этом варианте опыта наблюдалось образование только двух типов плодов: с 3 и 4 семенами, последний из которых преобладал. Кроме того, все искусственно опыленные цветки на особях сформировали плоды (плодоцветение составило 100%). При illegitimном опылении и самоопылении у особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками происходит завязывание немногочисленных семян и образование небольшого числа плодов. В этих вариантах опыта формируются два типа плодов: одни не содержат семян, вторые включают 1 семя. Наблюдаются различия между флоральными типами при illegitimном опылении: у длинностолбчатых цветков число сформированных плодов с 1 семенем статистически значимо выше, чем у короткостолбчатых цветков ($\chi^2 = 12,350$, $p < 0,0004$). Процент плодоцветения при illegitimном опылении короткостолбчатых цветков и самоопылении обоих флоральных типов ниже (5–18%), чем при свободном опылении. Напротив, процент плодоцветения при свободном опылении и при illegitimном опылении длинностолбчатых цветков близок: 40,8 и 37% соответственно. При изоляции как коротко-, так и длинностолбчатых цветков не наблюдалось формирование семян.

Таблица 4 [Table 4]

Структура семенной продуктивности *Pulmonaria obscura* при разных вариантах опыления
[Structure of seed set in *Pulmonaria obscura* under different pollination conditions]

Способ опыления [Mode of pollination]	Плоды, % [Fruits, %]				
	0 семян [0 seeds]	1 семя [1 seed]	2 семени [2 seeds]	3 семени [3 seeds]	4 семени [4 seeds]
Свободное опыление [Free pollination]					
Короткостолбчатых цветков [thrum]	4,9	36,8	34,8	21,1	2,4
Длинностолбчатых цветков [pin]	2,6	45,9	41,6	5,8	4,1
Легитимное опыление [Legitimate pollination]					
Короткостолбчатых цветков [thrum]	0	0	0	3,7	96,3
Длинностолбчатых цветков [pin]	0	0	0	4,1	95,9

Способ опыления [Mode of pollination]	Плоды, % [Fruits, %]				
	0 семян [0 seeds]	1 семя [1 seed]	2 семени [2 seeds]	3 семени [3 seeds]	4 семени [4 seeds]
Иллегитимное опыление [Illegitimate pollination]					
Короткостолбчатых цветков [thrum]	68,1	31,9	0	0	0
Длинностолбчатых цветков [pin]	8,4	91,6	0	0	0
Самоопыление [Self-pollination]					
Короткостолбчатых цветков [thrum]	85,2	14,8	0	0	0
Длинностолбчатых цветков [pin]	66,8	33,2	0	0	0
Изоляция [Isolation]					
Короткостолбчатых цветков [thrum]	100	0	0	0	0
Длинностолбчатых цветков [pin]	100	0	0	0	0

Таблица 5 [Table 5]

**Показатели семенной продуктивности *Pulmonaria obscura*
при разных вариантах опыления**
[Fruits set in *Pulmonaria obscura* under different pollination conditions]

Способ опыления [Mode of pollination]	Число цветков [Number of flowers]	Число семян [Number of seeds]	% плодуще- сти [Fruit set, (%)]
Свободное опыление [Free pollination]			
Короткостолбчатых цветков [thrum]	136	210	34,6
Длинностолбчатых цветков [pin]	141	276	40,8
Легитимное опыление [Legitimate pollination]			
Короткостолбчатых цветков [thrum]	133	479	100
Длинностолбчатых цветков [pin]	139	500	100
Иллегитимное опыление [Illegitimate pollination]			
Короткостолбчатых цветков [thrum]	143	8	18
Длинностолбчатых цветков [pin]	151	31	37
Самоопыление [Self-pollination]			
Короткостолбчатых цветков [thrum]	146	2	5
Длинностолбчатых цветков [pin]	149	5	9
Изоляция [Isolation]			
Короткостолбчатых цветков [thrum]	137	0	0
Длинностолбчатых цветков [pin]	145	0	0

Обсуждение результатов исследования

Виды рода *Pulmonaria* характеризуются наличием гетероморфной самонесовместимости [36]. Как и у большинства других дистильных видов, у близкородственного вида *Pulmonaria officinalis* семена могут образовываться теоретически только в результате опыления между коротко- и длинностолбчатыми цветками [1]. Впервые это было выявлено F. Hildebrand [5]. Однако Ch. Darwin [6] обнаружил, что некоторые растения *P. officinalis* с длинностолбчатыми цветками могли завязывать семена в результате самоопыления. Позднее R. Brys et al. [19, 20] выявили разную степень самосовместимости у *P. officinalis*: особи с длинностолбчатыми цветками характеризуются более высокой самосовместимостью, чем с короткостолбчатыми цветками. Сходные данные были получены и для других видов семейства

Boraginaceae: *Pulmonaria affinis* Jord. [37] и *Anchusa officinalis* L. [38]. У *P. obscura* плоды и семена образуются преимущественно в результате легитимного опыления между разными типами цветков. Тем не менее у *P. obscura* возможно завязывание плодов при опылении пылью цветков такого же типа (иллегитимное опыление или самоопыление). Таким образом, *P. obscura*, как и другие виды этого рода, характеризуется наличием частичной самосовместимости. Наши исследования показали, что при этом более высокой степенью самосовместимости обладают длинностолбчатые цветки по сравнению с короткостолбчатыми. Возможно, это связано с тем, что в длинностолбчатых цветках из-за пространственного расположения пыльников и рылец (реципрокная гермогамия) невозможно опыление собственной пылью. Наоборот, в короткостолбчатых цветках обильная собственная пыльца [28] может под действием гравитации при посещении цветков насекомыми оказываться на собственном рыльце. Поэтому в этих цветках отмечается более высокая степень самонесовместимости как механизм, предотвращающий автогамию. Однако оба типа цветков не образовывали плодов и семян при изоляции соцветий *P. obscura*. Отсутствие каких-либо воздействий на цветок, способствующих гравитационной автогамии, приводит к невозможности переноса пыльцы в пределах как короткостолбчатых, так и длинностолбчатых цветков. Перенос пыльцы под действием силы тяжести зафиксирован у разных таксонов цветковых растений, но наиболее часто упоминается у представителей семейств *Ariaceae*, *Ericaceae* и *Lamiaceae* [41–44]. Главное условие осуществления гравитационной автогамии в цветках – отсутствие системы самонесовместимости и взаимное пространственное расположение рылец и пыльников: последние должны располагаться выше рылец.

Изучение особенностей завязывания семян в 35 популяциях *P. officinalis* [20] показало, что семенная продуктивность в расчете на цветок значительно возрастала с увеличением плотности особей в популяции и была значительно выше у особей с длинностолбчатыми цветками, чем у особей с короткостолбчатыми (в среднем $2,38 \pm 0,06$ и $1,44 \pm 0,07$ соответственно). У *P. officinalis* средняя семенная продуктивность в расчете на цветок у особей с короткостолбчатыми цветками значительно снижалась с уменьшением размера популяции, в то время как завязывание семян несущественно зависит от площади популяции у особей с длинностолбчатыми цветками. Нами не выявлено зависимости между показателями семенной продуктивности и плотностью особей в изученных ценопопуляциях *P. obscura*. Как при высокой, так и при низкой плотности особей этого вида число семян в расчете на цветок у обоих типов особей статистически значимо не различалось. К сожалению, отсутствует информация о характере пространственного размещения особей *P. officinalis* в изученных популяциях. Особи *P. obscura* как при высокой, так и при низкой плотности особей в проанализированных нами сообществах располагались равномерно, без каких-либо скоплений особей с одним типом цветков. Это свидетельствует о том, что даже при низкой плотности особей вида возможно успешное завязывание плодов и семян. *P. obscura* относится к растениям, цветущим рано весной, когда сильно снижена конкуренция между цветущими растениями за опылителей

и посетителей. В результате даже немногочисленные насекомые способствуют успешному опылению цветков этого вида при низкой плотности особей *P. obscura* в ценопопуляциях.

Равное соотношение разных типов особей у гетеростильных растений обусловлено генетическими механизмами наследования, если в популяциях преобладает перекрестное опыление между ними и семенная продуктивность обоих типов особей не различается [7, 12]. Кроме того, выявлено, что одинаковая частота особей в популяциях с разными флоральными типами способствует наиболее эффективной системе скрещивания у гетеростильных растений [39]. *P. obscura* изучена в разных типах лесов (хвойных и смешанных) и во всех трех ценопопуляциях выявлено равное соотношение разных типов особей. Хотя специальный генетический анализ *P. obscura* нами не проводился, косвенно можно допустить характер наследования гетеростилии у этого вида. Равное соотношение особей с флоральными типами в ценопопуляциях и отсутствие различий в семенной продуктивности позволяют предположить, что у *P. obscura* гетеростилия наследуется так же, как и у близкого вида *P. officinalis* [11]. У *P. officinalis* гетеростилия контролируется одним локусом и двумя аллелями (*Ss* – короткостолбчатая форма и *ss* – длинностолбчатая), при этом *S* – доминантный аллель. Таким образом, как и у *P. officinalis*, расщепление особей в потомстве от перекрестного опыления между разными формами цветков будет 1:1 [40].

Сравнение полученных нами данных по семенной продуктивности особей *P. obscura* с разными флоральными типами и сведений из литературы показывает следующее. В условиях Московской области образуется меньше семян в расчете на плод у обоих вариантов цветков, чем на территории Бельгии [30]. Возможно, это связано с тем, что, по данным J.M. Olesen, цветки *P. obscura* активно посещаются широким кругом насекомых, в основном разными видами *Bombus*, известных как отличные опылители. По нашим наблюдениям, цветки *P. obscura* также посещаются, главным образом, разными видами шмелей, но их активность и частота посещений значительно ниже.

J.M. Olesen [30] не описал структуру семенной продуктивности изученных им популяций *P. obscura*. Тем не менее можно предположить причину довольно большой редкости у данного вида в Московской области плодов с 3 и 4 сформированными семенами при свободном опылении. Скорее всего, это обусловлено временем цветения и опыления *P. obscura*, приходящимся на середину апреля или начало мая. В это время года погодные факторы крайне изменчивы и в целом мало благоприятны для посещения цветков большим числом и широким кругом насекомых-опылителей и посетителей. В результате на рыльца переносится недостаточное число пыльцевых зерен, чтобы произошло оплодотворение сразу во всех четырех семязачатках завязи. Как следствие этого, довольно низкий процент плодоцветения (см. табл. 3) и более широкий спектр плодов по числу сформированных семян в сравнении с искусственным легитимным опылением (см. табл. 4). При проведенном искусственном легитимном опылении на рыльца попадало большее число пыльцевых зерен, в результате чего формировались преимущественно плоды с 4 семенами (см. табл. 4, 5).

Отсутствие различий в семенной продуктивности особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками, по нашему мнению, – одна из основных причин равного соотношения этих особей в изученных нами ценопопуляциях. Только по одному параметру выявлены различия между плодами от разных типов цветков: короткостолбчатые цветки образуют больше плодов, в которых завязалось 3 семени, чем длинностолбчатые цветки. Однако на общей семенной продуктивности особей с разными типами цветков это совершенно не сказалось (см. табл. 3): доля плодов с 3 семенами незначительна в общей семенной продуктивности данного вида. Некоторыми исследователями [25, 30] показано, что преобладающий способ поддержания популяций – семенной у *P. obscura*. Можно предполагать, что имеющееся вегетативное размножение будет примерно одинаковым у особей с двумя типами цветков и поэтому не будет вносить каких-либо изменений в соотношение разных типов особей.

Выводы

1. Соотношение особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками в изученных трех ценопопуляциях *P. obscura* статистически значимо не отличается от 1:1 и в течение трех лет наблюдений оставалось стабильным без заметных изменений.

2. Число сформированных семян на одной особи варьировало от 29 до 79 и не зависело от типа цветка. При свободном опылении чаще всего в плодах образуются 1 или 2 семени (71,6–87,5% плодов в общей структуре семенной продуктивности).

3. Показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности коротко- и длинностолбчатых цветков *P. obscura*, а также особей, образующих эти типы цветков, статистически значимо не различаются, что способствует поддержанию равновесного соотношения форм в ценопопуляциях.

4. Наиболее успешное завязывание семян и плодов наблюдается при легитимном опылении коротко- и длинностолбчатых цветков. *P. obscura* характеризуется наличием частичной самосовместимости, когда при illegitimном опылении и самоопылении происходит формирование немногочисленных семян и плодов.

Список источников

1. Barrett S.C.H. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis // Evolution and function of heterostyly. Monographs on Theoretical and Applied Genetics / Barrett S.C.H., editor. Springer, 1992. Vol. 15. PP. 1–29. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2_1
2. Агаджанян А.М. Распространенность и распределение гетеростилии в системе покрытосеменных // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120, № 4. С. 348–360.
3. Ganders F.R. The biology of heterostyly // New Zealand Journal of Botany. 1979. Vol. 17, № 4. PP. 607–635. doi: <https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574>
4. Naiki A. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization // Plant Species Biology. 2012. Vol. 27. № 1. PP. 3–29. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x>

5. Hildebrand F. Experimente zur dichogamie und zum dimorphismus: dimorphismus von *Pulmonaria officinalis* // Botanische Zeitung. 1865. Vol. 23, № 2. PP. 13–15.
6. Darwin Ch. The Different Forms of Flowers on Plants on the Same Species. London : J. Murray, 1877. 352 p.
7. Heuch I. Equilibrium populations of heterostylous plants // Theoretical Population Biology. 1979. Vol. 15, № 1. PP. 43–57. doi: [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90026-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(79)90026-1)
8. Weller S.G. The different forms of flowers – what have we learned since Darwin? // Botanical Journal of the Linnean Society. 2009. Vol. 160, № 3. PP. 249–261. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00984.x>
9. Гонтарь Э.М. Характеристика ценопопуляций *Primula macrocalyx* (Primulaceae) в связи с гетеростилией // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, № 1. С. 90–97.
10. Демьянова Е.И. О полиморфизме некоторых гетеростильных растений лесостепного Зауралья // Вестник Пермского университета. Биология. 2014. Вып. 2. С. 10–17.
11. Lewis D., Jones D.A. The genetics of heterostyly // Evolution and function of heterostyly. Monographs on Theoretical and Applied Genetics / Barrett S.C.H., editor. Springer, 1992. Vol. 15. PP. 129–150. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2_5
12. Eckert C., Manicacci D., Barrett S.C.H. Frequency-dependent selection on morph ratios in tristylous *Lythrum salicaria* (Lythraceae) // Heredity. 1996. Vol. 77, № 6. PP. 581–588. doi: [10.1038/hdy.1996.185](https://doi.org/10.1038/hdy.1996.185)
13. Гонтарь Э.М., Жанаева Т.А. Характеристика природных и культурных популяций *Primula macrocalyx* (Primulaceae) в связи с гетеростилией // Ботанический журнал. 1997. Т. 82, № 5. С. 52–59.
14. Endels P., Jacquemyn H., Brys R., Hermy M., De Blust G. Temporal changes (1986–1999) in populations of primrose (*Primula vulgaris* Huds.) in an agricultural landscape and implications for conservation // Biological Conservation. 2002. Vol. 105, № 1. PP. 11–25. doi: [10.1016/S0006-3207\(01\)00173-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00173-2)
15. Kéry M., Matthies D., Schmid B. Demographic stochasticity in population fragments of the declining distylous perennial *Primula veris* (Primulaceae) // Basic and Applied Ecology. 2003. Vol. 4, № 3. PP. 197–206. doi: [10.1078/1439-1791-00142](https://doi.org/10.1078/1439-1791-00142)
16. Barrett S.C.H. The breeding system of *Pontederia rotundifolia* L., a tristylous species // New Phytologist. 1977. Vol. 78, № 1. PP. 209–220. doi: [10.1111/j.1469-8137.1977.tb01559.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1977.tb01559.x)
17. Eckert C.G., Barrett S.C.H. Style morph ratios in tristylous *Decodon verticillatus* (Lythraceae): selection vs. historical contingency // Ecology. 1995. Vol. 76, № 4. PP. 1051–1066. doi: <https://doi.org/10.2307/1940915>
18. Chen M.-L., Qi M.-Y., Bai B.-B., Han X. Reproductive ecology of distylous shoreside *Polygonum criopolitanum* Hance // Diversity. 2022. Vol. 14, № 3. 222. doi: [10.3390/d14030222](https://doi.org/10.3390/d14030222)
19. Brys R., Jacquemyn H., Beeckman T. Morph-ratio variation, population size and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae) // Journal of Evolutionary Biology. 2008. Vol. 21, № 5. PP. 1281–1289. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01569.x>
20. Brys R., Jacquemyn H., Hermy M., Beeckman T. Pollen deposition rates and the functioning of distyly in the perennial *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae) // Plant Systematics and Evolution. 2008. Vol. 273, № 1–2. PP. 1–12. doi: <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0003-5>
21. Brys R., Jacquemyn H. Floral display size and spatial distribution of potential mates affect pollen deposition and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae) // Plant Biology. 2010. Vol. 12, № 4. PP. 597–603. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00259.x>
22. Meeus S., Honnay O., Brys R., Jacquemyn H. Biased morph ratios and skewed mating success contribute to loss of genetic diversity in the distylous *Pulmonaria officinalis* // Annals of Botany. 2012. Vol. 109, № 1. PP. 227–235. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcr272>

23. Cohen J.I. A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of Boraginaceae: evolutionary relationships, taxonomy, and patterns of character evolution // *Cladistics*. 2013. Vol. 30. № 2. PP. 139–169. doi: <https://doi.org/10.1111/cla.12036>
24. Weigend M., Selvi F., Thomas D.C., Hilger H.H. Boraginaceae // *Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants*. Springer. 2016. Vol. 14. PP. 41–102. doi: [10.1007/978-3-319-28534-4_5](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_5)
25. Смирнова О.В. Медунца неясная // *Биологическая флора Московской области*. М. : МГУ, 1978. Вып. 4. С. 179–190.
26. Доброчаева Д.Н. Сем. 140. Boraginaceae Juss. – Бурачниковые // *Флора европейской части СССР*. Л. : Наука, 1981. Т. 5. С. 113–179.
27. Воробьев Д.В. Типы лесов европейской части СССР. Киев : Изд-во АН УССР, 1953. 452 с.
28. Годин В.Н. Биология цветения гетеростильного вида *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae) в Московской области // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. 2023. № 1. С. 3–13. doi: [10.21685/2307-9150-2023-1-1](https://doi.org/10.21685/2307-9150-2023-1-1)
29. Gain E. Étude biométrique sur les variations de la fleur et sur l'hétérostylie de *Pulmonaria officinalis* L. // *Biometrika*. 1904. Vol. 3. № 4. PP. 398–458. doi: [10.2307/2331730](https://doi.org/10.2307/2331730)
30. Olesen J.M. Floral morphology and pollen flow in the heterostylous species *Pulmonaria obscura* Dumort (Boraginaceae) // *New Phytologist*. 1979. Vol. 82, № 3. PP. 757–767. doi: [10.1111/j.1469-8137.1979.tb01670.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb01670.x)
31. Raunkjær C. Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes // *Oversigt over det Kongelige Danske videnskabernes selskabs forhandling*. 1906. № 1. PP. 31–39.
32. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // *Ботанический журнал*. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
33. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). М. : Наука, 1981. 96 с.
34. Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York : W.H. Freeman, 2012. 937 p.
35. Sachs L. *Applied statistics: A Handbook of Techniques*. New York : Springer, 1982. 734 p.
36. Dahlgren K.V.O. Vererbung der Heterostylie bei *Fagopyrum* (nebst einigen Notizen über *Pulmonaria*) // *Hereditas*. 1922. Vol. 3, № 1. PP. 91–99. doi: [10.1111/j.1601-5223.1922.tb02725.x](https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1922.tb02725.x)
37. Richards A.J., Mitchell J. The control of incompatibility in distylous *Pulmonaria affinis* Jordan (Boraginaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1990. Vol. 104, № 4. PP. 369–380. doi: [10.1111/j.1095-8339.1990.tb02228.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02228.x)
38. Philipp M., Schou O. An unusual heteromorphic incompatibility system. Distyly, self-incompatibility, pollen load and fecundity in *Anchusa officinalis* (Boraginaceae) // *New Phytologist*. 1981. Vol. 89, № 4. PP. 693–703. doi: [10.1111/j.1469-8137.1981.tb02348.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1981.tb02348.x)
39. Mather K., De Winton D. Adaptation and counter-adaptation of the breeding system in *Primula* // *Annals of Botany*. 1941. Vol. 5, № 2. PP. 297–311. doi: [10.1093/oxfordjournals.aob.a087394](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087394)
40. Bateson W., Gregory R.P. On the inheritance of heterostylism in *Primula* // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1905. Vol. 76, № 513. PP. 581–586. doi: [10.1098/rspb.1905.0049](https://doi.org/10.1098/rspb.1905.0049)
41. Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd. II, T. I. 696 p.
42. Kerner A. von M. *Pflanzenleben*. Leipzig : Bibliographisches Institut, 1891. Bd. 2. 896 p.
43. Тихменев Е.А. Цветение и опыление некоторых Вересковых (Ericaceae) на севере Дальнего Востока // *Ботанический журнал*. 1979. Т. 64, № 4. С. 595–601.
44. Годин В.Н., Барсукова И.Н., Ботов К.Г. Семенная продуктивность *Galeobdolon luteum* (Lamiaceae) в Московской области // *Растительный мир Азиатской России*. 2022. № 3. С. 211–217. doi: [10.15372/RMAR20220303](https://doi.org/10.15372/RMAR20220303)

References

1. Barrett SCH. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. In: Evolution and function of heterostyly. Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Barrett SCH, editor. Springer, 1992;15:1-29. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2_1
2. Agadzhanian AM. The extent and distribution of heterostyly in system of angiosperms. *Uspekhi Sovremennoi Biologii*. 2000;120(4):348-360. In Russian, English Summary
3. Ganders FR. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*. 1979;17(4):607-635. doi: <https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574>
4. Naiki A. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biology*. 2012;27(1):3-29. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x>
5. Hildebrand F. Experimente zur dichogamie und zum dimorphismus: dimorphismus von *Pulmonaria officinalis*. *Botanische Zeitung*. 1865;23(2):13-15.
6. Darwin Ch. The Different Forms of Flowers on Plants on the Same Species. London: J. Murray; 1877. 352 p.
7. Heuch I. Equilibrium populations of heterostylous plants. *Theoretical Population Biology*. 1979;15(1):43-57. doi: [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90026-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(79)90026-1)
8. Weller SG. The different forms of flowers – what have we learned since Darwin? *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2009;160(3):249-261. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00984.x>
9. Gontar EM. Characteristics of *Primula macrocalyx* (Primulaceae) coenopopulations in connection with heterostyly. *Botanicheskii zhurnal – Botanical journal*. 1988;73(1):90-97. In Russian, English Summary
10. Demyanova El. To the polymorphism of some heterostyled plants of forest-steppe of the Trans-Urals. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya – Bulletin of Perm University. Biology*. 2014;2:10-17. In Russian, English Summary
11. Lewis D, Jones DA. The genetics of heterostyly. In: Evolution and function of heterostyly. Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Barrett SCH, editor. Springer. 1992;15:129-150. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2_5
12. Eckert C, Manicacci D, Barrett SCH. Frequency-dependent selection on morph ratios in tristylous *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Heredity*. 1996;77(6):581-588. doi: [10.1038/hdy.1996.185](https://doi.org/10.1038/hdy.1996.185)
13. Gontar EM, Zhanaeva TA. The features of wildy grown and cultivated populations of *Primula macrocalyx* (Primulaceae) connected with heterostyly. *Botanicheskii zhurnal – Botanical journal*. 1997;82(5):52-59. In Russian, English Summary
14. Endels P, Jacquemyn H, Brys R, Hermy M, De Blust G. Temporal changes (1986–1999) in populations of primrose (*Primula vulgaris* Huds.) in an agricultural landscape and implications for conservation. *Biological Conservation*. 2002;105(1):11-25. doi: [10.1016/S0006-3207\(01\)00173-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00173-2)
15. Kéry M, Matthies D, Schmid B. Demographic stochasticity in population fragments of the declining distylous perennial *Primula veris* (Primulaceae). *Basic and Applied Ecology*. 2003;4(3):197-206. doi: [10.1078/1439-1791-00142](https://doi.org/10.1078/1439-1791-00142)
16. Barrett SCH. The breeding system of *Pontederia rotundifolia* L., a tristylous species. *New Phytologist*. 1977;78(1):209-220. doi: [10.1111/j.1469-8137.1977.tb01559.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1977.tb01559.x)
17. Eckert CG, Barrett SCH. Style morph ratios in tristylous *Decodon verticillatus* (Lythraceae): selection vs. historical contingency. *Ecology*. 1995;76(4):1051-1066. doi: <https://doi.org/10.2307/1940915>
18. Chen M-L, Qi M-Y, Bai B-B, Han X. Reproductive ecology of distylous shoreside *Polygonum criopolitanum* Hance. *Diversity*. 2022;14(3):222. doi: [10.3390/d14030222](https://doi.org/10.3390/d14030222)
19. Brys R, Jacquemyn H, Beeckman T. Morph-ratio variation, population size and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Journal of Evolutionary Biology*. 2008;21(5):1281-1289. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01569.x>

20. Brys R, Jacquemyn H, Hermy M, Beeckman T. Pollen deposition rates and the functioning of distyly in the perennial *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 2008;273(1-2):1-12. doi: <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0003-5>
21. Brys R, Jacquemyn H. Floral display size and spatial distribution of potential mates affect pollen deposition and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Plant Biology*. 2010;12(4):597-603. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00259.x>
22. Meeus S, Honnay O, Brys R, Jacquemyn H. Biased morph ratios and skewed mating success contribute to loss of genetic diversity in the distylous *Pulmonaria officinalis*. *Annals of Botany*. 2012;109(1):227-235. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcr272>
23. Cohen JL. A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of Boraginaceae: evolutionary relationships, taxonomy, and patterns of character evolution. *Cladistics*. 2013;30(2):139-169. doi: <https://doi.org/10.1111/cla.12036>
24. Weigend M, Selvi F, Thomas DC, Hilger HH. Boraginaceae. In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Springer, 2016;14:41-102. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_5
25. Smirnova OV. *Pulmonaria obscura*. In: Biological flora of the Moscow region. Moscow, MSU Publ.; 1978;4:179-190. In Russian
26. Dobrochaeva DN. Fam. 140. Boraginaceae Juss. In: Flora of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka Publ.; 1981;5:113-179. In Russian
27. Vorob'ev DV. Tipy lesov evropeyskoy chasti SSSR [Types of forests in the European part of the USSR]. Kiev: AS USSR; 1953. 452 p. In Russian
28. Godin VN. Flowering biology of the heterostylous plant *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae) in the Moscow region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki – University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 1:3-13. doi: <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2023-1-1> In Russian, English Summary
29. Gain E. Étude biométrique sur les variations de la fleur et sur l'hétérostylie de *Pulmonaria officinalis* L. *Biometrika*. 1904;3(4):398-458. doi: <https://doi.org/10.2307/2331730>
30. Olesen JM. Floral morphology and pollen flow in the heterostylous species *Pulmonaria obscura* Dumort (Boraginaceae). *New Phytologist*. 1979;82(3):757-767. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb01670.x>
31. Raunkjær C. Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes. *Oversigt over det Kongelige Danske videnskabernes selskabs forhandlinger*. 1906;1:31-39.
32. Vaynagiy IV. On the method of studying of seed productivity of plants. *Botanicheskii zhurnal – Botanical journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian, English Summary
33. Levina RE. Reprodukivnaya biologiya semennykh rasteniy (obzor problemy) [Reproductive biology of seed plants (Problem review)]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 96 p. In Russian
34. Sokal RR, Rohlf FJ. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New-York: W. H. Freeman; 2012. 937 p.
35. Sachs L. *Applied statistics: A Handbook of Techniques*. New-York: Springer; 1982. 734 p.
36. Dahlgren KVO. Vererbung der Heterostylie bei *Fagopyrum* (nebst einigen Notizen über *Pulmonaria*). *Hereditas*. 1922;3(1):91-99. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1922.tb02725.x>
37. Richards AJ, Mitchell J. The control of incompatibility in distylous *Pulmonaria affinis* Jordan (Boraginaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1990;104(4):369-380. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02228.x>
38. Philipp M, Schou O. An unusual heteromorphic incompatibility system. Distyly, self-incompatibility, pollen load and fecundity in *Anchusa officinalis* (Boraginaceae). *New Phytologist*. 1981;89(4):693-703. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1981.tb02348.x>
39. Mather K, De Winton D. Adaptation and counter-adaptation of the breeding system in *Primula*. *Annals of Botany*. 1941;5(2):297-311. doi: <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087394>
40. Bateson W, Gregory RP. On the inheritance of heterostylism in *Primula*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1905;76(513):581-586. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.1905.0049>

41. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II, T. I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1898. 696 p. In German
42. Kerner A. von M. Pflanzenleben. Bd. 2. Leipzig: Bibliographisches Institut; 1891. 896 p. In German
43. Tikhmenev EA. Flowering and pollination of some Ericaceae in the north of the Far East. *Botanicheskii zhurnal – Botanical journal*. 1979;64(4):595-601. In Russian, English Summary
44. Godin VN, Barsukova IN, Botov KG. Seed set of *Galeobdolon luteum* (Lamiaceae) in Moscow region. *Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2022;3:211-217. doi: 10.15372/RMAR20220303 In Russian, English Summary

Информация об авторах:

Годин Владимир Николаевич – д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории популяционной биологии и биоморфологии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2825-0437>

E-mail: godinvn@yandex.ru

Ботов Григорий Константинович – студент, кафедра ботаники Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7857-4616>

E-mail: gk_botov@student.mpgu.edu

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Vladimir N. Godin, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Leading Researcher, Laboratory of Population Biology and Biomorphology, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2825-0437>

E-mail: godinvn@yandex.ru

Grigorii K. Botov, Student, Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7857-4616>

E-mail: gk_botov@student.mpgu.edu

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 06.07.2023;
одобрена после рецензирования 14.02.2024; принята к публикации 18.03.2024.*

*The article was submitted 06.07.2023;
approved after reviewing 14.02.2024; accepted for publication 18.03.2024.*