

УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. Л. А. Николаева (Пушкарёва)^{1,*}, Т. М. Королева¹, Г. Е. Титова¹

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: pushkareva-lubov@mail.ru

Поступила в редакцию 05.06.2023 г.

После доработки 04.07.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

Подробно изучены условия произрастания *Pinguicula vulgaris* в окрестностях поселков Пудость (пойменный луг) и Глядино (суходольный луг, низинное ключевое болото) Ленинградской области и впервые произведена оценка семенной продуктивности ее особей в данных условиях. Несмотря на близкое географическое расположение и общую приуроченность обеих популяций к Ижорской возвышенности (к выходам карбонатных пород), они различаются по занимаемой площади, микрорельефу, степени освещенности особей в ходе светового дня и увлажнению почв (хотя и близкой кислотности), а также по видовому составу растительных сообществ (более богатому в Пудости). В то же время, независимо от различий в условиях произрастания, уровень завязываемости семян у особей *P. vulgaris* в обеих популяциях во все годы исследований был достаточно высоким (64–80% в Пудости, 70–72% в Глядино), что указывает на высокий потенциал возобновления вида в популяциях посредством семенного размножения. Отмечено, что основные факторы, лимитирующие численность популяций жирянок в Ленинградской области, те же, что и в других популяциях Северной Европы: интенсивное заселение территорий видами, формирующими ярус с высокой сомкнутостью и значительной высотой, вытаптывание, неблагоприятные погодные условия в период цветения и плодоношения особей, существенно снижающие их семенную продуктивность. Однако, в отличие от ряда субарктических популяций *P. vulgaris*, где снижение уровня семенной продуктивности происходит из-за низких температур в конце короткого сезона вегетации и нерегулярности репродукции (особенно при продвижении в горные условия), в Ленинградской области (с более длительным сезоном вегетации и регулярностью репродукции) уровень снижается, главным образом, вследствие длительных засушливых условий во время цветения и плодоношения особей и усиления затенения растений.

Ключевые слова: *Pinguicula vulgaris*, Lentibulariaceae, Ленинградская область, Северо-Западный регион России, семенная продуктивность, экологические условия произрастания, растительные сообщества

DOI: 10.31857/S0006813623070037, **EDN:** ESJTDK

Pinguicula vulgaris L. (жирянка обыкновенная) — многолетнее травянистое растение, являющееся, как и все остальные виды сем. Lentibulariaceae Rich., плотоядными организмами (Lloyd, 1942; Casper, 1966; Zemskova, 1981, и др.). Согласно признанной системе S. Casper (1966), во многом подтвержденной данными молекулярно-филогенетического анализа (Cieslak et al., 2005; Degtjareva et al., 2006; Shimai et al., 2021), вид относится к подроду *Pinguicula* Casper рода *Pinguicula* L. (секция *Pinguicula* Casper).

Произрастание *P. vulgaris* приурочено главным образом к северным районам Европы, Западной Сибири и Америки (с умеренным и субарктиче-

ским климатом), но в горных районах с холодным климатом она нередко встречается и на юге Европы и Сибири (Casper, 1966; Arkticheskaya..., 1983; Legendre, 2000, и др.). Во многих регионах, в том числе на территории России, это редкий вид с очень малочисленными местными популяциями. В Ленинградской области известно 13–15 местонахождений *P. vulgaris*, в том числе в окрестностях пос. Пудость и Глядино (Гатчинский и Ломоносовский р-ны соответственно). Обе территории были предложены для введения охранного статуса (Boch, 1985, 1992; Vasilevich, 1992; Budantsev, 2006), а вид отнесен к категории 1 — “виды, находящиеся под угрозой исчезновения”, к подкате-

гории — “уязвимые виды с небольшим количеством локалитетов и половозрелых особей” (Krasnaya..., 2018).

Разработка стратегии сохранения *P. vulgaris* в различных регионах нуждается в детальном изучении экологических условий ее произрастания, а также в оценке ее репродуктивного успеха в этих условиях, и, в частности, такого показателя как семенная продуктивность особей. Как известно, именно этот показатель (наряду со всхожестью семян) позволяет оценить успешность возобновления вида посредством семенного размножения в популяциях, а его сравнение в различных условиях произрастания способствует выявлению факторов, ограничивающих расселение особей вида на изучаемых территориях (Zlobin, 2009a, b). Однако сведения такого рода для *P. vulgaris*, произрастающей в Гатчинском, Ломоносовском и других районах Ленинградской области, ранее в литературе не приводились. В этом отношении гораздо полнее изучены шведские, гренландские и британские популяции данного вида, причем преимущественно в субарктических условиях (Molau, 1993; Heslop-Harrison, 2004, и др.).

Цель настоящей работы состояла в сравнительной оценке экологических условий произрастания *Pinguicula vulgaris* в двух пунктах Ленинградской области, а также различных показателей семенной продуктивности ее особей в данных местообитаниях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Условия произрастания *P. vulgaris* исследовали в ходе полевых работ в июне и июле 2021 г. в окрестностях поселков Пудость (Гатчинский район) и Глядино (Ломоносовский район) Ленинградской обл. Под популяцией в данной работе понимается локальная совокупность всех особей жирянки в исследуемых пунктах. Площадь, занимаемую популяцией, ее численность, количество половозрелых особей оценивали визуально.

Названия растений в статье приводятся в соответствии с Иллюстрированным определителем (Illyustrirovannyi..., 2006) и дополнением по (Tzvelev, 2000).

Для каждого сообщества с участием жирянки выявляли полный видовой состав сосудистых растений, указывали общее проективное покрытие (ОПП, %), проективное покрытие (ПП, %) кустарникового, травяного и мохового ярусов, оголенного грунта. Для каждого вида сосудистых растений указывалось обилие по шкале Друде, для наиболее обильных видов — проективное покрытие в %. Моховой ярус оценивался только в целом, т.к. жирянки почти не встречались в моховой дернине. В более однородных условиях в окр. пос. Пудость (злаково-разнотравный пойменный

луг) площадки для описания выделялись произвольно и обозначены как Р1, Р2 и Р3; в ходе камеральной обработки три описания этих сообществ сведены в одно, с обозначением Р1–Р3. В Глядино жирянки заселяют 3 близкорасположенных местообитания с разными сообществами: 1 — разнотравный разреженный луг на склоне над болотом, 2 — злаково-хвощово-пушицево-зеленомошное ключевое болото, 3 — открытые группировки на обочинах глинистой лесной дороги по краю невысокого леса. Эти сообщества описывались с обозначением пробной площадки в каждом как G1, G2 и G3 соответственно. Описание G3 в статье не приводится из-за очень небольшой территории, заселенной жирянками, и их малочисленности.

В обоих пунктах жирянки поселяются в местах выхода на поверхность сильно карбонатизированных подземных вод, формирующих своеобразную карбонатную горную породу — гажу (Geologicheskii ..., 1973), представляющую собой рассыпчатую порошкообразную массу углекислого кальция, смешивающуюся с глинами и образующую пласты так называемой глиноизвести; почвы относятся к типу дерново-карбонатных (Natsionalnyi Atlas pochv ..., 2022). Определение их кислотности (рН, водная вытяжка) производили в лабораторных условиях по методикам Е.В. Аринушкиной (Ari-nushkina, 1970) и Л.А. Воробьевой (Vorob'eva, 1998). С этой целью отобрали пробы верхнего почвенного слоя на всех пробных площадках (всего 6 проб). По каждой пробе проводили 3 измерения, вычисляли средние значения без расчета ошибки. Влажность почвы оценивали полевым методом (тактильно) с градациями: сухая, свежая, влажная, сырая, мокрая (Ipatov, Mirin, 2008).

Наблюдения за состоянием особей жирянки проводили в течение 6 лет (с 2016 по 2021 г.); исследования их семенной продуктивности — с 2019 по 2021 г. включительно, в соответствии с методическими рекомендациями Т.А. Работнова (Rabotnov, 1960) и И.В. Вайнагия (Vaynagi, 1974). В обоих пунктах, на каждой из пробных площадок, закладывали постоянную учетную площадку размером 2 × 2 м, аналогично обозначенные Р1–Р3 и G1–G3. На каждой учетной площадке отбирали от 10 до 30 плодов-коробочек (в зависимости от количества плодоносящих особей на площадке) и оценивали показатели потенциальной, реальной семенной продуктивности и коэффициента продуктивности. Под потенциальной семенной продуктивностью (ПСП) понимали число заложенных семязачатков в завязях растений, под реальной семенной продуктивностью (РСП) — количество полноценных семян, производимых растением, под коэффициентом продуктивности ($K_{пр}$) — соотношение потенциальной и реальной семенной продуктивности в процентах, то есть, процент завязываемости семян у растения (Levi-

на, 1981; Zlobin, 2009a, b). Поскольку в зрелых плодах жирянок неоплодотворенные семязачатки сохраняются, отличаясь от выполненных (полноценных) семян крайне мелкими размерами, потенциальную семенную продуктивность определяли путем подсчета их количества. Не полностью выполненные семена выделяли в отдельную фракцию, но относили к категории невыполненных семян. В связи с их очень незначительной долей (менее 5%), а также отсутствием повреждения насекомыми показатель условно-реальной семенной продуктивности не вводили. Все показатели семенной продуктивности рассчитывали на особь. Соцветие у *P. vulgaris* верхушечное, представлено сидячим зонтиком из нескольких цветков, который, однако, часто редуцирован до одноцветкового зонтика (Degtjareva, Sokoloff, 2012), вследствие чего во многих популяциях, в том числе в Ленинградской области, преобладают особи с единственным цветком, и соответственно, с единственным плодом (обычно одна особь — одна коробочка). После анализа показателей в лабораторных условиях семена рассеивали в пределах популяций (во избежание снижения численности их особей).

Для оценки характера аномалий в строении не полностью выполненных семян использовали их экспресс-диагностику с помощью предварительного просветления в смеси хлоралгидрат : глицерин : дист. вода = 8 : 1 : 2 (Barykina et al., 2004) и последующего просмотра временных препаратов на микроскопе Axioplan 2 с ПО AxioVision (Carl Zeiss, Germany) с использованием дифференциально-интерференционного контраста (ДИК, или техника Номарского). Микрофотографии получали с помощью цифровой камеры AxioCam MRC3 (Carl Zeiss, Germany).

Статистическую обработку данных проводили в программе STATISTICA 12 с применением описательной статистики и дисперсионного анализа. В связи с тем, что распределения большинства показателей семенной продуктивности отличались от нормального, оценку достоверности различий проводили как с параметрическим критерием Фишера (F), так и с непараметрическими критериями Манна—Уитни (z) и Краскела—Уоллиса (H).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика условий произрастания Pinguicula vulgaris и некоторые особенности развития ее особей

Обе исследуемые популяции *Pinguicula vulgaris* расположены на Ижорской возвышенности, с удалением друг от друга примерно на 20 км. Несмотря на относительную территориальную близость и приуроченность к карбонатным породам,

условия произрастания жирянок в этих местообитаниях резко различаются (табл. 1).

Популяция в Пудости расположена в центре долины в верховьях р. Ижора (шириной 100–150 м), на обширной надпойменной террасе, занятой безлесными, преимущественно разнотравными луговыми сообществами с небольшим участием невысоких кустарников (*Salix* spp., *Frangula alnus*) и подроста *Betula pendula* и *Populus tremula*, а в понижениях и старых руслах проток — осоково-моховыми и травяно-осоково-моховыми болотцами (ближе к бортам долины — с крупными кустарниками ивы и ольхи). Собственно популяция *P. vulgaris* расположена в пределах низкотравного (высотой 15–25 см) злаково-разнотравного луга с обилием трясунки *Briza media* — “трясунковый луг” (Boch, 1985), с небольшим участием низкорослых (40–50 см) кустарников *Frangula alnus* и подроста березы *Betula pendula* (рис. 1, 1a).

В Глядино жирянки заселяют местообитания на склоне (15–20°) холма, покрытого елово-ольхово-березовым лесом, в котором проходит лесная глинистая дорога; ниже дороги уже безлесный открытый склон с разнотравным разреженным луговым сообществом переходит в мелководную окраину склонового травяно-мохового ключевого болота, в котором жирянки поселяются только на открытых торфянисто-глинистых выходах гажы, избегая моховой покров и густо задернованные места (рис. 1, 2a, b).

Как видно из табл. 1, обе популяции заметно различаются по занимаемой площади и ее микро-рельефу, по продолжительности освещенности особей в ходе светового дня, степени увлажнения почвы, хотя и близкого уровня кислотности (слабощелочной). Различна и численность популяций: в Пудости она составляет около 500 особей, в Глядино — около 700.

Определенные различия проявляются и в видовом составе луговых сообществ, в которых поселяются жирянки. Помимо трясунки, характерными представителями пойменного луга в Пудости являются некоторые виды злаков (*Molinia coerulea*, *Poa angustifolia*), осок (*Carex panicea*, *C. buxbaumii*, *C. ornithopoda*), орхидных (*Epipactis palustris*, *Dactylorhiza incarnata*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Orchis militaris*), а также *Inula salicina*, *Potentilla erecta*, *Primula farinosa* и др. (табл. 2, P1–P3). Распределение особей жирянок в пределах луга неравномерное — группами из более или менее многочисленных розеток или единичными растениями, и сконцентрированы, главным образом, на плоской поверхности террасы и пологих (около 2–5°) склонах небольших повышений. При этом в средней и нижней части повышений (с умеренно-влажными и влажными условиями) растения отличаются более крупными листьями и более высокими цветоносами, но их расселение ограничено

Таблица 1. Основные характеристики местообитаний *Pinguicula vulgaris* в двух пунктах Ленинградской области
Table 1. Main characteristics of the *Pinguicula vulgaris* habitats in two localities of the Leningrad region

Основные характеристики местообитаний <i>P. vulgaris</i> Main characteristics of the <i>P. vulgaris</i> habitats	Изученные пункты Studied localities		
	Пос. Пудость Гатчинский р-н Pudost' settl. Gatchina district	Пос. Глядино Ломоносовский р-н Glyadino settl. Lomonosovsky district	
Координаты места исследований Research site coordinates	59.620368° N, 30.030025° E	59.729814° N, 29.774868° E	
Площадь, занимаемая популяцией жирянки The area occupied by the population of <i>Pinguicula</i>	200–300 м ²	50–100 м ²	
Положение в рельефе Topography	Днище речной долины The bottom of the river valley	Пологий (10–15°) склон возвышенности Gentle (10–15°) hill slope	
Микрорельеф Microtopography	Относительно ровный Relatively smooth	Неровный, с уклоном от опушки леса к болоту Uneven, sloping from the edge of the forest to the fen	
Наличие/отсутствие затенения The presence/absence of shading	Отсутствует Absent	Присутствует (частичное) Present (partial)	
Увлажненность почвы Soil moisture	Умеренно-влажная (свежая) Moderately wet	Влажная, по краю болота — сырая Moist, along the edge of the fen — wet	
Кислотность почвы, pH Acidity of the soil layer, pH	7.20–7.40	7.58–7.74	
Растительные сообщества, в которых произрастает жирянка Plant communities with occurrence of <i>Pinguicula vulgaris</i>	Злаково-разнотравный луг с крушиной и ивой Grass-forb meadow with buckthorn and willow	Разнотравный разреженный луг Sparse forb meadow	Злаково-хвощово- пушицево-зелено- мошное (гипновое) ключевое болото Grass-horsetail-cot- ton-grass-green moss spring fen
Общее проективное покрытие сообщества (ОПП) (%): Total Community Projective Cover (CPC) (%):	70–80	50–60	90
Проективное покрытие (ПП) кустарникового яруса (%) Projective cover (PC) of the shrub layer (%)	5–10	5	<1
ПП травяного яруса (%) PC grass layer (%)	60–70	40–50	60
ПП мохового яруса (%) PC moss layer (%)	20–30	20–40	80
ПП оголенного грунта (гажи) (%) PC bare ground (carbonate rock) (%)	10–20	20–30	10

Таблица 2. Состав сосудистых растений сообществ с участием жирянки обыкновенной в двух пунктах Ленинградской области**Table 2.** Vascular plant composition of the communities with occurrence of *Pinguicula vulgaris* in two localities in the Leningrad region

Названия видов Species names	Пункты исследований Study sites		
	Пос. Пудость Pudost' settl. (P1–P3)	Пос. Глядино Glyadino settl. (G1)	Пос. Глядино Glyadino settl. (G2)
Кустарники и подрост: Shrubs and undergrowth:	%, шкала Друде	%, шкала Друде	%, шкала Друде
<i>Frangula alnus</i> Mill.	2–5	1	—
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.	2	1	—
<i>Salix rosmarinifolia</i> L.	2	1	Sol
<i>Betula pendula</i> Roth.	2	5	Sp
<i>Populus tremula</i> L.	Sp	—	—
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	Sol	3	Sol
Травы: Herbs:			
<i>Molinia coerulea</i> (L.) Moench	5	—	2
<i>Centaurea jacea</i> L.	2	2	Sol
<i>Carex panicea</i> L.	2	2	1
<i>Briza media</i> L.	2	Sp–Cop ¹ gr	Sp
<i>Inula salicina</i> L.	2	Sp	Sol
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	2	Sp	Sol
<i>Carex buxbaumii</i> Wahlenb.	2	—	—
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soo	2	—	—
<i>Vicia cracca</i> L.	2	—	—
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	1	1	Sp
<i>Poa angustifolia</i> L.	1	—	—
<i>Geum rivale</i> L.	1	—	—
<i>Carex ornithopoda</i> Willd.	1	—	—
<i>Ranunculus acris</i> L.	1	—	—
<i>Potentilla anserina</i> L.	1	—	—
<i>Achillea millefolium</i> L.	1	—	—
<i>Primula farinosa</i> L.	Cop ¹ –Cop ² gr	Cop ¹ –Cop ² gr	—
<i>Pinguicula vulgaris</i> L.	Cop ¹ –Cop ² gr	Cop ¹ –Cop ² gr	Sp–Cop ¹ gr
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S. F. Gray	Sp–Cop ¹	Sp–Cop ¹	Sp
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	Sp–Cop ¹ gr	—	—
<i>Equisetum palustre</i> L.	Sp	1–3	20–30
<i>Equisetum variegatum</i> Schleich. ex Web. et Mohr.	Sp	1	1–2
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	Sp	1	—
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	Sp	Sp	—
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	Sp	Sp	—
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	Sp	Sp	—
<i>Tussilago farfara</i> L.	Sp	Sp	—
<i>Campanula glomerata</i> L.	Sp	Sol	—
<i>Carlina fennica</i> (Meusel et Kästner.) Tzvel.	Sp	Sol	—
<i>Succisa pratensis</i> Moench	Sp	—	—

Таблица 2. Окончание

Названия видов Species names	Пункты исследований Study sites		
	Пос. Пудость Pudost' settl. (P1–P3)	Пос. Глядино Glyadino settl. (G1)	Пос. Глядино Glyadino settl. (G2)
<i>Leucanthemum vulgare</i> (Vaill.) Lam.	Sp	—	Sp
<i>Orchis militaris</i> L.	Sp	—	—
<i>Galium album</i> Mill.	Sp	—	—
<i>Galium palustre</i> L.	Sp	—	—
<i>Carex serotina</i> Merat.	Sp	—	—
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.	Sp	—	—
<i>Valeriana officinalis</i> L.	Sp	—	—
<i>Listera ovata</i> (L.) R.Br.	Sol	Sp	Sp
<i>Pyrola minor</i> L.	Sol	Sp	—
<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	Sol	—	Sp
<i>Alchemilla glaucescens</i> Wallr.	Sol	—	—
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	Sol	—	—
<i>Trifolium pratense</i> L.	Sol	—	—
<i>Geranium palustre</i> L.	Sol	—	—
<i>Polygala amarella</i> Crantz	Sol	—	—
<i>Galium uliginosum</i> L.	Sol	—	—
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	Sol	—	—
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	—	Sp	—
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	—	Sp	—
<i>Herminium monorchis</i> (L.) R. Br.	—	Sp	—
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	—	Sp	—
<i>Origanum vulgare</i> L.	—	Sol	—
<i>Juncus articulatus</i> L.	—	Sol	Sp
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe	—	—	30
<i>Carex rostrata</i> Stokes	—	—	1
<i>Parnassia palustris</i> L.	—	—	Sp

Примечания: Цифрами обозначено проективное покрытие вида в %, буквами — обилие по шкале Друде для видов, у которых определение покрытия затруднительно: Sol (solitariae) — единично, Sp (sparsae) — рассеянно, Cop¹ (copiosae) — довольно обильно, но с незначительным покрытием, Cop² — обильно, но с незначительным покрытием, gr (gregaria) — группами.

Общее проективное покрытие сообщества и ярусов приведено в табл. 1.

Notes: Numbers indicate species projective coverage (%), letters indicate abundance on the Drude scale for the species for which it is difficult to determine coverage: Sol (solitariae) — solitary, Sp (sparsae) — scattered, Cop¹ (copiosae) — rather abundant, but with insignificant coverage, Cop² — abundant, but with a slight coverage, gr (gregaria) — in groups.

The total projective cover of the community and cover of different vertical layers are given in Table 1.

сомкнутостью (ОПП 70–80%) травяного яруса, а по мере подрастания — и его высотой (40–50 см). Наиболее часто жирянки встречаются на открытых участках, вблизи растений высотой 10–20 см (*Primula farinosa*, *Potentilla erecta*, *Pyrola rotundifolia*, *Orchidaceae*; рис. 1, 1b) и практически отсутствуют в зарослях девясила (*Inula salicina*) и молинии (*Molinia coerulea*).

В Глядино наибольшая концентрация особей *P. vulgaris* отмечена на коротком склоне, примыкающем к болоту — в разреженном разнотравном

луговом сообществе. В этом сообществе значительно меньше видов осок (лишь *Carex panicea*) и орхидных (*Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata* и *Herminium monorchis*), а также девясила и трясунки, при отсутствии молинии и ряда других видов, характерных для лугового сообщества в Пудости (табл. 2, G1). Как и в Пудости, предпочтительным местом поселения жирянок в Глядино также являются открытые участки с низким и разреженным травянистым ярусом, нередко вблизи растений примулы и орхидных (рис. 1, 2b). Намного

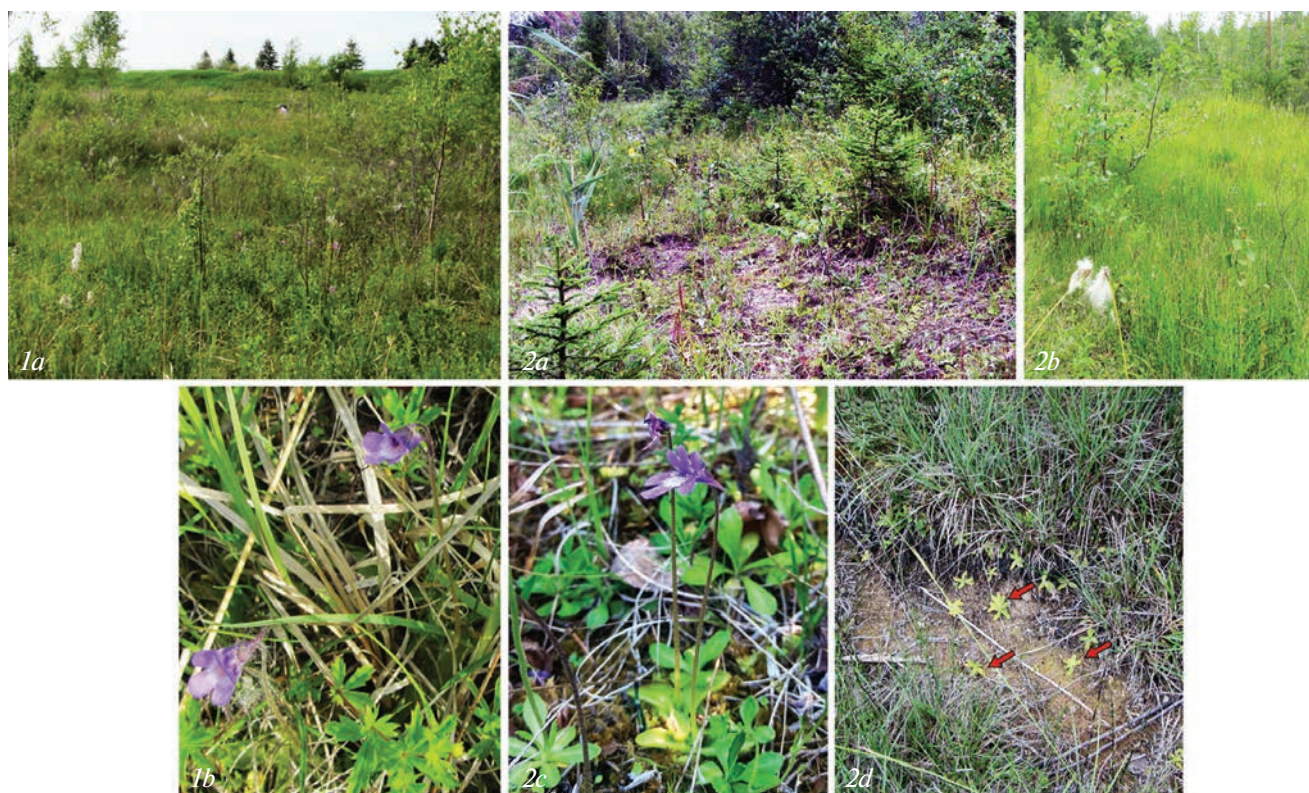


Рис. 1. Местообитания *Pinguicula vulgaris* в окрестностях поселков Пудость и Глядино.

1a, 2a, b — общий вид местообитаний (1a — Пудость, пойменный луг, 2a, b — Глядино: 2a — луг на склоне к болоту, 2b — пушицево-хвощово-зеленомошное болото), 1b, 2c — особи *P. vulgaris* рядом с невысокими растениями других видов (1b — Пудость, 2c — Глядино), 2d — особи *P. vulgaris* (красные стрелки) на оголенных выходах гачи в ключевом болоте Глядино.

Fig. 1. Habitats of *Pinguicula vulgaris* in the vicinities of Pudost' and Glyadino villages.

1a, 2a, b — general view of habitats (1a — Pudost', floodplain meadow, 2a, b — Glyadino: 2a — meadow on the slope to a spring fen, 2b — grass-horsetail-cottongrass-green moss spring fen), 1b, 2c — *P. vulgaris* plants near low plants of other species (1b — Pudost', 2c — Glyadino), 2d — *P. vulgaris* plants (red arrows) on carbonate ground outcrops in a spring fen at Glyadino.

меньше жирянки встречаются в сыром травяно-моховом болоте (табл. 2, G2), где они поселяются главным образом по краям небольших углублений на обсыхающем днище болота — на оторфованных оголенных выходах гачи, но и здесь местами бывают очень обильны — до 60–75 розеток в некоторых скоплениях особей (рис. 1, 2c). На обочинах дороги, затененной невысоким лесом (участок G3), особи жирянок немногочисленны.

Регулярные (в течение 6 лет) наблюдения за развитием растений жирянок в обеих популяциях показали, что, несмотря на определенное антропогенное воздействие (нахождение вблизи населенных пунктов), они имеют хорошее жизненное состояние, при этом для Глядино характерно большое количество растений с очень мелкими (менее 7–10 мм длиной) листьями. Обе популяции имеют достаточно высокую долю цветущих и плодоносящих особей — 40–50% (с преобладанием одноцветковых особей), причем продукция семян в них наблюдалась ежегодно (не только в 2019–2021 гг., но и в предыдущие годы наблюде-

ний). Однако, растения несколько различаются по срокам прохождения фенофаз, хотя продолжительность вегетационного периода в целом была примерно одинаковой (5–6 мес, с мая по начало октября).

Так, начало бутонизации в пудожской популяции *Pinguicula vulgaris* обычно отмечается в начале июня, а массовое цветение особей во второй половине июня (примерно с 15 по 30 июня) — в начале развития травяного яруса, при достижении им высоты 5–15 см (у кустов — до 25 см); созревание плодов и диссеминация отмечаются с третьей декады июля по первую декаду августа (включительно). Для популяции в Глядино характерны несколько более поздние фазы цветения и плодоношения (вследствие ее частичного затенения лесом): начало бутонизации — во второй декаде июня, с массовым цветением особей в третьей декаде июня — начале июля (примерно с 20 июня по 10 июля), созревание плодов (диссеминация) — с конца июля до середины августа. По мере созревания плодов и увеличения высоты и сомкнуто-

сти травяного яруса, растения жирянки, особенно в Пудости, часто становятся малозаметными. Завершение вегетации (с образованием зимующих почек — гибернакул) происходит в конце сентября — в октябре.

Следует, однако, отметить, что в 2020–2021 гг. из-за ранней и продолжительной июньской жары и засухи (рис. 2А, В) в Пудости начало цветения особей *P. vulgaris* было сдвинуто на более ранние сроки (первую декаду июня), с их массовым цветением в середине июня и созреванием плодов в первой-второй декаде июля. В отличие от этого, в Глядино этот сдвиг был незначителен и проявлялся, главным образом, в несколько более ускоренном созревании плодов, которое завершалось в конце июля — начале августа.

Семенная продуктивность *Pinguicula vulgaris*

Оценка показателей потенциальной, реальной семенной продуктивности и коэффициента продуктивности *Pinguicula vulgaris*, произрастающей в Пудости и Глядино, в 2019–2021 гг. показала, что в этих условиях для ее особей в целом характерны их высокие значения, хотя и различающиеся в разные годы исследования (табл. 3).

В обоих пунктах наблюдений за весь период исследований интервалы варьирования средних показателей семенной продуктивности (при объединении данных по всем трем учетным площадкам в одну выборку за каждый год исследований) были близки и составили соответственно для потенциальной семенной продуктивности — 139–198 и 121–214 шт., для реальной семенной продуктивности — 97–136 и 86–159 шт. При этом в 2021 г. значения этих показателей в обеих популяциях были минимальными, что особенно наглядно проявлялось в окр. пос. Глядино (рис. 3А, В, D, E). Средние значения коэффициента продуктивности в Пудости варьировали от 64 до 80%, и также были наиболее низкими в 2021 г., причем различия были достоверны по отношению к другим годам исследования ($H = 13.2$, $p = 0.0013$). В отличие от этого, в Глядино значения коэффициента продуктивности во все годы были сходными и достаточно высокими (70–72%), и достоверно не различались за весь период исследования (рис. 3С, F).

Характерно также, что значения коэффициента продуктивности у особей *P. vulgaris*, произрастающих в разных сообществах в окр. пос. Глядино, значительно отличались. В частности, наибольшие значения (от 61 до 81%, в зависимости от года исследований) наблюдались у особей, произрастающих на склоне над болотом (частично затененном невысокими деревьями и с подтоком известковых вод) и по краю болота, на обнаженных участках гжи (с постоянным освещением солнеч-

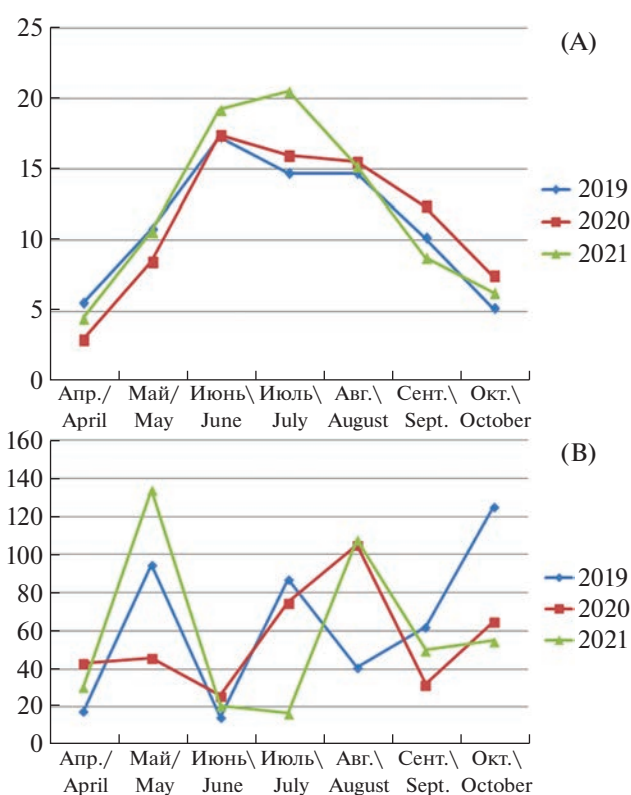


Рис. 2. Среднемесячные температуры воздуха в Белогорке (ближайшая к популяциям Глядино и Пудость метеостанция) (А). Месячные суммы выпавших осадков в Белогорке (В) (Pogoda..., 2021).

По горизонтали: месяцы наблюдения, по вертикали: градусы Цельсия (А), мм (В).

Fig. 2. Average monthly air temperatures in Belogorka (the nearest weather station to the populations of Glyadino and Pudost') (А). Monthly amounts of precipitation in Belogorka (В) (Pogoda..., 2021).

X-axis: month of the study, Y-axis: degrees Celsius (А), mm (В).

ным светом и высокой влажностью грунта) (учетные площадки G1 и G2 соответственно). Наименьшие значения этого показателя (от 54 до 62%, в зависимости от года исследований) имели особи, поселившиеся на обочине лесной дороги — на удалении от болота и в условиях наибольшей затененности лесным массивом (учетная площадка G3). В отличие от этого, в пудожской популяции, с более однородными условиями произрастания особей жирянок, значения $K_{пр}$ на всех участках (учетные площадки P1, P2, P3) во все годы были достаточно близкими (с интервалом варьирования от 60 до 82%). Значения потенциальной и реальной семенной продуктивности в обеих популяциях в отдельные годы были более высокими на одних участках, а в отдельные годы — на других, и не проявляли каких-либо заметных тенденций в распределении, исключая отмеченное выше

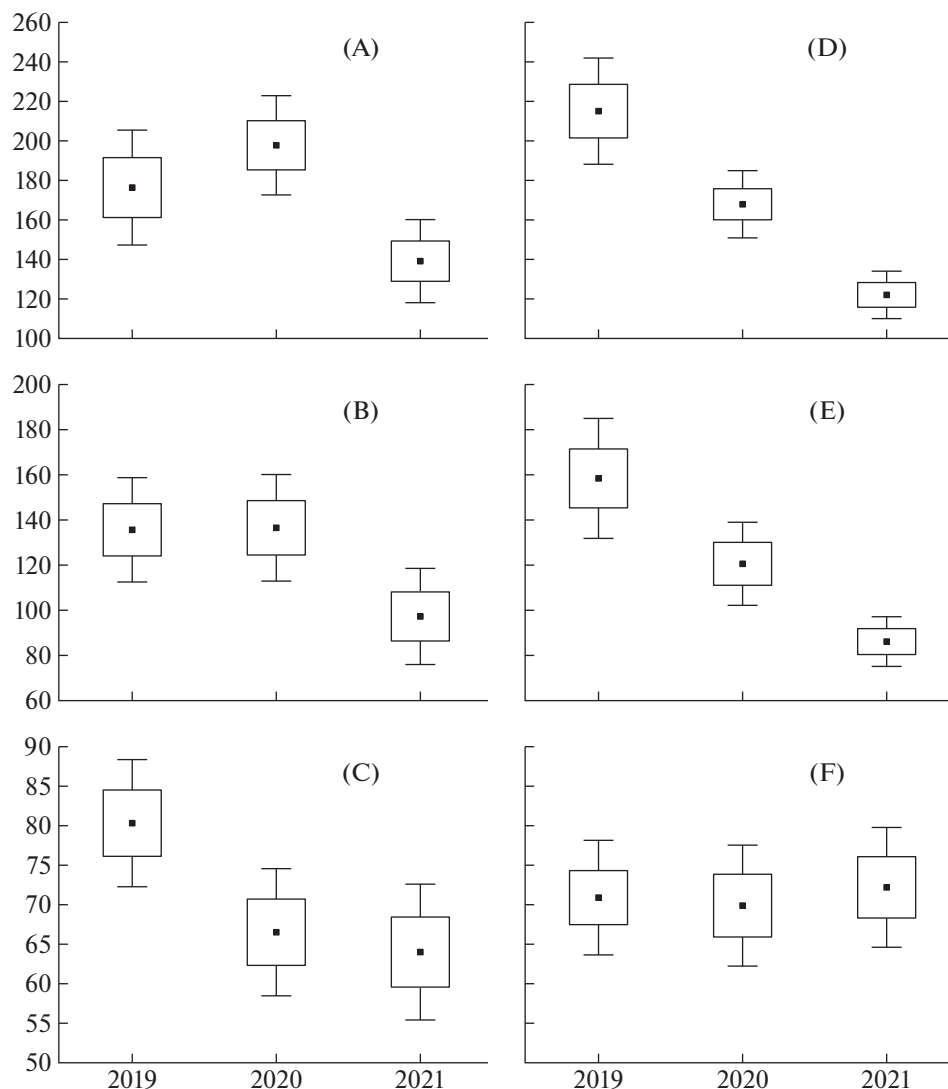


Рис. 3. Показатели семенной продуктивности *Pinguicula vulgaris* в окр. пос. Пудость (А–С) и в окр. пос. Глядино (D–F) Ленинградской области за период исследования 2019–2021 гг.

По горизонтали: годы исследования, по вертикали: А, D – потенциальная семенная продуктивность (шт.), В, Е – реальная семенная продуктивность (шт.), С, F – коэффициент продуктивности, %.

Fig. 3. Seed productivity parameters of *Pinguicula vulgaris* in the vicinity of Pudost' (A–C) and Glyadino (D–F) villages of the Leningrad Region during 2019–2021.

X-axis: years of the study, Y-axis: A, D – potential seed productivity (pcs), B, E – real seed productivity (pcs), C, F – coefficient of productivity (%).

снижение показателей в 2021 г. на всех площадках без исключения (табл. 3). В то же время, сравнительная оценка этих данных с использованием критерия Фишера показала, что у особей *P. vulgaris* в окр. пос. Глядино показатель коэффициента продуктивности $K_{пр}$ в пределах площадок G1, G2 и G3 достоверно различался лишь в 2019 г. ($F = 3.82$, $p = 0.03$), тогда как у ее особей в окр. пос. Пудость достоверные различия в значениях этого показателя на площадках P1, P2 и P3 отсутствовали во все годы исследования. Использование критерия Фишера применительно к показателям потенциальной и реальной семенной продуктив-

ности также не выявило каких-либо их достоверных различий, исключая различия в показателях потенциальной семенной продуктивности в Глядино в 2021 г. ($F = 5.4$, $p = 0.01$). Тем не менее, в целом можно отметить наличие определенного тренда к уменьшению значений коэффициента продуктивности у особей *P. vulgaris*, произрастающих в окр. пос. Глядино, при их переходе от произрастания в условиях высокой влажности и освещенности (учетные площадки G1 и G2) к таковому в условиях пониженной влажности и наибольшей затененности лесным массивом (площадка G3).

Дисперсионный анализ показателей семенной продуктивности *Pinguicula vulgaris* в двух районах Ленинградской обл. за период 2019–2021 гг. с использованием непараметрического критерия Манна–Уитни выявил неоднозначность их изменений (табл. 4). Отсутствие или наличие достоверных различий, скорее всего, обусловлено высокой степенью вариабельности показателей семенной продуктивности исследуемого вида, о чем можно судить по широте интервала варьирования и коэффициентов вариации (табл. 3).

Отдельно следует подчеркнуть высокое качество семян, формирующихся в обоих местообитаниях. Экспресс-диагностика их строения показала, что преобладающее большинство семян в обеих популяциях являлись полностью выполненными (рис. 4, 1). Как отмечено выше, доля не полностью выполненных семян была очень незначительной (менее 5%), причем такие семена обычно содержали или недоразвитый зародыш (в глобулярной стадии развития), окруженный тонким слоем эндосперма, или лишь недоразвитый, 8–10-клеточный эндосперм (рис. 4, 2–3b). Также практически не наблюдалось повреждения плодов и семян какими-либо насекомыми, то есть, значения реальной и условно-реальной семенной продуктивности были близки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что, несмотря на географическую близость и общую приуроченность к Ижорской возвышенности (к выходам карбонатных пород), исследуемые популяции *Pinguicula vulgaris* различаются по их характеристикам. Популяция в Пудости отличается существенно большей площадью – примерно в 3 раза больше, чем в Глядино, и более однородными условиями произрастания жирянок – в отличие от Глядино, где эти условия гораздо более дифференцированы (охватывают три резко различающихся местообитания). Несмотря на это, численность популяции в Пудости значительно меньше, чем в Глядино (примерно в 1.4 раза), хотя доля половозрелых особей в них различалась незначительно. Анализ видового состава растительных сообществ, в которых произрастают жирянки, показал, что, несмотря на наличие многих общих видов, пойменный луг в Пудости значительно богаче суходольного луга в Глядино, что проявляется также в присутствии в первом ряду видов, почти не встречающихся во втором.

Конкретные данные о местообитаниях и описания сообществ, включая координаты местонахождений жирянок, ранее в литературе не приводились, а сообщались только сведения о произрастании жирянки обыкновенной в этих пунктах Ленинградской области (Boch, 1985, 1992; Vasilevich, 1992) и отнесении ее к категории 1 (видов,

Таблица 4. Достоверность различий в показателях семенной продуктивности *Pinguicula vulgaris*, произрастающих в Ломоносовском и Гатчинском районах Ленинградской обл.

Table 4. Validity of differences in the parameters of seed productivity of *Pinguicula vulgaris* growing in the Lomonosov and Gatchina districts of the Leningrad Region

Показатель Parameter	Год исследования/Year		
	2019	2020	2021
ПСП PSP	2.03 (0.04)*	–1.73 (0.08)	–1.25 (0.21)
РСП RSP	1.25 (0.211)	–0.84 (0.40)	–0.26 (0.80)
К _{пр} C _{pr}	–1.96 (0.05)	0.77 (0.44)	2.40 (0.02)

Примечание. ПСП – потенциальная семенная продуктивность (экз.), РСП – реальная семенная продуктивность (экз.), К_{пр} – коэффициент продуктивности (%). * Указаны значения критерия Манна–Уитни (z), в скобках – уровень значимости (p); полужирным шрифтом выделены достоверные различия.

Note. PSP – potential seed productivity (pcs), RSP – real seed productivity (pcs), C_{pr} – coefficient of productivity (%). * Values of the Mann–Whitney criterion (z), in parentheses – level of significance (p); significant differences are highlighted in bold.

находящихся под угрозой исчезновения), к подкатегории “Уязвимые виды с небольшим количеством локалитетов и половозрелых особей” (Krasnaya..., 2018).

Большинство авторов, исследовавших условия произрастания *P. vulgaris*, а также других видов *Pinguicula* (Casper, 1966; Molau, 1993; Blanca et al., 1999; Zamora, 1999; Legendre, 2000; Heslop-Harrison, 2004; Molano-Flores, 2018, и др.), сообщают, что оптимальными местами для их поселения являются открытые местообитания, с хорошей освещенностью и высокой влажностью почв, что в целом согласуется и с нашими данными. Почвы часто являются обедненными, обычно нейтральными или щелочными; *P. vulgaris* нередко произрастает на выходах известковых пород, вблизи родниковых, проточных или стоячих вод (Casper, 1966; Legendre, 2000; Degtjareva et al., 2004, и др.), что характерно и для большинства ее популяций в Ленинградской обл., где известно около 15 местонахождений (Krasnaya..., 2018, и др.). В то же время, наши наблюдения показали, что расселение *P. vulgaris* в исследуемых пунктах Ленинградской обл. во многом лимитируется еще и степенью сомкнутости и высотой травяного яруса.

Эта зависимость особенно четко проявляется в Пудости, где злаково-разнотравный луг, в котором поселились жирянки, имеет высокую сомкнутость травяного яруса (ОПП = 70–80%), высотой до 40–50 см, в связи с чем их расселение приурочено главным образом к участкам с низ-

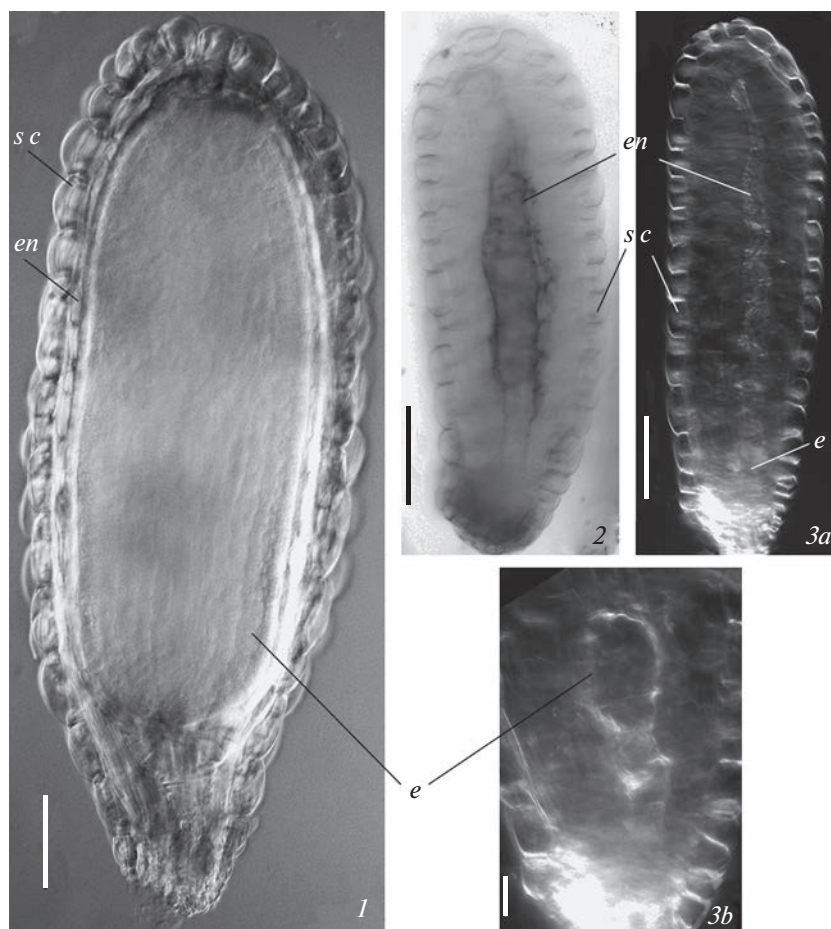


Рис. 4. Строение зрелых семян *Pinguicula vulgaris* на примере популяции в Глядино (дифференциально-интерференционный контраст).

1 – полностью выполненные семена, 2–3a – частично выполненные семена (2 – семя с недоразвитым эндоспермом, 3a – семя с недоразвитым зародышем, окруженным тонким слоем эндосперма, 3b – микропиллярная часть того же семени с зародышем увеличено). e – зародыш, sc – семенная кожура, en – эндосперм. Масштабная линейка: 1–3a – 100, 3b – 10 мкм.

Fig. 4. Structure of *Pinguicula vulgaris* mature seeds on example of Glyadino population (differential interference contrast). 1 – completely filled seeds, 2–3a – partially filled seeds (2 – seed with underdeveloped endosperm, 3a – seed with underdeveloped embryo surrounded by a thin layer of endosperm, 3b – micropylar part of the same seed with embryo at large magnification). e – embryo, sc – seed coat, en – endosperm. Scale bars: 1–3a – 100, 3b – 10 μ m.

ким и разреженным травянистым ярусом (в плотных зарослях трав и кустарников жирянки отсутствуют или единичны). В луговом сообществе в Глядино (G1) сомкнутость травяного яруса более низкая (ОПП = 50–60%), что обуславливает преимущественную концентрацию жирянок именно на этом участке популяции. Аналогичное явление наблюдается и в болотном сообществе (G2) с высоким участием пушицы, хвощей и мхов (ОПП = 90%). В этих условиях особи жирянок, как правило, малочисленны, исключая участки с оголенными оторфованными выходами гажи, где они нередко поселяются в значительном количестве. Однако, на обочинах лесной дороги (G3), также с оголенными выходами гажи и низким присутствием других видов растений, отмечается иная ситуация: жирянки здесь встречаются в малых

количествах, что явно связано со значительным затенением участка. Это подтверждается и нашими многолетними наблюдениями за данной популяцией: ранее по краю леса (с южной стороны) на отдельных открытых пространствах, заселенных лишь травянистыми видами растений, жирянки были более обильны, однако в последние годы (вероятно, вследствие активного наступления леса на болото) в этой части популяции отмечается заметное сокращение их численности.

Влияние степени сомкнутости и высоты травяного яруса растительных сообществ на расселение особей *P. vulgaris* (и других видов *Pinguicula*) ранее почти не отмечалось. Исключение составляют лишь данные некоторых британских авторов (Gilmour, Walters, 1954; Heslop-Harrison, 2004), которые сообщали, что произрастание

P. vulgaris на Британских островах приурочено, главным образом, к болотам, трясинам и влажным торфянистым пустошам, к участкам с преимущественно низкорослыми сопутствующими растениями, почти не затеняющими розетки жирянок. Именно этим фактором (а также осушением местности) объяснялась сравнительная редкость *P. vulgaris* на болотах Восточной Англии, с чрезмерной высотой растений в сообществах (Gilmour, Walters, 1954), хотя в Дорсете (южное побережье Англии) ее исчезновение более связывают с потеплением климата в регионе. Согласно Y. Heslop-Harrison (2004), в Шотландии *P. vulgaris* часто встречается на открытых каменистых откосах (между березово-можжевельниковыми лесами), но также с очень разреженным травянистым ярусом (ОПП менее 50%), представленным определенным набором видов, наиболее распространенными из которых являются осоки (*Carex demissa* Hornem. = *C. viridula* ssp. *oedocarpa* (Andersson) B. Schmid, *C. panicea* L.), злаки (*Festuca ovina* agg. L.), ситниковые (*Juncus triglumis* L.), а также *Saxifraga aizoides* L., *Thalictrum alpinum* L. и *Blindia acuta* (Hedw.) Bruch et Schimp. Помимо этого, автор отмечает, что *Pinguicula vulgaris* никогда не поселяется непосредственно на сфагнуме, вероятно в связи с ее неспособностью к конкуренции с интенсивным ростом этого растения. Сходные наблюдения Heslop-Harrison (2004) приводит и для *P. lusitanica* (L.) Raf. в условиях Британии, которая также предпочитает поселяться в промежутках между более высокими растениями (*Myrica gale* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn).

Заключая обобщение данных по условиям произрастания *Pinguicula vulgaris* в исследуемых пунктах Ленинградской области, можно предположить, что, несмотря на хорошее жизненное состояние особей этих популяций, их численность — в случае активного размножения в них видов с быстрым формированием высокого травяного яруса — может существенно сократиться. Возможно также, что более низкая численность популяции *P. vulgaris* в Пудости связана именно с этим процессом. Сокращению численности обеих популяций может способствовать и антропогенное воздействие: оба местонахождения расположены вблизи населенных пунктов и, по нашим наблюдениям, нередко посещаются их жителями, а в Глядино подвергаются и проезду транспорта. Согласно Heslop-Harrison (2004), вытаптывание, хотя и способствует большей открытости территории, тем не менее, представляет потенциальную угрозу для уничтожения многих видов растений.

Широко известно, что численность популяций растений также во многом определяется эффективностью размножения особей. Согласно литературным данным, для особей *P. vulgaris* характерно преимущественно семенное размноже-

ние; интенсивность вегетативного размножения (посредством выводковых почек — “луковичек”), особенно в арктической и субарктической зонах, низкая (Soyrinki, 1938; Karlsson, 1986; Heslop-Harrison, 2004, и др.). В ряде арктических регионов формирование луковичек у *P. vulgaris* отсутствует (Soyrinki, 1938), а в некоторых субарктических областях Швеции происходит редко (Karlsson, 1986), хотя в условиях Средней Европы их продукция является регулярным явлением (Heslop-Harrison, 2004). Наши наблюдения по *P. vulgaris* в Ленинградской области показали, что в этих условиях ее особям также свойственно главным образом семенное размножение: выводковые почки отмечались не у всех растений и, по предварительным данным, их число было невелико (1–3). Это, по-видимому, свидетельствует о большей близости исследуемых популяций *P. vulgaris* по данным показателям к популяциям в субарктических областях, чем в Средней Европе, или, по крайней мере, их промежуточном состоянии. Еще одним аргументом в пользу сказанного является и преобладание одноцветковых особей, характерное для субарктических регионов Швеции (Svensson et al., 1993; Molau, 1993; Méndez, Karlsson, 2007), Исландии (Valdés et al., 2022) и Гренландии (Heide, 1912). Такое же состояние свойственно и *P. vulgaris* из Британии и канадской Альберты (Worley, Harder, 1996; Heslop-Harrison, 2004).

Сравнительный анализ показателей семенной продуктивности у особей *P. vulgaris* в исследуемых популяциях Ленинградской области показал, что для них характерна высокая эффективность семенной репродукции. Средние значения коэффициента продуктивности в обеих популяциях — интегрального показателя оценки репродуктивного успеха в популяции (Zlobin, 2009b), достигали 60–80%, а у ряда особей — свыше 90% (см. табл. 3), причем продукция семян в них наблюдалась ежегодно, а сами семена характеризовались высоким качеством (значения реальной и условно-реальной семенной продуктивности почти не отличались). Это свидетельствует об успешности процессов опыления в обеих популяциях: известно, что особям различных популяций *P. vulgaris*, включая глядинскую, свойственно наличие как алло-, так и автогамии, причем последняя, как правило, выполняет страхующую функцию в условиях отсутствия насекомых в холодную и дождливую погоду (см. Pushkareva (Nikolaeva) et al., 2018). В обеих популяциях отмечен высокий уровень потенциальной семенной продуктивности, хотя и с несколько более широким диапазоном варьирования в Глядино, чем в Пудости, что может указывать на различия в возрастном составе этих популяций и разную степень участия их особей в вегетативном размножении (Zlobin, 2009a). Следует, однако, отметить, что в обеих по-

пуляциях присутствовали особи как с малым количеством семязачатков в завязях, так и с малым количеством семян в плодах (с потенциальной и реальной семенной продуктивностью менее 10% — см. табл. 3), но их доля являлась очень незначительной (менее 1%). Эти отклонения также могут быть связаны с возрастным составом популяций: наибольший репродуктивный выход обычно имеют средневозрастные генеративные особи, тогда как пониженный — старые и молодые (Ivshin, 1998; Zlobin, 2009a, b).

Несмотря на различия в условиях произрастания особей *P. vulgaris* в Пудости и Глядино, результаты дисперсионного анализа данных по семенной продуктивности, согласно критерию Манна–Уитни, были неоднозначными. Это свидетельствует, вероятно, о том, что различия в экологических условиях мест произрастания *P. vulgaris* в исследуемых популяциях не оказывают существенного влияния на уровень их семенной продуктивности, хотя для подтверждения этого заключения необходимо продолжение исследований, с увеличением количества учетных площадок (по крайней мере, до 5) и более продолжительным периодом наблюдений. Оценка достоверности различий с использованием критерия Краскела–Уоллиса выявила более четкую закономерность снижения ряда показателей от года формирования семян. В частности, достоверным являлось существенное снижение потенциальной и реальной семенной продуктивности в обеих популяциях в 2021 г. (по сравнению с 2019 и 2020 гг.), а также снижение коэффициента продуктивности в этот год в пудожской популяции (его понижения в Глядино не наблюдалось). Наиболее вероятное объяснение этой закономерности — различные погодные условия в ходе вегетационных периодов 2019–2021 гг., что подтверждается данными метеорологических наблюдений в районе расположения популяций (метеостанция “Белогорка”, Гатчинский р-н). Согласно этим данным, 2020 и особенно 2019 годы (с наибольшими значениями большинства показателей в обеих популяциях) отличались умеренными летними температурами и большим количеством осадков во время бутонизации, цветения и плодоношения жиронок. А в 2021 г. (с наименьшими значениями показателей) этот период был жарким и засушливым (Pogoda..., 2021, рис. 2), что позволяет сделать вывод о негативном влиянии длительных жарких и засушливых условий в период цветения и созревания семян *P. vulgaris* на уровень ее семенной продуктивности, причем такие условия, по-видимому, больше сказываются на показателях особей пудожской популяции (вследствие ее большей открытости и меньшей увлажненности по сравнению с глядинской).

Значимыми также оказались различия в уровне завязываемости семян *P. vulgaris* на различных

участках популяции в Глядино — наиболее дифференцированной по условиям ее произрастания. В частности, на участке этой популяции, затененной лесом с южной стороны, коэффициент продуктивности был ниже, чем на ее участках с постоянной освещенностью и большей влажностью (склон от леса к болоту и край болота с оголенными оторфованными выходами гажи), причем в 2019 г. различия были достоверны. Этот факт, в совокупности с выше отмеченным фактом общего сокращения численности особей *P. vulgaris* на данном участке Глядино, подтверждает негативное влияние на их состояние сильного затенения лесным массивом, что ранее также сообщалось для средиземноморской *P. vallisneriifolia* Webb (Zamora, 1999). Однако, в связи с высокой вариабельностью показателей семенной продуктивности у *P. vulgaris* на ряде площадок обеих популяций, данный факт все же нуждается в проверке.

Сведения по семенной продуктивности особей *P. vulgaris*, произрастающих в условиях Ленинградской области (северные районы Европы), получены впервые и позволяют восполнить пробелы в этом вопросе. Ранее этот аспект репродуктивной биологии *P. vulgaris* исследовался главным образом у особей субарктических популяций Европы и Северной Америки, тогда как для популяций вида в Средней Европе сообщались лишь общие сведения о производстве ее особями большого количества семян (Casper, 1966; Legendre, 2000; Heslop-Harrison, 2004, и др.).

Наши данные о высоком уровне семенной продуктивности у особей *P. vulgaris* в Ленинградской области в целом согласуются с аналогичными данными по субарктическим популяциям вида. В частности, высокие, но также несколько разные значения показателей семенной продуктивности отмечены у *P. vulgaris* из Швеции и Гренландии. По данным U. Molau (1993), у *P. vulgaris*, произрастающей в районе Абиско — самой северной части субарктической Швеции, расположенной за Полярным кругом (68.21° N, 18.49° E, 350 м над ур. м.), продукция семян, как и у жиронок в Ленинградской области, была ежегодной, с завязываемостью семян более 70%. В ее популяции в районе Латняяуре — чуть западнее Абиско и в горных условиях (68.22° N, 18.13° E, 1000 м над ур. м.), а также в одной из популяций на западе Гренландии, выше Северного фьорда (67.00° N, 50.27° E, 350 м над ур. м.), отмечены еще более высокие значения этого показателя — 80 и 92%, соответственно. О высокой завязываемости семян у *P. vulgaris* в Абиско (110–140 семян в плодах) также сообщали и другие авторы, указывая, что их формируют лишь 14% зрелых розеток в популяции, тогда как в высокогорных условиях продукция семян была нерегулярной — с перерывами в несколько лет (Karlsson, 1986, 1988; Thorén,

Karlsson, 1998). С точки зрения авторов, это связано с низкими температурами в конце сезона вегетации и длительным периодом восстановления ресурсов, необходимых для успешного производства семян в условиях короткого (2–3 мес.) вегетационного периода (см. также Heslop-Harrison, 2004).

Можно заключить, что на семенную продуктивность *P. vulgaris* в субарктических условиях, особенно при продвижении вида в горные условия, вероятно, более влияют такие факторы как сокращение вегетационного периода особей, нерегулярность их цветения и частые низкие температуры в конце сезона вегетации. В Ленинградской же области такими факторами, как отмечено выше, преимущественно являются длительные жаркие и засушливые условия в период цветения и плодоношения особей: заморозки в этом регионе в июне, как правило, редки и с небольшими понижениями температуры (Pogoda..., 2021), а вегетационный период более продолжителен (5–6 мес).

Интересно также, что, несмотря на сходство коэффициента продуктивности у особей *P. vulgaris* в Ленинградской области и шведском Абиско (64–80% в Пудости, 70–72% в Глядино, 77% в Абиско), особи последнего отличались более высокими значениями потенциальной семенной продуктивности (272 в Абиско против 140–200 в Пудости и 120–210 в Глядино). Известно, что наибольшая потенциальная семенная продуктивность обычно свойственна растениям, произрастающим в условиях эколого-ценотических оптимумов (Zlobin, 2009a). Наиболее благоприятными условиями для произрастания *P. vulgaris* считаются районы с прохладным и влажным климатом (Lloyd, 1942; Casper, 1966; Taylor, 1989; Degtjareva et al., 2004, и др.). Популяция в Абиско ближе оптимуму, так как условия региона более прохладные и влажные, чем в Ленинградской области: средние температуры в июне-августе колеблются от +9 до +12°C, а среднемесячный уровень осадков — от 35 до 68 мм, тогда как в Ленинградской области их значения составляют 15–18°C и 34–44 мм, соответственно (Swedish..., 2021; Pogoda..., 2021). Тем не менее, расположение популяций *P. vulgaris* в Ленинградской области за пределами ее эколого-ценотического оптимума в целом не оказывает заметного влияния на репродуктивное состояние ее особей. Как отмечено выше, большинство из них обладают высокой эффективностью семенной репродукции и, следовательно, высоким потенциалом для возобновления вида в популяциях посредством семенного размножения.

Однако, для окончательной оценки репродуктивного успеха *P. vulgaris* в условиях Ленинградской области необходимо изучение такого аспекта ее репродукции как биология прорастания и

всхожесть семян — конечного звена репродуктивного успеха вида в популяции (Zlobin, 2009b). Этот аспект ранее был исследован лишь у *P. vulgaris* из Глядино Ленинградской области (Titova, 2012), тогда как данные такого рода по пудожской популяции неизвестны, что диктует необходимость восполнения пробела в этой области, особенно в сравнительном плане изучения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что, несмотря на различия в экологических условиях произрастания *Pinguicula vulgaris* в двух пунктах Ленинградской области (окр. пос. Пудость и Глядино — Гатчинский и Ломоносовский р-ны, соответственно), предпочтительными местами поселения ее особей являются такие же, что и других регионах Европы и Америки. Это — открытые местообитания с хорошей освещенностью и высокой влажностью почв (нейтральных или слабощелочных, нередко известковых), слабозадержанные территории с невысоким травяным ярусом. К основным факторам, лимитирующим численность особей *P. vulgaris* в условиях Ленинградской области, можно отнести задержание и затенение (интенсивное заселение видами, формирующими ярус с высокой сомкнутостью и высотой растений) и вытапывание вследствие посещения жителями прилегающих населенных пунктов, что отмечалось и для других популяций этого вида. В эти представления укладываются и наши данные о негативном влиянии на особи жирянок активного наступления леса на один из участков в Глядино, где в последние годы наблюдается заметное сокращение их численности и редкое цветение (вследствие сильного затенения деревьями). Нельзя исключать и такой фактор, как длительное затопление особей *P. vulgaris* водой во время весенних и осенних паводков, ранее отмеченный для других видов жирянок (Molano-Flores et al., 2018).

Анализ эффективности семенной репродукции особей *P. vulgaris* — одного из важнейших факторов, определяющих численность популяций растений — в условиях Ленинградской области показал, что они обладают высоким потенциалом для возобновления вида посредством семенного размножения, с ежегодной продукцией большого количества семян высокого качества, что характерно также и для ряда субарктических популяций этого вида в районе шведского Абиско (Karlsson, 1986, 1988; Molau, 1993). В то же время, в отличие от шведских субарктических популяций *P. vulgaris*, где такими факторами обычно являются сильные заморозки в конце вегетационного периода (особенно при продвижении вида в горные условия), основным фактором, лимитирующим продукцию семян в популяциях Ленинградской об-

ласти, являются длительные жаркие и засушливые условия во время цветения и плодоношения особей; при этом их негативное влияние более сказывается на продукции семян в пудожской популяции (вследствие ее большей открытости и меньшей влажности почв по сравнению с глядинской).

Оценивая в целом данные по состоянию особей *P. vulgaris*, произрастающих в условиях двух изученных популяций Ленинградской области, можно заключить, что, несмотря на нахождение этих популяций вне эколого-фитоценотического оптимума (регионов северного полушария с субарктическим климатом), их особи характеризуются высокой жизненностью и высоким репродуктивным успехом. Однако для полной оценки последнего параметра необходимо изучение биологии прорастания и всхожести их семян — конечного звена репродуктивного успеха вида в популяциях: несмотря на производство особями *P. vulgaris* большого количества семян, их репродуктивный успех может сокращаться за счет низкой всхожести семян и гибели значительной части проростков при неблагоприятных условиях (Heslop-Harrison, 2004).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-34-90134 Аспиранты) и частично в рамках тем государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН: “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (регистрационный номер АААА-А18-118051590112-8); “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации (регистрационный номер 121032500047-1).

Авторы также искренне признательны Г.Ю. Конечной — за помощь в определении видов растений в сообществах, О.В. Галаниной — за консультации по ключевым болотам и болотным растениям, и О.В. Хитун и И.В. Лянгузовой — за помощь при обсуждении некоторых аспектов работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Arinushkina] Аринушкина Е.В. 1970. Руководство по химическому анализу почв. М. 488 с.
- [Arkticheskaya...] Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Вып. 8. Ч. 2. Семейства Plantaginaceae — Orobanchaceae, Справочный материал. 1983. Л. 52 с.
- [Barykina et al.] Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. М. 312 с.
- Blanca G., Ruíz-Rejón M., Zamora R. 1999. Taxonomic revision of the genus *Pinguicula* L. in the Iberian Peninsula. — *Folia Geobotanica*. 34 (3): 337–361. <https://doi.org/10.1007/BF02912819>
- [Boch] Боч М.С. 1985. Редкие растения болот северо-запада РСФСР и организация их охраны — *Бот. журн.* 70 (5): 688–697.
- [Boch] Боч М.С. 1992. Памятник природы “Репузи (Пудость)” — В кн.: Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. Труды БИН. Вып. 5. СПб. С. 144–149.
- [Budantsev] Буданцев А.Л. 2006. Семейство Lentibulariaceae. — В кн.: Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. М. С. 490.
- Casper S.J. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula*. Stuttgart. 209 p.
- Cieslak T., Polepalli J.S., White A., Müller K., Borsch T., Barthlott W., Steiger J., Marchant A., Legendre, L. 2005. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations — *Am. J. Bot.* 92(10): 1723–1736. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1723>
- Degtjareva G., Casper J., Hellwig F., Sokoloff D. 2004. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny. — *Bot. Jahrb. Syst.* 125: 131–152. <https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0431>
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F.H., Schmidt A.R., Steiger J., Sokoloff, D.D. 2006. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution. — *Plant Biol.* 8 (06): 778–790. <https://doi.org/10.1055/s-2006-924560>
- Degtjareva G.V., Sokoloff D.D. 2012. Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric flowers are always lateral and occurrence of early sympetaly. — *Organisms Diversity and Evolution*. 12 (2): 99–111. <https://doi.org/10.1007/s13127-012-0074-6>
- Gilmour J., Walters S.M. 1954. Wild flowers: botanizing in Britain. London. 242 p.
- [Geologicheskij...] Геологический словарь. Т. 1. 1973. М. С. 130.
- Heslop-Harrison Y. 2004. *Pinguicula* L. — *J. Ecol.* 92 (6): 1071–1118. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00942.x>
- Heide F. 1912. Lentibulariaceae (*Pinguicula*). — In: Meddelelser om Gronland 36. P. 441–481.
- [Ilyustirovannyi...] Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. 2006. М. 799 с.
- [Ipatov, Mirin] Ипатов В.С., Мишин Д.М. 2008. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. Учебно-методическое пособие. СПб. 71 с.

- [Ivshin] Ившин Н.В. 1998. Изменчивость числа семязачатков в коробочке в экологически различных популяциях *Plantago major* L. — Экология. 6: 435–440.
- Karlsson P.S. 1986. Seasonal pattern of biomass allocation in flowering and non-flowering specimens of three *Pinguicula* species. — Can. J. Bot. 64: 2872–2877.
- Karlsson P.S. 1988. Seasonal patterns of nitrogen, phosphorus and potassium utilisation by three *Pinguicula* species. — Functional Ecology. 2: 203–209.
- [Krasnaya...] Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
- Legendre L. 2000. The genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae): an overview. — Acta Botanica Gallica. 147 (1): 77–95.
<https://doi.org/10.1080/12538078.2000.10515837>
- [Levina] Левина Р.Е. 1981. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. 96 с.
- Lloyd F.E. 1942. The carnivorous plants. Waltham. 352 p.
- Méndez M., Karlsson P.S. 2007. Equivalence of three allocation currencies as estimates of reproductive allocation and somatic cost of reproduction in *Pinguicula vulgaris*. — Plant Biology. 9 (04): 462–468.
<https://doi.org/10.1055/s-2007-964965>
- Molano-Flores B., Primer S., Annis J., Feist M.A., Coons J., Digges R. 2018. Reproductive ecology of three rare North American *Pinguicula* species. — Plant Species Biology. 33 (2): 129–139.
<https://doi.org/10.1111/1442-1984.12204>
- Molau U. 1993. Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. — Arctic and Alpine Research. 25 (4): 391–402.
- [National Atlas pochv...] Национальный атлас почв Российской Федерации. 8.2. Ленинградская область. Санкт-Петербург. М 1: 2 500 000. М. <https://soil-db.ru/soilatlas/razdel-8-ispolzovanie-zemelnyh-resursov-i-pochv/8-2-regiony-rossiyskoi-federacii/leningradskaya-oblast-sankt-peterburg> (11.10.2022).
- [Pogoda...] Погода и климат. Летопись погоды в Белогорке.
<http://www.pogodaiklimat.ru/history/26069.htm> (12.12.2021).
- [Pushkareva (Nikolaeva) et al.] Пушкарева (Nikolaeva) Л.А., Виноградова Г.Ю., Титова Г.Е. 2018. Репродуктивная биология *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области. — Бот. журн. 103 (12): 1501–1513.
<https://doi.org/10.7868/S0006813618120013>
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1960. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. — В кн.: Полевая ботаника. Т. 2. М., Л. С. 20–40.
- Shimai H., Setoguchi H., Roberts D.L., Sun M. 2021. Biogeographical patterns and speciation of the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) inferred by phylogenetic analyses. — PloS one. 16(6): e0252581.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0261600>
- Soyrinki N. 1938. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. I, Allgemeiner Teil. T. 11. №1. Helsinki. 323 p.
- Svensson B.M., Carlsson B.A., Karlsson P.S., Nordell K.O. 1993. Comparative long-term demography of three species of *Pinguicula*. — J. Ecol. 635–645.
<https://doi.org/10.2307/2261662>
- [Swedish...] Swedish Meteorological and Hydrological Institute Topp Navigation. Abisko weather archive. 2021. <https://www.smhi.se/data/meteorologi/ladda-ner-meteorologiska-observationer/#param=airtemperatureInstant,stations=core,stationid=188800> (12.12.2021)
- Taylor P. 1989. The genus *Utricularia* — a taxonomic monograph. London. 724 p.
- Thorén L.M., Karlsson P.S. 1998. Effects of supplementary feeding on growth and reproduction of three carnivorous plant species in a subarctic environment. — J. Ecol. 86 (3): 501–510.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00276.x>
- [Titova] Титова Г.Е. 2012. Биология прорастания *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). — Бот. журн. 97 (9): 1137–1162.
- [Tzvelev] Цвелёв Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области. СПб. 781 с.
- Valdés A., Helmutsdóttir V.F., Marteinsdóttir B., Ehrlén J. 2022. Selection against early flowering in geothermally heated soils is associated with pollen but not prey availability in a carnivorous plant. — Am. J. Bot. 109 (11): 1693–1701.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.16047>
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1992. Памятник природы “Глядино”. — В кн.: Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. Труды БИН. Вып. 5. СПб. С. 149–154.
- [Vaynagi] Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. — Бот. журн. 59 (6): 826–831.
- [Vorob'eva] Воробьева Л.А. 1998. Химический анализ почв. М. 272 с.
- Worley A.C., Harder L.D. 1996. Size-dependent resource allocation and costs of reproduction in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). — J. Ecol. 195–206.
<https://doi.org/10.2307/2261355>
- Zamora R. 1999. Conditional outcomes of interactions: the pollinator–prey conflict of an insectivorous plant. — Ecology. 80 (3): 786–795.
- [Zemskova] Земскова Е.А. 1981. Семейство Пузырчатковые (Lentibulariaceae). — В кн.: Жизнь растений. Т. 5. Ч. 2. Цветковые растения. М. С. 460–462.
- Zlobin Yu.A. 2009a. Potential seed productivity. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems. NH. Science Publishers. 576 p.
- Zlobin Yu.A. 2009b. Real seed productivity. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems. NH. Science Publishers. 576 p.

GROWING CONDITIONS AND SEED PRODUCTIVITY OF *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) IN LENINGRAD REGION

L. A. Nikolaeva (Pushkareva)^{a, #}, T. M. Koroleva^a, and G. E. Titova^a

^aKomarov Botanical Institute RAS

Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

[#]e-mail: pushkareva-lubov@mail.ru

The growing conditions of *Pinguicula vulgaris* in the vicinity of the villages Pudost' (floodplain meadow) and Glyadino (slope meadow, lowland spring fen) in the Leningrad Region were studied in detail, and the seed productivity of its plants was evaluated in these conditions for the first time. Despite a close geographical location and a general confinedness of both populations to the Izhora Upland (to the outcrops of carbonate rocks), they differ in an occupied area and its microtopography, the degree of shading of plants during daylight, and soil moisture (though of similar acidity), and also differ in the species composition of plant communities (richer in Pudost' than in Glyadino). At the same time, regardless of the differences in growing conditions, the level of seed-setting in *P. vulgaris* plants in both populations during all the years of research was close and quite high (64–80% in Pudost', 70–72% in Glyadino), that indicates a high potential for the renewal of the species in the populations by seed propagation. It is noted that the main factors limiting the size of *Pinguicula* populations in the Leningrad Region are the same as in its other populations of Northern Europe: intense settlement of territories by the species forming a layer with high closeness and height, trampling of soils, unfavorable weather conditions during flowering and fruiting of the plants significantly reducing their seed productivity. However, unlike some subarctic populations of *P. vulgaris*, where a decrease of seed productivity occurs due to low temperatures at the end of a short growing season and irregular reproduction (especially at the species moving into mountain conditions), in populations of the Leningrad Region (with a longer growing season and regular reproduction), it decreased mainly due to a long dry periods during flowering and fruiting of the plants.

Keywords: *Pinguicula vulgaris*, Lentibulariaceae, Leningrad Region, North-Western region of Russia, seed productivity, ecological conditions of growth, plant communities

ACKNOWLEDGMENTS

Support of the work was provided by the Russian Foundation for Basic Research (project N 20-34-90134) and partially by the projects of the state assignment "Polyvariety of morphogenetical programs of plants reproductive structures development, natural and artificial models of their realization" (№ AAAA-A18-118051590112-8); "Vegetation of European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, principles of organization" (№ 121032500047-1).

The authors are sincerely grateful to G. Yu. Konechnaya for her help in identifying plant species in communities, to O. V. Galanina for her advice on spring fens and fen plants, and to O. V. Khitun and I. V. Lyanguzova for their help in discussing some aspects of the work.

REFERENCES

- Arinushkina E.V. 1970. Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv [Manual of chemical analysis of soils]. Moscow. 488 p. (In Russ.).
- Arkticheskaya flora SSSR. Kriticheskiy obzor sosudistyyh rasteniy, vstrechayushchihsya v arkticheskikh rajonah SSSR. Is. 8. P. 2. Semejstva Plantaginaceae – Orobanchaceae, Spravochnyy material [Arctic flora of the USSR. Critical review of vascular plants found in the Arctic regions of the USSR. Is. 8. P. 2. Family Plantaginaceae – Orobanchaceae, Reference material]. 1983. Leningrad. 52 p. (In Russ.).
- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhali-lova H.H., Il'ina G.M., Chubatova N.V. 2004. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike [Handbook of Botanical Microtechnics]. Moscow. 312 p. (In Russ.).
- Blanca G., Ruíz-Rejón M., Zamora R. 1999. Taxonomic revision of the genus *Pinguicula* L. in the Iberian Peninsula. — Folia Geobotanica. 34 (3): 337–361. <https://doi.org/10.1007/BF02912819>
- Boch M.S. 1985. Redkie rasteniya bolot severo-zapada RSFSR i organizatsiya ih okhrany [Rare plants of the swamps of the North-West of the RSFSR and the organization of their protection]. — Bot. Zhurn. 70 (5): 688–697 (In Russ.).
- Boch M.S. 1992. Pamyatnik prirody "Repuzi (Pudost')" [Natural monument "Repuzi (Pudost')"] — In.: Ocherki rastitel'nosti osobo okhranyaemykh prirodnikh territoriy Leningradskoy oblasti. Trudy BIN. Is. 5. St. Petersburg. P. 144–149 (In Russ.).
- Budantsev A.L. 2006. Semeystvo Lentibulariaceae [Family Lentibulariaceae]. — In.: Ilyustrirovannyy opredelitel' rasteniy Leningradskoy oblasti. Moscow. P. 490 (In Russ.).
- Casper S.J. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula*. Stuttgart. 209 p.
- Cieslak T., Polepalli J.S., White A., Müller K., Borsch T., Barthlott W., Steiger J., Marchant A., Legendre, L. 2005. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. — Am. J. Bot. 92 (10): 1723–1736. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1723>

- Degtjareva G., Casper J., Hellwig F., Sokoloff D. 2004. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny. — Bot. Jahrb. Syst. 125: 131–152.
<https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0431>
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F.H., Schmidt A.R., Steiger J., Sokoloff, D.D. 2006. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution. — Plant Biol. 8 (06): 778–790.
<https://doi.org/10.1055/s-2006-924560>
- Degtjareva G.V., Sokoloff D.D. 2012. Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric flowers are always lateral and occurrence of early sympetaly. — Organisms Diversity and Evolution. 12 (2): 99–111.
<https://doi.org/10.1007/s13127-012-0074-6>
- Geologicheskii slovar' [Geological Dictionary]. Vol. 1. 1973. Moscow. P. 130 (In Russ.).
- Gilmour J., Walters S.M. 1954. Wild flowers: botanizing in Britain. London. 242 p.
- Heslop-Harrison Y. 2004. *Pinguicula* L. — J. Ecol. 92 (6): 1071–1118.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00942.x>
- Heide F. 1912. Lentibulariaceae (*Pinguicula*). — In: Meddelelser om Gronland 36. P. 441–481.
- Ipatov V.S., Mirin D.M. 2008. Opisanie fitotsenoza: Metodicheskie rekomendatsii. Uchebno-metodicheskoe posobie [Description of phytocenosis: Methodological recommendations. Educational and methodical manual]. St. Petersburg. 71 p. (In Russ.).
- Ivshin N.V. 1998. Izmenchivost' chisla semyazchatkov v korobochke v ekologicheski razlichnykh populyatsiyakh *Plantago major* L. [Variability of the number of ovules in a box in ecologically different populations of *Plantago major* L.] — Ekologiya. 6: 435–440 (In Russ.).
- Karlsson P.S. 1986. Seasonal pattern of biomass allocation in flowering and non-flowering specimens of three *Pinguicula* species. — Can. J. Bot. 64: 2872–2877.
- Karlsson P.S. 1988. Seasonal patterns of nitrogen, phosphorus and potassium utilisation by three *Pinguicula* species. — Functional Ecology. 2: 203–209.
- Krasnaya kniga Leningradskoy oblasti: Ob'ekty rastitel'nogo mira [Red Book of the Leningrad region: Objects of the plant world.]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russ.).
- Legendre L. 2000. The genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae): an overview. — Acta Botanica Gallica. 147 (1): 77–95.
<https://doi.org/10.1080/12538078.2000.10515837>
- Levina R.E. 1981. Reproktivnaya biologiya semennykh rasteniy. Obzor problem [Reproductive biology of seed plants. Overview of the problem]. Moscow. 96 p. (In Russ.).
- Lloyd F.E. 1942. The carnivorous plants. Waltham. 352 p.
- Méndez M., Karlsson P.S. 2007. Equivalence of three allocation currencies as estimates of reproductive allocation and somatic cost of reproduction in *Pinguicula vulgaris*. — Plant Biol. 9 (04): 462–468.
<https://doi.org/10.1055/s-2007-964965>
- Molano-Flores B., Primer S., Annis J., Feist M.A., Coons J., Digges R. 2018. Reproductive ecology of three rare North American *Pinguicula* species. — Plant Species Biology. 33 (2): 129–139.
<https://doi.org/10.1111/1442-1984.12204>
- Molau U. 1993. Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. — Arctic and Alpine Research. 25 (4): 391–402.
- Natsionalnyy atlas pochv Rossiyskoy Federatsii. 8.2 Leningradskaya oblast. Saint-Petersburg [National Atlas of Soils of the Russian Federation. 8.2 Leningrad Region. Saint-Petersburg]. M 1 : 2500000. Moscow.
<https://soil-db.ru/soilatlas/razdel-8-ispolzovanie-zemelnyh-resursov-i-pochv/8-2-regiony-rossiyskoi-federatsii/leningradskaya-oblast-sankt-peterburg> (11.10.2022) (In Russ.).
- Pogoda i klimat. Letopis' pogody v Belogorke [Weather and climate. Chronicle of the weather in Belogorka.]. <http://www.pogodaiklimat.ru/history/26069.htm> (12.12.2021) (In Russ.).
- Pushkareva (Nikolaeva) L.A., Vinogradova G.Yu., Titova G.E. 2018. Reproductive biology of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) in Leningrad region. — Bot. Zhurn. 103 (12): 1501–1513 (In Russ.).
<https://doi.org/10.7868/S0006813618120013>
- Rabotnov T.A. 1960. Metody izucheniya semennogo razmnozheniya travyanistyykh rasteniy v soobshchestvakh [Methods of studying seed propagation of herbaceous plants in communities]. — In: Polevaya botanika. Vol. 2. Moscow, Leningrad. P. 20–40 (In Russ.).
- Shimai H., Setoguchi H., Roberts D.L., Sun M. 2021. Biogeographical patterns and speciation of the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) inferred by phylogenetic analyses. — PloS one. 16 (6): e0252581.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0261600>
- Soyrinki N. 1938. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. I, Allgemeiner Teil. T. 11. №1. Helsinki. 323 p.
- Svensson B.M., Carlsson B.A., Karlsson P.S., Nordell K.O. 1993. Comparative long-term demography of three species of *Pinguicula*. — J. Ecol. 635–645.
<https://doi.org/10.2307/2261662>
- Swedish Meteorological and Hydrological Institute Topp Navigation. Abisko weather archive. 2021.
<https://www.smhi.se/data/meteorologi/ladda-ner-meteorologiska-observationer/#param=airtemperature&instant,stations=core,stationid=188800> (12.12.2021)
- Taylor P. 1989. The genus *Utricularia* — a taxonomic monograph. London. 724 p.
- Thorén L.M., Karlsson P.S. 1998. Effects of supplementary feeding on growth and reproduction of three carnivorous plant species in a subarctic environment. — J. Ecol. 86 (3): 501–510.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00276.x>
- Titova G.E. 2012. Germination biology of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). — Bot. Zhurn. 97 (9): 1137–1162 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 2000. Manual of the vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod provinces). St.-Petersburg. 781 p. (In Russ.).

- Valdés A., Helmutsdóttir V.F., Marteinsdóttir B., Ehrlén J. 2022. Selection against early flowering in geothermally heated soils is associated with pollen but not prey availability in a carnivorous plant. — *Am. J. Bot.* 109 (11): 1693–1701.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.16047>
- Vasilevich V.I. 1992. Pamyatnik prirody “Glyadino” [Nature monument “Glyadino”] — In.: *Ocherki rasti-tel’nosti osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriy Leningradskoy oblasti. Trudy BIN. Is. 5. St. Petersburg.* P. 149–154 (In Russ.).
- Vaynagiy I.V. 1974. O metodike izucheniya semennoy pro-duktivnosti rasteniy [On the methodology of studying the seed productivity of plants.]. — *Bot. Zhurn.* 59 (6): 826–831 (In Russ.).
- Vorob’eva L.A. 1998. Khimicheskiy analiz pochv [Chemical analysis of soils]. Moscow. 272 p. (In Russ.).
- Worley A.C., Harder L.D. 1996. Size-dependent resource allocation and costs of reproduction in *Pinguicula vul-garis* (Lentibulariaceae). — *J. Ecol.* 195–206.
<https://doi.org/10.2307/2261355>
- Zamora R. 1999. Conditional outcomes of interactions: the pollinator–prey conflict of an insectivorous plant. — *Ecology.* 80 (3): 786–795.
- Zemskova E.A. 1981. Semejstvo Puzyrchatkovye (Lentibu-lariaceae) [Family Lentibulariaceae]. — In: *Zhizn’ ras-teniy. Vol. 5. P. 2. Tsvetkovye rasteniya. Moscow.* P. 460–462 (In Russ.).
- Zlobin Yu.A. 2009a. Potential seed productivity. — In: *Em-bryology of flowering plants. Terminology and con-cepts. Vol. 3. Reproductive systems. NH. Science Pub-lishers.* 576 p.
- Zlobin Yu.A. 2009b. Real seed productivity. — In: *Em-bryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems. NH. Science Publishers.* 576 p.