

СООБЩЕНИЯ

ГИНОДИЭЦИЯ *AJUGA REPTANS* (LAMIACEAE)
В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ© 2019 г. В. Н. Годин^{1,*}, Л. Р. Ахметгарисева¹¹Московский педагогический государственный университет
Малая Пироговская ул., 1, стр. 1, Москва, 119991, Россия^{*}e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 07.07.2019 г.

После доработки 31.07.2019 г.

Принята к публикации 02.08.2019 г.

Впервые у многолетнего вегетативно подвижного травянистого поликарпика *Ajuga reptans* детально описана гинодиэция — наличие двух типов цветков (обоеполых и пестичных), развивающихся на разных особях. Оба типа цветков *A. reptans* медианно зигоморфные, тетрациклические, гетеромерные: пентамерные в окколоцветнике, тетramerные в андроцее и димерные в гинецее. В пестичных цветках тычинки превратились в стамины: пыльники не вскрываются и содержат полностью стерильную пыльцу. По многим изученным параметрам обоеполые цветки крупнее пестичных. Выявлены четыре критерия, позволяющие надежно различать цветки разных половых форм в полевых условиях: длина трубки венчика, цвет и положение пыльников, соотношение длины тычинок и столбика. В половом спектре 12 исследованных ценопопуляций доля женских особей варьирует от 14.4 до 22.9%. Показано, что за период наблюдений у вегетативно возникших потомков обоеполых и женских особей не изменилось строение цветков, а половая структура ценопопуляций оставалась стабильной. Обсуждаются особенности распространения гинодиэции в подсемействе *Ajugoideae*, в котором женская двудомность тесно коррелирует с такими особенностями, как широкое распространение во флорах умеренных широт, значительное число видов в пределах рода, преобладание травянистых жизненных форм.

Ключевые слова: *Ajuga reptans*, гинодиэция, морфология цветка, половой диморфизм, половая структура, популяция

DOI: 10.1134/S0006813619080027

Род *Ajuga* L. насчитывает от 40 до 50 видов (Harley et al., 2004), встречающихся в умеренной зоне главным образом Евразии. Представители рода — многолетние, одно- или двулетние травы и крайне редко полукустарники. Несмотря на детальное изучение многих биологических особенностей видов рода *Ajuga* в различных аспектах (Komarova, 1986; Lüönd, Lüönd, 1981; Teteruk et al., 2001; Pfeiffer, 2005; Choi et al., 2019), сведения о характере половой дифференциации у них крайне немногочисленны. Так, по данным P. Knuth (1898) у *Ajuga pyramidalis* L. встречается гиномоноэция. Согласно отрывочным упоминаниям ряда авторов (Lüönd, Lüönd, 1981; Kaul, 1988; Pfeiffer, 2005) для *A. reptans* L. и *A. genevensis* L. характерна гинодиэция. Однако, какие-либо сведения о характере проявления женской двудомности и частоте ее встречаемости в популяциях этих видов авторы не приводят. Исключение составляет только краткая информация B. Lüönd и R. Lüönd (1981) о том, что при выращивании *A. reptans* в ботанических садах выявляются особи с цветками, обладающими мужской стерильностью.

С другой стороны, детальные исследования представителей семейства Lamiaceae Е.И. Демьяновой (Demyanova, 1981) не выявили наличия гинодиэции у *A. reptans* на Урале. Противоречивость и отрывочность сведений о половой дифференциации *A. reptans* определили цель нашего исследования – выявление половой экспрессии данного вида на организменном и популяционном уровне в Московской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта наших исследований выбрана *Ajuga reptans* L. (Lamiaceae) – многолетнее вегетативно подвижное надземностолонное кистекорневое травянистое растение с симподиально возобновляющимися анизотропными, ди- или полициклическими побегами, неморальный мезофит, гемикриптофит (Komarova, 1986; Teteruk et al., 2001). Ареал вида охватывает Скандинавию, Среднюю и Атлантическую Европу, западную часть Средиземноморья, европейскую часть России до Урала, небольшую часть Восточной Сибири, Кавказ, Малую Азию и Иран (Gladkova, 1978). *A. reptans* входит в состав травостоя мезофитных и мезоксерофитных широколиственных листопадных лесов, вторичных послелесных лугов, формирующихся на месте широколиственных лесов, естественных и антропогенных нитрофильных сообществ затененных мест, а также произрастает на вырубках и гарях (Kleopov, 1990; Teteruk et al., 2001).

Поддержание популяций *A. reptans* осуществляется двумя способами – вегетативным (с помощью столонов) и семенным – соотношение которых варьирует в разных частях ее ареала (Lüönd, Lüönd, 1981; Teteruk et al., 2001; Pfeiffer, 2005).

Материал по изучению половой дифференциации *A. reptans* собирали с 2015 по 2019 гг. в естественных условиях Московской области. Всего проанализировано по 100 цветков каждой половой формы особей, собранных в ЦП 1. Для измерения использовали терминальные цветки боковых дихазиев тирса. С каждой особи собирали и анализировали по 5 цветков. Всего в ЦП 1 изучено по 20 особей каждой половой формы. Морфология цветков описана согласно “Atlas...” (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L.P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветка измеряли с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40 в зависимости от величины измеряемого органа. Производили измерения следующих частей цветка: длина трубки чашечки, высота зева чашечки, длина и ширина свободных частей верхних и нижних долей чашечки, длина трубки венчика, высота зева венчика, длина нижней губы венчика, длина и ширина средней лопасти нижней губы венчика, длина и ширина боковых лопастей нижней губы венчика, длина верхних и нижних тычинок, длина свободных частей верхних и нижних тычинок, длина и ширина пыльника, длина столбика, длина лопастей рыльца, длина и ширина долей завязи, длина передней лопасти нектарного диска.

Для определения качества пыльцы использовали метод окрашивания ацетокармином. Для приготовления препаратов пыльцы использовали все пыльники из цветка. С каждой особи брали по 5 терминальных цветков боковых дихазиев тирса. Препарат изучали под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16×10 . Подсчет пыльцевых зерен проводили в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовали по 300–500 пыльцевых зерен. Всего изучена пыльца 100 обоеполых и 100 пестичных цветков у 40 особей разного пола. Определение размеров пыльцевых зерен осуществляли на тех же препаратах, измерение проводили с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40 . Изучена пыльца обоеполых и пестичных цветков по двум признакам: экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определяли пределы его варьирования (min–max), среднее значение (M) и его ошибку (m). Сравнение средних арифметических

проводили с помощью *t*-критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

С 2015 до 2019 гг. изучена половая структура 12 ценопопуляций (ЦП) *A. reptans* в разных растительных сообществах на территории Московской области.

ЦП 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Сосново-еловый папоротниково-кисличный лес. Общее проективное покрытие (ОПП) – 98%, проективное покрытие (ППВ) – 15%.

ЦП 2. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Злаково-разнотравный остепненный луг. ОПП – 95%, ППВ – 30%.

ЦП 3. МО, Красногорский р-н, окр. п. Нахабино. Широколиственно-хвойный дубравно-разнотравный лес. ОПП – 95%, ППВ – 10%.

ЦП 4. МО, Истринский р-н, окр. п. Снегири. Разнотравно-злаковый остепненный лесной луг. ОПП – 95%, ППВ – 10%.

ЦП 5. МО, Рузский р-н, окр. г. Руза. Сосново-еловый дубравно-разнотравный лес. ОПП – 100%, ППВ – 5%.

ЦП 6. МО, Рузский р-н, окр. г. Руза. Сосново-еловый папоротниково-кисличный лес. ОПП – 95%, ППВ – 10%.

ЦП 7. МО, Одинцовский р-н, окр. п. Власиха. Осиново-березовый папоротниково-кисличный лес. ОПП – 95%, ППВ – 5%.

ЦП 8. МО, Одинцовский р-н, окр. г. Одинцово. Осиново-березовый с примесью ели папоротниково-хвошово-кисличный лес. ОПП – 100%, ППВ – 15%.

ЦП 9. МО, Одинцовский р-н, окр. п. Рассказовка. Осиново-березовый с примесью ели и ольхи серой папоротниково-кисличный лес. ОПП – 95%, ППВ – 10%.

ЦП 10. МО, Наро-Фоминский р-н, окр. г. Наро-Фоминск. Березовый неморально-травный лес. ОПП – 95%, ППВ – 10%.

ЦП 11. МО, Наро-Фоминский р-н, окр. п. Новая Ольховка. Березовый зеленчуковый лес. ОПП – 95%, ППВ – 8%.

ЦП 12. МО, Наро-Фоминский р-н, окр. д. Ивановка. Березовый снытево-кисличный лес. ОПП – 90%, ППВ – 5%.

В исследуемых ЦП регулярным способом на трансектах закладывали учетные площадки площадью 1.0 м². Число площадок на трансекте варьировало, ее общая площадь составляла от 10 до 60 м², что зависело от численности особей изучаемого вида. В качестве счетной единицы в наших исследованиях до начала вегетативного размножения *A. reptans* использовали особь. На трансекте анализировали все встречающиеся генеративные особи *A. reptans* и определяли их половой статус. Описанные половые спектры составлены для весенне-летнего сезона, до начала вегетативного размножения *A. reptans*. В каждой ЦП изучено от 300 до 1000 особей генеративного периода. Для выявления флюктуаций половой структуры в двух ЦП (№ 1, 2) проводили повторное исследование полового спектра в течение пяти лет. Поскольку *A. reptans* довольно интенсивно размножается вегетативно и ее генеративные побеги в подавляющем большинстве случаев дициклические (образуют соцветия на второй год жизни и отмирают), то проследить характер изменения половой экспрессии цветков у особи не представляется выполнимым. Однако возможно проанализировать смену половой дифференциации цветков в ряду поколений вегетативно возникших потомков (рамет). В связи с этим на постоянных площадках в ЦП 1 в 2015 г. этикетировали по пять особей разной половой дифференциации и в дальнейшем каждый год анализировали тип цветков у их рамет. Оценку частот половых фенотипов проводили с учетом рекомендаций R.R. Sokal и F.J. Rohlf (2012). Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот половых фенотипов в ЦП использован критерий G. Величина G распределена как хи-квадрат, а число

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполых и пестичных цветков *Ajuga reptans* в Московской области

Table 1. Values of morphological traits of bisexual and pistillate flowers of *Ajuga reptans* in Moscow region

Признак/Morphological trait	Цветок/Flower	Min–Max	M ± m	P
1	2	3	4	5
Длина трубки чашечки, мм Length of calyx tube, mm	b p	1.9–2.5 2.0–2.7	2.19 ± 0.07 2.32 ± 0.09	0.232
Высота зева чашечки, мм Height of calyx fauces, mm	b p	2.5–3.4 2.8–3.8	2.96 ± 0.08 3.16 ± 0.11	0.150
Длина свободной части верхней доли чашечки, мм Length of free part of calyx upper lobe, mm	b p	1.9–2.4 2.5–3.4	2.17 ± 0.04 2.87 ± 0.08	2.03 × 10⁻¹¹
Ширина свободной части верхней доли чашечки, мм Width of free part of calyx upper lobe, mm	b p	1.1–1.5 1.1–1.6	1.29 ± 0.04 1.38 ± 0.05	0.178
Длина свободных частей нижних долей чашечки, мм Length of free parts of calyx lower lobes, mm	b p	2.4–2.8 2.1–3.5	2.60 ± 0.04 2.97 ± 0.15	0.020
Ширина свободных частей нижних долей чашечки, мм Width of free parts of calyx lower lobes, mm	b p	1.4–1.9 1.3–1.8	1.55 ± 0.05 1.57 ± 0.05	0.773
Длина трубки венчика, мм Length of corolla tube, mm	b p	8.0–9.8 6.0–6.8	8.62 ± 0.15 6.41 ± 0.07	1.86 × 10⁻²³
Высота зева венчика, мм Height of corolla fauces, mm	b p	1.8–2.8 1.7–2.3	2.27 ± 0.11 1.98 ± 0.06	0.022
Длина нижней губы венчика, мм Length of corolla lower lip, mm	b p	5.3–6.3 4.0–6.8	5.77 ± 0.11 5.40 ± 0.29	0.240
Длина средней лопасти нижней губы венчика, мм Length of middle lobe of corolla lower lip, mm	b p	3.5–4.5 2.8–4.5	4.07 ± 0.08 3.72 ± 0.18	0.086
Ширина средней лопасти нижней губы венчика, мм Width of middle lobe of corolla lower lip, mm	b p	4.1–5.5 3.5–6.5	4.84 ± 0.12 5.06 ± 0.32	0.526
Длина боковых лопастей нижней губы венчика, мм Length of lateral lobe of corolla lower lip, mm	b p	2.6–3.6 2.6–3.3	2.98 ± 0.09 2.74 ± 0.07	0.033
Ширина боковых лопастей нижней губы венчика, мм Width of lateral lobe of corolla lower lip, mm	b p	1.5–2.2 1.7–2.6	1.87 ± 0.07 2.22 ± 0.07	0.001
Длина нижних тычинок, мм Length of lower stamens, mm	b p	9.3–10.8 5.9–7.0	9.85 ± 0.13 6.41 ± 0.11	9.98 × 10⁻³⁸
Длина свободных частей нижних тычинок, мм Length of free parts of lower stamens, mm	b p	3.0–3.3 1.0–2.3	3.05 ± 0.03 1.45 ± 0.13	1.08 × 10⁻²¹
Длина верхних тычинок, мм Length of upper stamens, mm	b p	9.8–11.7 5.9–7.5	10.69 ± 0.17 6.63 ± 0.16	6.30 × 10⁻³²
Длина свободных частей верхних тычинок, мм Length of free parts of upper stamens, mm	b p	4.0–5.8 1.8–3.3	4.83 ± 0.15 2.63 ± 0.13	4.59 × 10⁻¹¹
Длина пыльника, мм Length of anther, mm	b p	0.6–0.9 0.6–1.0	0.78 ± 0.02 0.81 ± 0.04	0.502
Ширина пыльника, мм Width of anther, mm	b p	0.7–1.0 0.7–1.1	0.91 ± 0.03 0.94 ± 0.04	0.622
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, µm	b p	25.0–27.5 18.8–22.5	26.88 ± 0.27 20.13 ± 0.33	4.53 × 10⁻²⁹
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b p	95.8–100 0	97.3 ± 1.27 0	—
Длина столбика, мм Length of style, mm	b p	9.5–11.0 7.8–9.2	10.26 ± 0.14 8.26 ± 0.12	4.96 × 10⁻¹⁹
Длина лопастей рыльца, мм Length of stigma lobes, mm	b p	0.5–0.6 0.4–0.6	0.56 ± 0.01 0.46 ± 0.01	2.95 × 10⁻⁶

Таблица 1. Окончание

Признак/Morphological trait	Цветок Flower	Min— Max	$M \pm m$	P
1	2	3	4	5
Длина долей завязи, мм Length of ovary lobes, mm	b p	0.6—0.8 0.6—0.8	0.71 ± 0.02 0.73 ± 0.02	0.447
Ширина долей завязи, мм Width of ovary lobes, mm	b p	0.4—0.6 0.5—0.6	0.48 ± 0.02 0.52 ± 0.01	0.180
Длина передней лопасти нектарного диска, мм Length of front blade of nectar disc, mm	b p	0.6—0.8 0.5—0.8	0.61 ± 0.02 0.65 ± 0.03	0.201

Примечание. Минимальное (Min) и максимальное (Max) значение признака, M – среднее арифметическое значение признака, m – его ошибка, P – достоверность различий, **полужирным** шрифтом выделены достоверные отличия, b – обоеполые и p – пестичные цветки.

Note. Min—max – minimum and maximum values of trait; M – mean value; m – mean error, P – significance of differences, significant differences are shown in **bold**, b – bisexual and p – pistillate flowers.

степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k - 1)(m - 1)$, где k – число сравниваемых ЦП; m – число фенотипов. Результаты вычислений представлены в табл. 2 и 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наше внимание привлекли такие характеристики половой дифференциации *A. reptans*, как морфология цветков разных половых типов и половая структура ЦП.

Морфология цветка. Наши исследования показали, что у *A. reptans* образуются два типа цветков: обоеполые и пестичные. Данные типы цветков всегда располагаются на разных особях, следовательно, *A. reptans* – гинодиэцический вид.

Обоеполые цветки. Цветки неправильные (медианно зигоморфные), циклические, 4-круговые, с двойным околоцветником, гетеромерные: пентамерные в чашечке и венчике, тетрамерные в андроцее и димерные в гинецее.

Чашечка колокольчатая, пятираздельная, состоит из 5 тангенциально сросшихся чашелистиков, разделена на трубку, зев и отгиб. Чашечка правильная, с 10 жилками: 5 главных жилок доходят до верхушек долей и 5 вторичных жилок, которые доходят до пазух между долями. Отгиб с 5 ланцетными, превышающими по длине трубку долями по типу 1/4: верхняя доля равна по длине остальным, но немного уже их. Доли чашечки опущены по краю длинными железистыми волосками. Покосмыкание чашечки створчатое.

Венчик спайнолепестный, состоит из пяти лепестков, двугубый, дифференцирован на трубку, зев и отгиб, голубой, изредка розовый или белый, снаружи и внутри опущенный короткими волосками, при плодах засыхающий и остающийся. Трубка венчика с внешней стороны у основания вздутая, кверху слегка расширенная, по длине почти вдвое превышающая чашечку. В нижней части трубки внутри венчика находится кольцо из волосков. Лопасти венчика чередуются с долями чашечки. Венчик явственно разделен на две губы, из которых верхняя образована 2, а нижняя – 3 лепестками. Верхняя губа недоразвитая, очень короткая, прямостоячая, расположена в продолжение верхней стороны трубки, не образуя с ней угла, с выемкой, разделяющей ее на две полуокруглые лопасти, с завернутой наружу верхушкой или с неглубокой выемкой, плоская. Нижняя губа крупная, 3-лопастная, боковые лопасти продолговатые, средняя – обратносердцевидная, длиннее и шире боковых. Нижняя губа, отклоненная под углом 110–130° к трубке, с плоской средней лопастью или со слегка отогнутыми вниз боковыми частями средней лопасти. Средняя лопасть на дистальном конце с выемкой, края ее ровные, цельные, иногда верхушка загнута назад. Боковые лопасти с

Таблица 2. Половая структура изученных ЦП *Ajuga reptans* в Московской области
Table 2. Sex ratio in populations of *Ajuga reptans* in Moscow region

Номер ЦП Number of populations	Число особей Number of individuals	Половой спектр, %/Sex ratio, %		G	P
		обоеполые/bisexual	женские/female		
1	798	80.2 ± 0.014	19.8 ± 0.014	312.1	7.7×10^{-70}
2	570	84.2 ± 0.015	15.8 ± 0.015	293.0	1.1×10^{-65}
3	395	82.5 ± 0.019	17.5 ± 0.019	181.6	2.1×10^{-41}
4	456	81.1 ± 0.018	18.9 ± 0.018	190.6	2.4×10^{-43}
5	358	83.2 ± 0.020	16.8 ± 0.020	172.6	2.0×10^{-39}
6	425	85.7 ± 0.017	14.3 ± 0.017	239.6	4.9×10^{-54}
7	375	77.1 ± 0.022	22.9 ± 0.022	116.0	4.7×10^{-27}
8	548	79.9 ± 0.017	20.1 ± 0.017	210.1	1.3×10^{-47}
9	482	82.0 ± 0.018	18.0 ± 0.018	213.0	3.0×10^{-48}
10	486	82.3 ± 0.017	17.7 ± 0.017	220.1	8.8×10^{-50}
11	625	79.7 ± 0.016	20.3 ± 0.016	235.4	3.9×10^{-53}
12	492	79.7 ± 0.018	20.3 ± 0.018	185.3	3.4×10^{-42}

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; P – достоверность различий.

Note. M – mean value; m – mean error, G – G-test, P – significance of differences.

Таблица 3. Половая структура ценопопуляций *Ajuga reptans* в разные годы исследования

Table 3. Sex ratio in populations of *Ajuga reptans* in different years

Год исследо- вания Year	Число особей Number of individuals	Половой спектр, %/Sex ratio, %		G	P
		Обоеполые/bisexual	Женские/female		
ЦП 1 Population 1					
2015	798	80.2	19.8		
2016	820	81.7	18.3		
2017	745	80.5	19.5	0.931	0.920
2018	710	81.7	18.3		
2019	742	80.9	19.1		
ЦП 2 Population 2					
2015	570	84.2	15.8		
2016	555	84.7	15.3		
2017	482	85.5	14.5	0.825	0.935
2018	418	85.6	14.4		
2019	595	84.0	16.0		

Примечание. Участие половых форм представлено в виде M , где M – среднее арифметическое значение признака; G – коэффициент достоверности различий соотношения половых форм; P – достоверность различий.

Note. M – mean value, G – G-test, P – significance of differences.

округлой или овальной верхушкой, иногда заостренной или обрубленной. Почекосмыкание венчика черепитчатое. В исследованных ЦП отмечались единичные цветки, у которых нижняя губа была 2-лопастная или 4-лопастная. Цветки с такими отклоняющимися вариантами строения нижней губы, как правило, располагались в основании тирса.

Андроцей тетramerный, гаплостемонный (тычинки в одном круге). Тычинки выступают из зева венчика, двусильные: передние (нижние, расположенные над нижней губой) короче задних (верхних, расположенных под верхней губой). Тычиночные нити плоские, опущенные смесью длинных членистых кроющих и коротких железистых волосков, прикреплены к трубке венчика. При этом степень срастания тычиночных нитей и трубы венчика зависит от положения тычинок в цветке: задние тычинки имеют более короткие свободные части тычиночных нитей, чем передние тычинки. Свободные части тычиночных нитей тонкие, длинные, голые, уплощенные, на всем протяжении одного диаметра. Сросшиеся части тычиночных нитей в верхней части трубы венчика уплощенные и в основании лепестков представлены только жилками. Пыльники в зелом состоянии подковообразные, одинаковые, интроверзные (вскрываются продольными щелями, обращенными к плодолистикам), соединены с тычиночными нитями ниже середины спинной стороны, располагаются на верхушке.

Пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-бороздные, почти шаровидные или широкоэллипсоидальные, борозды длинные и узкие, с заостренными концами. В очертании с полюса пыльцевые зерна округлые или округло-треугольные, с экватора округлые или широкоэллиптические. Диаметр пыльцевых зерен варьирует от 25.0 до 27.5 мкм. Фертильность пыльцы обоеполых цветков колеблется от 95.8 до 100%.

Гинецей димерный, синкарпный. Завязь четырехгнездная с одиночными семязачатками в каждом гнезде. Завязь верхняя, сидячая, слабо 4-лопастная, лопасти ее в верхней части опущены редкими волосками. Столбик длинный, нитевидный, отходящий почти от верхушки лопастей завязи, наверху разделен на две острые, слегка неравные ветви, к верхушке отклоняется от своей вертикальной оси. Рыльце верхушечное, двулопастное, голое, игольчатое, вильчатое или якоревидное в зависимости от фазы развития цветка. У обоеполых цветков рыльце располагается между пыльниками верхних и нижних тычинок. Лопасти рыльца цельные, ланцетовидной формы, отклоняются от вертикальной оси столбика.

Нектарники внутрицветковые, расположены под завязями на цветоложе в виде утолщенного мясистого нектарного диска. Наиболее обычный тип нектарника в сем. Lamiaceae – это диск с 4 хорошо развитыми лопастями (Kartashova, 1960). Такой тип нектарного диска характерен и для *A. reptans*, передняя лопасть которого (расположена в основании лепестков, образующих нижнюю губу венчика) заметно крупнее остальных. Лопасти нектарного диска чередуются с лопастями завязи.

Пестичные цветки. Структурных различий в строении чашечки и венчика у обоеполых и пестичных цветков *A. reptans* не выявлено. Тем не менее, обнаружены размерные различия составных частей околоцветника у цветков разной половой дифференциации (табл. 1). По таким признакам, как длина трубы чашечки и длина свободных частей верхних и нижних долей чашечки пестичные цветки достоверно крупнее, чем обоеполые цветки. Противоположная ситуация наблюдается с параметрами венчика и его частей. За исключением размеров нижней губы венчика и средней лопасти нижней губы венчика по всем остальным изученным признакам венчики обоеполых цветков значительно крупнее, чем пестичных (табл. 1). Именно на нижней губе венчика и ее средней лопасти у пестичных цветков обнаруживаются фертильные пыльцевые зерна из обоеполых цветков. Особенno стоит отметить один из главных маркеров надежного отнесения цветков к определенному полу в полевых условиях – соотношение длины трубы венчика и длины чашелистиков. Если у обоеполых цветков трубка венчика длинная и намного превышает длину трубы чашечки (далеко выдается из чашечки), то у пестичных цветков трубка венчика настолько короткая, что зев венчика находится близ концов чашелистиков.

В ЦП *A. reptans* встречаются особи с различной окраской венчиков цветков: голубой, реже розовой или белой. Анализ встречаемости венчиков разного цвета показал, что как обоеполые, так и пестичные цветки могут обладать всем спектром указанной

цветовой гаммы. Другими словами, по окраске венчика невозможно отнести цветки *A. reptans* к определенному полу.

У пестичных цветков тычинки превратились в стаминоидии, поскольку пыльники у таких цветков не вскрываются и содержат исключительно стерильную пыльцу. В результате длина верхних и нижних тычинок у пестичных цветков достоверно меньше, чем соответствующие параметры обоеполых цветков. У пестичных цветков произошло уменьшение не только длины трубы венчика, но и длины тычинок. В результате у женских цветков пыльники располагаются в зеве венчика. Такое положение пыльников – еще один характерный признак пестичных цветков, отличающий их от обоеполых цветков, у которых пыльники выдаются за пределы зева венчика. По размерам пыльников не выявлены достоверные различия между обоеполыми и пестичными цветками. Пыльцевые зерна пестичных цветков достоверно меньше пыльцевых зерен обоеполых цветков (табл. 1). В связи с отсутствием растрескивания пыльников и высыпания пыльцы тычинки женских цветков *A. reptans* визуально очень четко отличаются от тычинок обоеполых цветков. В обоеполых цветках после вскрытия пыльники приобретают желто-черную окраску, которая обусловлена экспонирующейся пыльцой желтого цвета и подсохшими и вследствие этого почневшими частями пыльников. У пестичных цветков наоборот пыльники довольно долго (до 4–5 суток) сохраняют светло-зеленую окраску, а в последствии просто подсыхают и чернеют. Хорошо выраженная визуальная четкость пыльников у пестичных цветков – третий из удобных и надежных критериев полевой идентификации цветков разной половой дифференциации у *A. reptans*.

По особенностям строения гинецея и нектарников структурные различия между обоеполыми и пестичными цветками не отмечены. Однако, выявлены достоверные размерные различия по этим частям между цветками разного пола у *A. reptans*. Длина столбика и лопасти рыльца у обоеполых цветков крупнее, чем у пестичных. По другим признакам гинецея и нектарников достоверные различия отсутствуют (длина долей завязи и длина передней лопасти нектарного диска) или у пестичных цветков они немного крупнее (ширина долей завязи). Четвертый довольно надежный критерий идентификации пестичных цветков – соотношение длины тычинок и столбика. Дело в том, что у обоеполых цветков лопасти рыльца расположены между пыльниками верхних и нижних тычинок, в то время как у пестичных цветков столбик значительно длиннее верхних и нижних тычинок. Поэтому у женских цветков *A. reptans* лопасти рыльца далеко выдаются из зева венчика и хорошо заметны благодаря своему расположению выше пыльников. Однако, необходимо отметить, что в редких случаях у обоеполых цветков, расположенных в основании тирса, встречаются довольно длинные столбики, также выдающиеся за пределы пыльников. Поэтому для однозначного определения полового статуса цветка, что важно для полевых исследований (например, при изучении половой структуры популяций), необходимо использовать несколько перечисленных выше критериев, поскольку применение метода микроскопирования пыльцы затруднительно и довольно трудоемко.

Половая структура ценопопуляций. Для суждения о половой структуре ЦП наиболее часто используют такие показатели, как наличие различных половых типов цветков, их совместное сочетание на одной особи или распределение между разными особями, соотношение особей разных половых форм. Четкие размерные различия обоеполых и пестичных цветков у *A. reptans* позволяют без привлечения камеральной обработки идентифицировать половой тип особей и выявлять половой спектр ЦП.

В результате наших исследований показано (табл. 2), что во всех изученных ЦП *A. reptans* преобладают обоеполые особи: их доля варьировала от 77.1 до 85.7% ($116 < G < 240$; $P < 0.0000$). Этикетированные обоеполые и женские особи за период наблюдений (5 лет) не продемонстрировали смены пола своих цветков в последовательном ряду вегетативно возникших потомков. Другими словами, у особей *A. reptans* раз-

ных половых форм не зарегистрировано ни одного случая появления цветков противоположного пола, и смены, хотя бы частичной, половой дифференциации у них не отмечено.

Анализ табл. 3 показывает, что соотношение обоеполых и женских особей в пределах двух отдельных ЦП не претерпевало заметных изменений во времени ($G = 0.825 - 0.931$ при $P > 0.920$). Следовательно, половая структура ЦП *A. reptans* достаточно стабильна и может служить одним из маркеров, характеризующих данный вид на популяционном уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Одна из самых отличительных особенностей морфологического проявления гинодиэции у цветковых растений – наличие двух размерных стандартов цветков разной половой дифференциации, когда большинство частей обоеполых цветков крупнее, чем у пестичных. Такая закономерность характерна не только для представителей семейства Lamiaceae (Godin, 2009; Nakada, Sugawara, 2011; Takano, 2012; Demyanova, 2016, 2019; Godin, Evdokimova, 2017a), но и в целом наблюдается у покрытосеменных растений с женской двудомностью (Kuhara, Sugawara, 2002; Eckhart, 1999; Duarte-Silva et al., 2010; Chakraborty et al., 2015; Godin, 2018). Для объяснения наблюдающихся размерных различий обоеполых и пестичных цветков у гинодиэтических видов существует гипотеза “коррелятивного развития”, которая исходит из предположения, что между лепестками и тычинками наблюдается согласованный рост и/или генетическая корреляция (Plack, 1957; Stanton, Young, 1994; Niu et al., 2015). Ряд исследователей (Baker, 1948; Plack, 1957) показали, что на рост венчика влияют гормоны, выделяемые тычинками. Многочисленные последующие исследования (Etten, Chang, 2014; Demyanova, 2016, 2017a, b; Oak et al., 2018) установили, что на размеры венчика пестичных цветков у гинодиэтических видов более губительно влияет редукция пыльников и пыльцы, осуществляющаяся на ранней стадии развития цветка, в сравнении с дегенерацией их на более поздних стадиях. Дополнительное подтверждение взаимного влияния формирующихся лепестков и тычинок в цветке убедительно продемонстрировала ABC, а в дальнейшем ABCDE молекулярно-биологическая модель развития цветка (Haughn, Somerville, 1988; Theissen, 2001). Согласно ABCDE модели развитие чашечки, венчика, андроцоя и гинецея в цветках определяется генами, относящимися к пяти классам (A, B, C, D и E). При этом показано, что продукты генов A + B + E необходимы для образования лепестков, а B + C + E – тычинок (Liu et al., 2018). Другими словами, существуют как минимум две группы генов (B и E), которые обусловливают развитие лепестков и тычинок.

Наши исследования показали, что по целому ряду признаков венчика, андроцоя и гинецея обоеполые цветки *A. reptans* достоверно крупнее, чем пестичные. В околосветнике исключение составляют все изученные параметры чашечки и средней лопасти нижней губы венчика, что связано с рядом причин. Чашечка у *A. reptans* сохраняется после плодоношения и выполняет защитную функцию по отношению к формирующимся плодам. Мы считаем, что отсутствие различий в размерах долей завязи у обоеполых и пестичных цветков определяет сходство параметров чашечки у цветков разной половой дифференциации. Нижняя губа венчика и особенно средняя ее лопасть – посадочная площадка для насекомых-опылителей *A. reptans*, в связи с чем их размеры не могли уменьшиться в ходе появления гинодиэции. В противном случае единственный вариант переноса пыльцы на пестичные цветки с помощью насекомых оказался бы невозможным.

В сем. Lamiaceae пыльца бывает 3- и 6-бороздной, соответствующей 2- и 3-клеточной зрелой пыльце, что встречается чрезвычайно редко в пределах одного семейства. Как показала Е.И. Демьянова (Demyanova, 1981), гинодиэция в этом семействе, как

правило, коррелирует с 3-клеточной 6-бороздной пыльцой. У родов с 2-клеточной 3-бороздной пыльцой женская двудомность у представителей сем. Lamiaceae встречается гораздо реже. *A. reptans* относится как раз к таким растениям.

В структуре гинецея обоеполых и пестичных цветков *A. reptans* не выявлены различия качественного характера. Превращение тычинок в стаминодии в пестичных цветках в некоторой степени сказалось на ряде параметров гинецея. У пестичных цветков длина столбика и лопастей рыльца достоверно меньше, чем у обоеполых цветков. Тем не менее, пространственная изоляция рылец и пыльников, а также сохранение достаточной воспринимающей поверхности рылец следует рассматривать как приспособление пестичных цветков к перекрестному опылению, которое для них является единственным и неизбежным: автогамия у них полностью исключена из-за полностью стерильной пыльцы.

К сожалению, в литературе отсутствуют сведения о характере наследования женской двудомности у *A. reptans*. Согласно имеющимся хотя и немногочисленным данным наследование гинодиэции в сем. Lamiaceae определяется ядерно-цитоплазматическими отношениями, при этом доминантные гены могут располагаться в цитоплазме (например, у *Satureja hortensis* L., Correns, 1904) или в ядре (например, у *Origanum vulgare* L., *Salvia nemorosa* L., *Thymus vulgaris* L., Lewis, Crowe, 1956; Linnert, 1958; Dommée et al., 1978). Однако, с другой стороны, разнообразные исследования продемонстрировали сильное влияние целого ряда факторов на половой спектр популяций гинодиэтических видов: степень почвенного увлажнения (Ponomarev, Demyanova, 1975; Godin, 2014), различия в семенной продуктивности (Assouad et al., 1978; Gogina, 1990), фитоценотическое окружение (Dommée et al., 1978;) и др. Поэтому вопрос о механизмах, лежащих в основе формирования определенного соотношения обоеполых и женских особей у гинодиэтических видов, остается до сих пор дискуссионным. Можно предполагать, что и у *A. reptans* гинодиэция также обусловлена ядерно-цитоплазматическими отношениями, на что указывает сходное соотношение половых форм в ЦП *A. reptans* и *Origanum vulgare* (Demyanova, 2012; Godin, Evdokimova, 2017b). Нами в условиях Московской области не выявлено значительных различий в половом спектре разных ЦП, что, по-видимому, свидетельствует об отсутствии фитоценотического влияния на соотношение обоеполых и женских особей в ЦП *A. reptans*.

Существование гинодиэции у *A. reptans*, как мы считаем, отражает общие закономерности распространения женской двудомности как в семействе Lamiaceae, так и в целом у покрытосеменных растений. В настоящее время выявлен ряд экологических корреляций гинодиэции у цветковых растений в рамках мировой флоры – тесная положительная связь с травянистыми жизненными формами, умеренными широтами, приуроченность к крупным семействам и некоторые другие (Godin, Demyanova, 2013; Godin, 2019). По числу гинодиэтических видов семейство Lamiaceae занимает второе место среди покрытосеменных растений вслед за Caryophyllaceae. Тем не менее, в пределах обширного семейства Lamiaceae выявленные в настоящее время 242 гинодиэтических вида распространены крайне неравномерно. Согласно данным Harley et al. (2004) в семействе Lamiaceae выделяются семь подсемейств, однако только в четырех из них встречаются виды с женской двудомностью: Ajugoideae Kostel., Lamioideae Harley, Nepetoideae Kostel. и Scutellarioideae Caruel. Подсемейство Ajugoideae включает 24 рода и лишь в трех из них к настоящему времени выявлена гинодиэция: *Aegiphila* Jacq. (1 вид), *Ajuga* (2 вида, вероятно больше) и *Teucrium* L. (39 видов). Причины отсутствия видов с женской двудомностью среди других родов этого подсемейства довольно сходные, обусловленные наличием определенных связей гинодиэции с рядом биологических и экологических особенностей. Подавляющее большинство родов с отсутствием гинодиэции (19 из 24) – монотипные (*Amethystea* L., *Discretitheca* P.D. Cantino, *Huxleya* Ewart и др.) или олиготипные (*Amazonia* L. f., *Glossocarya* Wall. ex Griff., *Pseudocaryopteris* P.D. Cantino и др.), представители которых преимущественно древесные

или полудревесные растения (небольшие деревья, кустарники или полукустарники), встречающиеся исключительно во флорах тропических широт. Как известно, гинодиэция довольно редко встречается у древесных растений, с одной стороны, и в тропических флорах разных регионов, с другой стороны (Sakai et al., 1995; Godin, 2017, 2019). Оставшиеся пять родов (*Aegiphila*, *Ajuga*, *Clerodendrum* L., *Rothea* Raf. и *Teucrium*) включают многочисленные виды (от 50 до 320), как правило относящиеся к разнообразным жизненным формам (от древесных до травянистых однолетников) и распространенные от тропиков до умеренных широт. Именно среди этих родов и выявлена гинодиэция в подсемействе *Ajugoideae*. Редкость гинодиэции в роде *Aegiphila* (1 вид из 150) объясняется широким распространением среди его представителей другой формы половой дифференциации – диэции. Отсутствие гинодиэтических видов в родах *Clerodendrum* и *Rothea*, как мы считаем, обусловлено их распространением преимущественно во флорах тропиков и преобладанием древесных жизненных форм среди их представителей. Напротив, поскольку род *Teucrium* имеет очень широкое распространение как правило во внутротропических областях и многие его виды – многолетние травянистые растения, у целого ряда его представителей выявлена женская двудомность (13.6% от видового состава рода). Можно также предполагать, что и в роде *Ajuga* гинодиэция может быть представлена более широко, чем это известно в настоящее время. Представители данного рода обладают такими же биологическими и экологическими особенностями, как и другие таксоны цветковых растений разного уровня, в которых отмечается высокая доля гинодиэтических видов: преобладание в спектре жизненных форм многолетних травянистых растений, широкое распространение в умеренных широтах, значительное число видов в роде.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ajuga reptans в естественных условиях Московской области образует два типа цветков: более крупные обоеполые и более мелкие пестичные цветки, располагающиеся на разных особях (гинодиэция). Обоеполые и пестичные цветки медианно зигоморфные, тетрациклические, гетеромерные: пентамерные в чашечке и венчике, тетрамерные в андроцее и димерные в гинецее. В пестичных цветках тычинки представлены стаминоидиями: пыльники не вскрываются и содержат полностью стерильную пыльцу. Наиболее удобные для полевых исследований следующие четыре критерия, наиболее полно описывающие отличия пестичных цветков от обоеполых у *A. reptans*: короткая трубка венчика, светло-зеленые пыльники, располагающиеся практически в зеве венчика, более длинный по сравнению с тычинками столбик у пестичных цветков. В половом спектре ценопопуляций *A. reptans* доля женских особей варьирует от 14.4 до 22.9%. За пятилетний период наблюдений вегетативно возникшие потомки как обоеполых, так и женских особей не меняли пол цветков, а половая структура ценопопуляций оставалась стабильной без резких флюктуаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Assouad M. W., Dommée B., Lumaret R., Valdeyron, G. 1978. Reproductive capacities in the sexual forms of the gynodioecious species *Thymus vulgaris* L. – Bot. J. Linn. Soc. 77: 29–39.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01370.x>
- Baker H.G. 1948. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants. – Proc. Leeds Philos. Literary Soc. 5 (1): 136–139.
- Chakraborty S., Mukherjee D., Baskey S. 2015. Floral homeostasis breakdown in endangered plant *Valeriana jatamansi* Jones (Valerianaceae) in North Eastern Himalayan region. – Amer. J. Plant Sci. 6: 3119–3138.
<https://doi.org/10.4236/ajps.2015.619304>

- Choi B., Yang S., Song J., Jang T. 2019. Karyotype and genome size variation in genus *Ajuga* L. (Aju-goideae—Lamiaceae). — Nord. J. Bot. 37 (5). e02337.
<https://doi.org/10.1111/njb.02337>
- Correns C. 1904. Experimented Untersuchungen tiber die Gynodioecie. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 22: 506–517.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 1981. Об особенностях распространения гинодиэции в семействе Губоцветных. — Биол. науки. 9: 69–74.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 2012. О половом полиморфизме душицы обыкновенной (предварительное сообщение). — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 3: 8–10.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 2016. К изучению гинодиэции у тимьянов (*Thymus* L., Lamiaceae). — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 3: 193–204.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 2017а. Половая структура популяций и семенная продуктивность *Stachys palustris* L. s. l. на Урале. — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 1: 1–9.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 2017б. Антэкология и семенная продуктивность шалфея дубравного (*Salvia nemorosa* L.) при интродукции на Урале. — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 2: 135–144.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 2019. О половом полиморфизме в роде *Nepeta* L. — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 1: 12–20.
<https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-1-12-20>
- Dommée B., Assouad M.V., Valdeyron G. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. — Bot. J. Linn. Soc. 77 (1): 17–28.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01369.x>
- Duarte-Silva E., Vieira M.F., Bittencourt Jr.N.S., Garcia F.C.P. 2010. Polimorfismo floral em *Valeriana scandens* L. (Valerianaceae). — Acta bot. bras. 24 (3): 871–876.
<https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300030>
- Eckhart V.M. 1999. Sexual dimorphism in flowers and inflorescence. — In: Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer. P. 123–148.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-03908-3_5
- Etten Van M.L., Chang S.M. 2014. Frequency-dependent pollinator discrimination acts against female plants in the gynodioecious *Geranium maculatum*. — Ann. Bot. 114 (8): 1769–1778.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcu204>
- [Fedorov, Artyushenko] Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- [Gladkova] Гладкова В.Н. 1978. Род Живучка — *Ajuga* L. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 3. Л. С. 130–132.
- [Gogina] Гогина Е.Е. 1990. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М. 208 с.
- [Godin] Годин В.Н. 2009. Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в связи с половой дифференциацией. — Бот. журн. 94 (12): 1784–1790.
- [Godin] Годин В.Н. 2014. Половая структура ценопопуляций *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в Кузнецком нагорье. — Растительный мир Азиатской России. 3: 39–43.
- Godin V.N. 2017. Sexual forms and their ecological correlates of flowering plants in Siberia. — Russ. J. Ecol. 48 (5): 433–439.
<https://doi.org/10.1134/S1067413617050058>
- [Godin] Годин В.Н. 2018. Гинодиэция *Valeriana officinalis* (Valerianaceae) в Московской области. — Бот. журн. 103 (10): 1265–1279.
<https://doi.org/10.7868/S0006813618100058>
- [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэции в системе APG IV. — Бот. журн. 104 (5): 669–683.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- [Godin, Demyanova] Годин В.Н., Демьянова Е.И. 2013. О распространении гинодиэции у цветковых растений. — Бот. журн. 93 (12): 1465–1487.
- [Godin, Evdokimova] Годин В.Н., Евдокимова Т.А. 2017а. Морфология обоеполых и пестичных цветков *Origanum vulgare*. — Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 1: 3–13.
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2017-1-1>

- [Godin, Evdokimova] Годин В.Н., Евдокимова Т.А. 2017б. Половая структура ценопопуляций *Origanum vulgare* в Московской области. — Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 4: 35–45.
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2017-4-3>
- Harley R.M., Atkins S., Budantsev A.L., Cantino P.D., Conn B.J., Grayer R., Harley M.M., De Kok R., Krestovskaja T., Morales R., Paton A.J., Ryding O., Upson T. 2004. Labiateae. — In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Springer. P. 167–275.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2_11
- Haughn G.W., Somerville C.R. 1988. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. — Developmental Genet. 9 (2): 73–89.
<https://doi.org/10.1002/dvg.1020090202>
- [Kartashova] Карташова Н.Н. 1960. Некоторые данные по морфологии цветка губоцветных (Labiatae). — Бот. журн. 45 (1): 109–114.
- Kaul M.L.H. 1988. Male sterility in higher plants. — Monographs on Theoretical and Applied Genetics. 10: 1–1005.
<https://doi.org/10.1007/978-3-642-83139-3>
- [Kleopov] Клеопов Ю.Д. 1990. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев. 352 с.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1986. Соотношение внутрипочечных и внепочечных фаз в развитии побега *Ajuga reptans* L. (Lamiaceae). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 91 (4): 46–52.
- Kuhara T., Sugawara T. 2002. Floral and pollination biology of two gynodioecious herbs, *Dianthus shinanensis* and *D. superbus* (Caryophyllaceae). — Acta Phytotax. Geobot. 53 (2): 161–171.
<https://doi.org/10.18942/apg.KJ00003256684>
- Linnert G. 1958. Kerngesteuerte Gynodiozie bei *Salvia nemorosa*. — Z. Indukt. Abstammungs-Vererbungsl. 89 (1): 36–51.
<https://doi.org/10.1007/BF00888499>
- Liu J., Li C.-Q., Dong Y., Yang X., Wang Y.-Z. 2018. Dosage imbalance of B- and C-class genes causes petaloid-stamen relating to F1 hybrid variation. — BMC Plant Biol. 18 (1):341.
<https://doi.org/10.1186/s12870-018-1562-4>
- Lewis D., Crowe L.K. 1956. The genetics and evolution of gynodioecy. — Evolution. 10 (2): 115–125.
<https://doi.org/10.2307/2405887>
- Lüönd B., Lüönd R. 1981. Insect dispersal of pollen and fruits in *Ajuga*. — Candollea. 36: 167–179.
- Nakada M., Sugawara T. 2011. Floral dimorphism and gynodioecy in *Thymus quinquecostatus* (Lamiaceae). — Acta Phytotax. Geobot. 62 (1): 25–34.
<https://doi.org/10.18942/apg.KJ00007694692>
- Niu Y., Zhang Z.-Q., Liu C.-Q., Li Z.-M., Sun H. 2015. A sexually dimorphic corolla appendage affects pollen removal and floral longevity in gynodioecious *Cyananthus delavayi* (Campanulaceae). — PLoS ONE. 10 (1): e0117149.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117149>
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 304 (4): 473–484.
<https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4>
- Pfeiffer T. 2005. Sexual or clonal origin? A morpho-ecological and molecular analysis in a patch of *Ajuga reptans* L. (Lamiaceae). — Feddes Repert. 116: 183–190.
<https://doi.org/10.1002/fedr.200511064>
- Plack A. 1957. Sexual dimorphism in Labiateae. — Nature. 180: 1218–1219.
<https://doi.org/10.1038/1801218a0>
- [Ponomarev, Demyanova] Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. 1975. К изучению гинодиэции у растений. — Бот. журн. 60 (1): 3–15.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Sakai A., Wagner W., Ferguson D., Herbst D. 1995. Origins of dioecy in the Hawaiian flora. — Ecology. 76 (8): 2517–2529.
<https://doi.org/10.2307/2265825>

Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.

Stanton M.L., Young H.J. 1994. Selection for floral character associations in wild radish, *Raphanus sativus* L. – J. Evol. Biol. 7 (3): 271–285.
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1994.7030271.x>

Takano A. 2012. Gynodioecy in *Salvia omerocalyx* Hayata (Lamiaceae). – Acta Phytotax. Geobot. 63 (3): 149–153.
<https://doi.org/10.18942/apg.KJ00008609663>

Teteruk L.V., Dymova O.V., Golovko T.K. 2001. Morphophysiological and population adaptations of *Ajuga reptans* L. at the northern boundary of its range. – Russ. J. Ecol. 32 (3): 191–197.
<https://doi.org/10.1023/A:1011314311971>

Theissen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. – Curr. Opin. Pl. Biol. 4 (1): 75–85.
[https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)00139-4](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00139-4)

GYNODIOECY OF *AJUGA REPTANS* (LAMIACEAE) IN MOSCOW REGION

V. N. Godin^{a, #} and L. R. Akhmetgarieva^a

^a Moscow State Pedagogical University
 Malaya Pirogovskaya Str., 1/1, Moscow, 119991, Russia

[#] e-mail: vn.godin@mpgu.su

The gynodioecy (presence of two flower types, bisexual and pistillate, developing on different plants) is described in detail for the first time in a perennial vegetatively mobile herbaceous polycarpic *Ajuga reptans* (blue bugle). The both types of flowers in *A. reptans* are median zygomorphic, tetracyclic, heteromorous: pentamerous in the perianth, tetramerous in the androecium and dimerous in the gynoecium. In the pistillate flowers, the stamens turned into staminodes: their anthers do not open, and contain completely sterile pollen. In many studied parameters, the bisexual flowers are larger than the pistillate ones. Four criteria are identified to distinguish reliably flowers of different sexual forms in the field: the length of the corolla tube, the color and position of the anthers, the ratio of the length of the stamens and the style. In the sexual spectrum of 12 populations, the share of females varies from 14.4 to 22.9%. It was shown that during the period of observations, the vegetative descendants of bisexual and female plants did not change the sex of their flowers, and the sex ratio in the populations remained stable without sharp fluctuations. The features of the distribution of gynodioecy in the subfamily Ajugoideae are discussed. The gynodioecy in the subfamily closely correlates with such features as a wide distribution of the subfamily in temperate latitudes, a significant number of species within a genus, the predominance of herbaceous life forms.

Keywords: *Ajuga reptans*, gynodioecy, flower morphology, sexual dimorphism, sex ratio, population

REFERENCES

- Assouad M.W., Dommée B., Lumaret R., Valdeyron G. 1978. Reproductive capacities in the sexual forms of the gynodioecious species *Thymus vulgaris* L. – Bot. J. Linn. Soc. 77: 29–39.
<http://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01370.x>
- Baker H.G. 1948. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants. – Proc. Leeds Philos. Literary Soc. 5 (1): 136–139.
- Chakraborty S., Mukherjee D., Baskey S. 2015. Floral homeostasis breakdown in endangered plant *Valeriana jatamansi* Jones (Valerianaceae) in North Eastern Himalayan region. – Amer. J. Plant Sci. 6: 3119–3138.
<http://doi.org/10.4236/ajps.2015.619304>

- Choi B., Yang S., Song J., Jang T. 2019. Karyotype and genome size variation in genus *Ajuga* L. (Aju-goideae—Lamiaceae). — Nord. J. Bot. 37 (5): e02337. <http://doi.org/10.1111/njb.02337>
- Correns C. 1904. Experimented Untersuchungen tiber die Gynodioecie. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 22: 506–517.
- Demyanova E.I. 1981. On the peculiarities of the distribution of gynodioecy in the family of Labiate. — Biol. nauki. 9: 69–74 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2012. About sex polymorphism *Origanum vulgare* (as a preliminary report). — Bulletin of Perm University. Biology. 3: 8–10 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2016. To the study of gynodioecy in *Thymus* genera (Lamiaceae). — Bulletin of Perm University. Biology. 3: 193–204 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2017a. The sex structure of populations and seed productivity of *Stachys palustris* L. s.l. in the Urals. — Bulletin of Perm University. Biology. 1: 1–9 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2017b. Anthecology and seed production of *Salvia nemorosa* L. introduced in the Urals. — Bulletin of Perm University. Biology. 2: 135–144 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2019. Concerning sexual polymorphism in *Nepeta* L. — Bulletin of Perm University. Biology. 1: 12–20. 10.17072/1994-9952-2019-1-12-20 (In Russ.).
- Dommée B., Assouad M.V., Valdeyron G. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. — Bot. J. Linn. Soc. 77 (1): 17–28. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01369.x>
- Duarte-Silva E., Vieira M.F., Bittencourt Jr.N.S., Garcia F.C. P. 2010. Polimorfismo floral em *Valeriana scandens* L. (Valerianaceae). — Acta bot. bras. 24 (3): 871–876. <http://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300030>
- Eckhart V.M. 1999. Sexual dimorphism in flowers and inflorescence. — In: Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer. P. 123–148. http://doi.org/10.1007/978-3-662-03908-3_5
- Etten Van M.L., Chang S.M. 2014. Frequency-dependent pollinator discrimination acts against female plants in the gynodioecious *Geranium maculatum*. — Ann. Bot. 114 (8): 1769–1778. <http://doi.org/10.1093/aob/mcu204>
- Fedorov Al.A., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Gladkova V.N. 1978. *Ajuga* L. — In: Flora of the European part of the USSR. Vol. 3. Leningrad. P. 130–132 (In Russ.).
- Gogina E.E. 1990. Izmenchivost' i formoobrazovanie v rode Tim'yan [The variability and morphogenesis in the genus *Thyme*]. Moscow. 208 p. (In Russ.).
- Godin V.N. 2009. Flower morphology of *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) in the context of their sex differentiation. — Bot. Zhurn. 94 (12): 1784–1790 (In Russ.).
- Godin V.N. 2014. Sexual structure of coenopopulations of *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) in Kuznetsk Highland. — Plant Life of Asian Russia. 3: 39–43 (In Russ.).
- Godin V.N. 2017. Sexual forms and their ecological correlates of flowering plants in Siberia. — Russ. J. Ecol. 48 (5): 433–439. <http://doi.org/10.1134/S1067413617050058>
- Godin V.N. 2018. Gynodioecy in *Valeriana officinalis* (Valerianaceae) in Moscow region. — Bot. Zhurn. 103 (10): 1265–1279. <http://doi.org/10.7868/S0006813618100058> (In Russ.).
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — Bot. Zhurn. 104 (5): 669–683. <http://doi.org/10.1134/S0006813619050053> (In Russ.).
- Godin V.N., Demyanova E.I. 2013. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 98 (12): 1465–1487 (In Russ.).
- Godin V.N., Evdokimova T.A. 2017a. Morphology of perfect and pistillate flowers of *Origanum vulgare*. — University proceedings. Volga region. Natural science. Biology. 1: 3–13. <http://doi.org/10.21685/2307-9150-2017-1-1> (In Russ.).

- Godin V.N., Evdokimova T.A. 2017b. Sexual structure of *Origanum vulgare* populations in Moscow region. — University proceedings. Volga region. Natural science. Biology. 4: 35–45.
<http://doi.org/10.21685/2307-9150-2017-4-3> (In Russ.).
- Harley R.M., Atkins S., Budantsev A.L., Cantino P.D., Conn B.J., Grayer R., Harley M.M., De Kok R., Krestovskaja T., Morales R., Paton A.J., Ryding O., Upson T. 2004. Labiatae. — In: The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Springer. P. 167–275.
http://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2_11
- Haughn G.W., Somerville C.R. 1988. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. — Developmental Genet. 9 (2): 73–89.
<http://doi.org/10.1002/dvg.1020090202>
- Kartashova N.N. 1960. Some data on the morphology of Labiatae flower. — Bot. Zhurn. 45 (1): 109–114 (In Russ.).
- Kaul M.L.H. 1988. Male sterility in higher plants. — Monographs on Theoretical and Applied Genetics. 10: 1–1005.
<http://doi.org/10.1007/978-3-642-83139-3>
- Kleopov Yu.D. 1990. Analiz flory shirokolistvennykh lesov evropeiskoi chasti SSSR [Analysis of the flora of deciduous forests of the European part of the USSR]. Kiev. 352 p. (In Russ.).
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Bd. II. T. I. 697 S.
- Komarova T.A. 1986. Correlation between intrabud and extrabud stages in shoot development in *Ajuga reptans* L. (Lamiaceae). — Bull. Mosc. Soc. Natur. Biol. ser. 91 (4): 46–52 (In Russ.).
- Kuhara T., Sugawara T. 2002. Floral and pollination biology of two gynodioecious herbs, *Dianthus shinanensis* and *D. superbus* (Caryophyllaceae). — Acta Phytotax. Geobot. 53 (2): 161–171.
<http://doi.org/10.18942/apg.KJ00003256684>
- Linnert G. 1958. Kerngesteuerte Gynodiozie bei *Salvia nemorosa*. — Z. Indukt. Abstammungs- Vererbungsl. 89 (1): 36–51.
<http://doi.org/10.1007/BF00888499>
- Liu J., Li C.-Q., Dong Y., Yang X., Wang Y.-Z. 2018. Dosage imbalance of B- and C-class genes causes petaloid-stamen relating to F1 hybrid variation. — BMC Plant Biol. 18 (1):341.
<http://doi.org/10.1186/s12870-018-1562-4>
- Lewis D., Crowe L.K. 1956. The genetics and evolution of gynodioecy. — Evolution. 10 (2): 115–125.
<http://doi.org/10.2307/2405887>
- Lüönd B., Lüönd R. 1981. Insect dispersal of pollen and fruits in *Ajuga*. — Candollea. 36: 167–179.
- Nakada M., Sugawara T. 2011. Floral dimorphism and gynodioecy in *Thymus quinquecostatus* (Lamiaceae). — Acta Phytotax. Geobot. 62 (1): 25–34.
<http://doi.org/10.18942/apg.KJ00007694692>
- Niu Y., Zhang Z.-Q., Liu C.-Q., Li Z.-M., Sun H. 2015. A sexually dimorphic corolla appendage affects pollen removal and floral longevity in gynodioecious *Cyananthus delavayi* (Campanulaceae). — PLoS ONE. 10 (1): e0117149.
<http://doi.org/10.1371/journal.pone.0117149>
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 304 (4): 473–484.
<http://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4>
- Pfeiffer T. 2005. Sexual or clonal origin? A morpho-ecological and molecular analysis in a patch of *Ajuga reptans* L. (Lamiaceae). — Feddes Repert. 116: 183–190.
<http://doi.org/10.1002/fedr.200511064>
- Plack A. 1957. Sexual dimorphism in Labiatae. — Nature. 180: 1218–1219.
<https://doi.org/10.1038/1801218a0>
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. 1975. To the study of gynodioecy in plants. — Bot. Zhurn. 60 (1): 3–15 (In Russ.).
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Sakai A., Wagner W., Ferguson D., Herbst D. 1995. Origins of dioecy in the Hawaiian flora. — Ecology. 76 (8): 2517–2529.
<http://doi.org/10.2307/2265825>

- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Stanton M.L., Young H.J. 1994. Selection for floral character associations in wild radish, *Raphanus sativus* L. — J. Evol. Biol. 7 (3): 271–285.
<http://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1994.7030271.x>
- Takano A. 2012. Gynodioecy in *Salvia omerocalyx* Hayata (Lamiaceae). — Acta Phytotax. Geobot. 63 (3): 149–153.
<http://doi.org/10.18942/apg.KJ00008609663>
- Teteryuk L.V., Dymova O.V., Golovko T.K. 2001. Morphophysiological and population adaptations of *Ajuga reptans* L. at the northern boundary of its range. — Russ. J. Ecol. 32 (3): 191–197.
<http://doi.org/10.1023/A:1011314311971>
- Theißen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. — Curr. Opin. Pl. Biol. 4 (1): 75–85.
[http://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)00139-4](http://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00139-4)