

УДК 581.461: 582.929: 57.017.55
DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-1

В. Н. Годин, Т. А. Евдокимова

МОРФОЛОГИЯ ОБОЕПОЛЫХ И ПЕСТИЧНЫХ ЦВЕТКОВ *ORIGANUM VULGARE*

Аннотация.

Актуальность и цели. Гинодиэция – форма половой дифференциации, при которой в пределах вида существует два вида особей: обоеполые, формирующие гермафродитные цветки, и женские, образующие пестичные цветки. Цель работы – изучение полового диморфизма в строении цветков *O. vulgare*.

Материалы и методы. Материал собран в 2015–2016 гг. в естественных условиях Московской области. Изучена морфология 50 пестичных и 50 обоеполых цветков *O. vulgare*. Размеры частей цветков измеряли с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1.

Результаты. По размерам и строению у *O. vulgare* четко выделяется два типа цветков: гермафродитные и пестичные. Оба типа цветков медианно-зигоморфные, циклические, 4-круговые, с двойным трубчатым околоцветником, яркоокрашенным венчиком, на дне которого спрятан нектарник. Для пестичных цветков характерны редукция андроеция, представленного стаминодиями, и уменьшение размеров чашечки и венчика.

Выводы. Ксеногамия у *O. vulgare* обусловлена рядом морфологических и биологических особенностей цветков: наличием обоеполых и пестичных цветков на разных особях, пространственной изоляцией рылец и пыльников и протандрией обоеполых цветков.

Ключевые слова: гинодиэция, *Origanum vulgare*, морфология цветков.

V. N. Godin, T. A. Evdokimova

MORPHOLOGY OF PERFECT AND PISTILLATE FLOWERS OF *ORIGANUM VULGARE*

Abstract.

Background. Gynodioecy is a sexual dimorphism at which a population features two types of plants: with pistillate flowers and with perfect flowers. The aim of the work is to study sexual dimorphism in the flower structure of *O. vulgare*.

Materials and methods. The material was collected from the wild of Moscow region in 2015–2016. The morphology of 50 perfect and 50 pistillate flowers was studied. The sizes of flower parts were measured by means of a three-dimensional microscope Biomed MS-1.

Results. Two types of flowers (perfect and pistillate) were clearly mark out. Both types of flowers were median-zygomorphic, cyclic, 4-circular, with double tubular perianth, with bright painted corolla, with nectary. In pistillate flowers the authors observed a reduction of androecium, represented by staminodes, and a decrease in calyx and corolla sizes.

Conclusions. Gynodioecy (existence of perfect and pistillate flowers), temporal (protandry) and spatial isolationn (herkogamy) of pollen and stigmas provide outbreeding of *O. vulgare*.

Key words: gynodioecy, *Origanum vulgare*, flower morphology.

Введение

Гинодиэция – форма половой дифференциации цветковых растений, при которой в пределах вида или популяции встречаются два типа особей: с гермафродитными и пестичными цветками. Особенно широко гинодиэция представлена в умеренном поясе северного полушария [1]. Впервые на морфологические различия обоеполых и женских цветков гинодиэцичных видов указал Ч. Дарвин [2]. Им было показано, что женские особи у большинства гинодиэцичных видов имеют цветки меньших размеров, чем цветки обоеполых особей. Различия в размерах цветков обоеполых и женских особей наблюдаются по величине венчика, который меньше у женских цветков.

В дальнейшем размерная дифференциация гермафродитных и пестичных цветков гинодиэцичных видов была подтверждена многими исследователями [3–5]: в сем. *Lamiaceae* и *Caryophyllaceae* морфологическое проявление гинодиэции совершенно отчетливое – размеры обоеполых и пестичных цветков постоянны. Напротив, в сем. *Campanulaceae* и *Scrophulariaceae* половые формы цветков не строго дифференцированы. Размеры венчика сильно варьируют и по внешнему виду трудно судить о принадлежности цветков к той или иной половой форме. Только просмотр большого материала и его математическая обработка позволяют с достоверностью говорить о больших размерах обоеполых цветков в сравнении с женскими.

В качестве объекта наших исследований выбрана душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.) – коротко- или длиннокорневищный многолетний травянистый поликарпик, гемикриптофит или травянистый хамефит, обладающий евро-азиатским ареалом, наиболее широко распространенный в различных лесостепных сообществах (злаково-разнотравные и разнотравно-злаковые ассоциации луговых степей и остепненных лугов) [6, 7]. В рамках антропоэкологических исследований данного вида, включающих изучение особенностей посещения насекомыми разных половых форм, и дифференциального учета количественного и видового состава опылителей нам прежде всего необходимо было выявить морфологические приспособления обоеполых и пестичных цветков *O. vulgare* к энтомофильному опылению и оценить характер структурных и размерных изменений цветков в связи с гинодиэцией.

Впервые наличие гинодиэции у *O. vulgare* отмечено Дарвином [2], который описал размерные и структурные отличия пестичных и гермафродитных цветков у целого ряда гинодиэцичных видов. В настоящее время известно, что около 35 % видов рода *Origanum* L. обладают гинодиэцией [8], которая также широко представлена в семействе *Lamiaceae* [1, 9, 10]. Однако Дарвин не привел различий по морфологии и строению цветков разного полового статуса у данного вида. В дальнейшем существование гинодиэции у данного вида было продемонстрировано разными исследователями [11 и др.], которые отмечали, что у *O. vulgare* образуются более крупные обоеполые цветки и более мелкие пестичные. Позднее рядом автором [12–15] в той или иной степени подробности описана морфология обоеполых и пестичных цветков у данного вида и показано, что они различаются размерами венчика

и тычинок. Пестичные цветки мельче, с редуцированными пыльниками на укороченных тычиночных нитях: длина трубки венчика у пестичных цветков составляет в среднем 5,3 мм, а у обоеполых – 8,9 мм. Тем не менее детальное морфологическое описание всех структурных особенностей пестичных и обоеполых цветков *O. vulgare* у данных авторов отсутствует, что и послужило задачей настоящего исследования. С другой стороны, авторами статьи изучен материал с европейской части ареала, в то время как перечисленные авторы анализировали уральские или сибирские популяции данного вида. В-третьих, необходимо было рассмотреть, как сказались структурные изменения пестичных цветков на их привлекательность для насекомых-опылителей и посетителей.

Материал и методика

Материал собрали в 2015–2016 гг. в естественных условиях Московской области. Изучена морфология 50 пестичных и 50 обоеполых цветков *O. vulgare*. Размеры частей цветков измеряли с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1. Производили измерения следующих частей цветка: длина трубки чашечки, длина и ширина зубцов чашечки, высота зева чашечки, длина трубки венчика, длина верхней и нижней губ венчика, длина и ширина средней лопасти нижней губы венчика, длина верхних и нижних тычинок, длина и ширина пыльника, длина столбика, длина лопасти рыльца, длина и ширина лопасти завязи, длина лопасти нектарного диска. Данные признаки для исследования выбраны не случайно. Венчик и чашечка служат для привлечения насекомых-опылителей и защиты генеративных структур. Андроцей и гинецей играют важную роль в процессе опыления и формирования семян. В связи с наличием разных половых типов цветков у *O. vulgare* актуальным было выявление структурных преобразований в цветке, связанных с половой дифференциацией.

Данные обработаны методами вариационной статистики [16]. Для каждого изучаемого признака определяли пределы варьирования (min–max), среднее значение (M), его ошибку (m). Сравнение средних арифметических проводили с помощью t -критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

Таблица 1

Морфометрические показатели
обоеполых и пестичных цветков у *Origanum vulgare*

Признак	Тип цветка	Min–max	$M \pm m$	t	P
1	2	3	4	5	6
Параметры чашечки					
Длина трубки чашечки, мм	обоеполый	1,53–1,80	$1,67 \pm 0,06$	3,062	0,0028
	пестичный	1,40–1,53	$1,44 \pm 0,04$		
Длина зубцов чашечки, мм	обоеполый	0,67–0,73	$0,71 \pm 0,02$	0,612	0,5420
	пестичный	0,67–0,80	$0,73 \pm 0,03$		
Ширина зубцов чашечки, мм	обоеполый	0,50–0,60	$0,54 \pm 0,02$	3,653	0,0004
	пестичный	0,33–0,47	$0,40 \pm 0,03$		
Высота зева чашечки, мм	обоеполый	1,33–1,40	$1,36 \pm 0,02$	4,330	0,0000
	пестичный	1,20–1,27	$1,24 \pm 0,02$		

1	2	3	4	5	6
Параметры венчика					
Длина трубки венчика, мм	обоеполый	3,77–4,17	$3,98 \pm 0,09$	6,278	0,0000
	пестичный	3,20–3,40	$3,31 \pm 0,05$		
Длина верхней губы венчика, мм	обоеполый	1,73–2,00	$1,83 \pm 0,07$	4,977	0,0000
	пестичный	1,40–1,53	$1,46 \pm 0,03$		
Длина нижней губы венчика, мм	обоеполый	2,67–3,43	$3,10 \pm 0,19$	4,025	0,0001
	пестичный	2,17–2,47	$2,30 \pm 0,07$		
Длина средней лопасти нижней губы венчика, мм	обоеполый	1,50–1,83	$1,62 \pm 0,09$	0,350	0,7270
	пестичный	1,57–1,73	$1,65 \pm 0,04$		
Ширина средней лопасти нижней губы венчика, мм	обоеполый	1,33–1,60	$1,43 \pm 0,07$	0,765	0,4460
	пестичный	1,33–1,43	$1,38 \pm 0,02$		
Параметры андроеца					
Длина нижних тычинок, мм	обоеполый	4,50–5,50	$5,00 \pm 0,24$	11,771	0,0000
	пестичный	2,17–2,27	$2,21 \pm 0,02$		
Длина верхних тычинок, мм	обоеполый	5,50–5,83	$5,97 \pm 0,26$	14,262	0,0000
	пестичный	2,27–2,33	$2,29 \pm 0,02$		
Длина пыльника, мм	обоеполый	0,47–0,53	$0,50 \pm 0,02$	7,961	0,0000
	пестичный	0,33–0,37	$0,35 \pm 0,01$		
Ширина пыльника, мм	обоеполый	0,63–0,80	$0,72 \pm 0,04$	7,668	0,0000
	пестичный	0,40–0,43	$0,41 \pm 0,01$		
Параметры гинецея					
Длина столбика, мм	обоеполый	3,33–5,50	$4,19 \pm 0,54$	0,223	0,8240
	пестичный	4,17–4,43	$4,31 \pm 0,06$		
Длина лопасти рыльца, мм	обоеполый	0,47–0,53	$0,50 \pm 0,02$	2,846	0,0050
	пестичный	0,53–0,67	$0,60 \pm 0,03$		
Длина лопасти завязи, мм	обоеполый	0,20–0,23	$0,22 \pm 0,01$	2,598	0,0110
	пестичный	0,17–0,20	$0,19 \pm 0,01$		
Ширина лопасти завязи, мм	обоеполый	0,17–0,20	$0,19 \pm 0,01$	2,598	0,0110
	пестичный	0,13–0,17	$0,16 \pm 0,01$		
Длина лопасти нектарного диска, мм	Обоеполый	0,33–0,40	$0,37 \pm 0,02$	0,612	0,5470
	Пестичный	0,33–0,37	$0,35 \pm 0,01$		

Примечание. Min – минимальное значение признака, Max – максимальное значение признака, M – среднее арифметическое значение признака, m – его ошибка, t – критерий Стьюдента, P – достоверность различий, **полужирным** шрифтом выделены достоверные отличия.

Морфология цветков описана согласно «Атласу...» [17], с уточнениями Н. В. Первухиной [18]. Названия половых типов цветков приведены в соответствии с последними методическими рекомендациями [19].

Результаты

Для *O. vulgare* характерна гинодиэция: в изученных нами популяциях встречаются особи, формирующие обоеполые цветки, и особи, образующие пестичные цветки. Рассмотрим морфологические особенности этих двух типов цветков.

Обоеполые цветки

Околоцветник. Цветки *O. vulgare* полные, билатерально-симметричные, зигоморфные, тетрациклические, гетеромерные. Околоцветник двойной: дифференцирован на чашечку и венчик.

Чашечка подпестичная, образована пятью тангентально сросшимися чашелистиками, непадающая, увядающая, фиолетового цвета. В сросшейся чашечке выделяются трубка, отгиб и зев. Чашечка колокольчатая, с 13 жилками, почти правильная, 5-зубчатая, зубцы одинаковые треугольно-ланцетной формы, отогнутые внутрь, в зеве с кольцом из белых длинных волосков. Трубка чашечки прямая, изнутри голая или покрыта редкими многоклеточными волосками, снаружи покрыта короткими отстоящими волосками, длиной от 1,5 до 1,8 мм. В зеве чашечка прямая или слабо скошена, высота зева от 1,33 до 1,40 мм. Зубцы лопастей прямые, острые, но на кончиках не остистые, длина их варьирует от 0,67 до 0,73 мм, ширина – от 0,50 до 0,60 мм.

Венчик образован пятью тангентально сросшимися лепестками, зигоморфный, двугубый, раскрытый, светло-пурпурного или лилово-розового цвета, иногда белый, однотонный, одноцветный, без полос и пятен рисунка. Снаружи венчик опушен прижатыми простыми и железистыми волосками.

Сросшиеся части венчика расчленяются на трубку, зев и отгиб. Венчик явственно разделен на две губы, из которых верхняя образована двумя, а нижняя – тремя лепестками. Трубка венчика внутри опушенная, прямая, значительно превышает зубцы чашечки, расширена к зеву, 3,7–4,2 мм длиной, в области зева 2,0–2,8 мм шириной. Верхняя губа расположена в продолжение верхней части трубки, не образуя с ней угла, 1,73–2,00 мм длиной, 1,9–3,0 мм шириной, прямостоячая или со слегка отвернутой назад верхушкой, округлая, с выемкой на дистальном конце или округлыми частями, в дистальной части разделенными выемкой, плоская или слегка выпуклая, цельнокрайняя.

Нижняя губа 2,67–3,43 мм длиной, трехлопастная, отклоненная под углом 90–150° к трубке, плоская, с более крупной, продолговатой, продолговато-округлой, обратно-яйцевидной средней лопастью, с ровным или волнистым краем, иногда притупленной или заостренной на верхушке, 1,50–1,83 мм длиной, 1,33–1,60 мм шириной. Боковые лопасти продолговато-округлые, продолговатые, округлые, с внезапно обрубленной или округлой верхушкой, цельнокрайние или изредка слегка волнистые, плоские, иногда едва заметно выпуклые в центре.

Снаружи венчик имеет редкое железистое опушение на верхней и нижней губе, а также имеются простые волоски до 0,5 мм длиной. В области зева отмечается редко опушение с длиной волосков около 0,35 мм.

Андроцей. Андроцей тетрамерный, гапlostемонный (один круг тычинок). В обоеполых цветках *O. vulgare* четыре фертильные тычинки своими

тычиночными нитями срастаются с трубкой венчика до его зева, но не срастаются друг с другом. Задняя (верхняя) пара тычинок расположена под верхней губой венчика, практически не отогнута от вертикальной оси цветка наружу, поэтому тычинки располагаются почти параллельно друг другу. Передняя (нижняя) пара тычинок расположена под верхней губой, вилкообразно расходятся в верхней части от вертикальной оси цветка. Тычинки двухильные: задние (верхние) тычинки короче передних (нижних). Длина верхних тычиночных нитей варьирует от 4,5 до 5,5 мм, длина нижних – от 5,5 до 6,6 мм. Тычинки с треугольным расширенным связником. Нижние тычинки почти не выдаются из-под верхней губы венчика, в то время как верхние тычинки выдвинуты за ее пределы. Свободные части тычиночных нитей тонкие, длинные, голые, округлой формы, на всем протяжении одного диаметра. Сросшиеся части тычиночных нитей в верхней части трубки венчика округлые, постепенно уплощающиеся и в основании лепестков представлены только жилками.

Пыльники на связнике двугнездные. Гнезда пыльников почти параллельные. У всех тычинок в цветке пыльники одинаковой формы и одного размера, не соприкасаются друг с другом, длиной от 0,47 до 0,53 мм, шириной от 0,63 до 0,80 мм.

Пыльца. В сем. *Lamiaceae* пыльца бывает 3- и 6-бороздной, соответствующей 2- и 3-клеточной зрелой пыльце, что встречается чрезвычайно редко в пределах одного семейства. Гинодизия в этом семействе, как правило, коррелирует с 3-клеточной 6-бороздной пыльцой [1, 9].

Пыльцевые зерна 6-бороздные, почти шаровидные. В очертании с полюса 6-лопастные, с экватора широкоэллипсоидальные, борозды длинные, узкие и глубокие. Полярная ось составляет 37,2–38,4 мкм, экваториальный диаметр – 39,6–40,8 мкм. Фертильность пыльцы обоеполюх цветков варьирует от 76,3 до 91,1 %.

Нектарники. Нектарники внутрицветковые, расположены под завязями на цветоножке в виде утолщенного мясистого нектарного диска. Наиболее обычный тип нектарника в сем. *Lamiaceae* – это диск с четырьмя хорошо развитыми лопастями [20].

Такой тип нектарного диска характерен и для *O. vulgare*, все лопасти которого одинакового размера: длина лопасти от 0,33 до 0,40 мм. Лопастей нектарного диска чередуются с лопастями завязи.

Гинецей. Гинецей димерный, синкарпный. Образован двумя плодолистиками с числом гнезд, соответствующим числу плодолистиков. Каждое гнездо делится ложной перегородкой пополам, вследствие чего завязь становится 4-лопастной, с одним анатропным семязачатком в каждой лопасти. Длина лопасти завязи варьирует от 0,20 до 0,23 мм, ширина – от 0,17 до 0,20 мм. Завязь верхняя, сидячая, с выпяченными половинками гнезд, гладкая и голая. Столбик длиной от 3,33 до 5,50 мм отходит от основания лопастей завязи (гинобазический), тонкий и очень длинный, голый, к верхушке отклоняется от своей вертикальной оси. Рыльце двулопастное, голое, игольчатое, вильчатое или якоревидное в зависимости от фазы развития цветка. Лопастей рыльца цельные, ланцетовидной формы, отклоняются от вертикальной оси столбика.

Дихогамия. Обоеполые цветки *O. vulgare* строго протандричны, иными словами, рыльца созревают и начинают воспринимать пыльцу только после того, как пыльники собственного цветка полностью опорожнены и в них отсутствует пыльца. Строго выраженная дихогамия в форме протандрии характерна для многих гинодиэичных видов [3], обеспечивая перекрестное опыление обоеполых особей.

Пестичные цветки

Околоцветник. По строению околоцветника обоеполые и пестичные цветки *O. vulgare* не различаются. Выявлены различия по размерам чашечки и ее частей, размерам венчика и его частей (см. табл. 1). Исключение составляют только три признака – длина зубцов чашечки, длина и ширина средней лопасти нижней губы венчика, по которым не выявлены достоверные отличия между обоеполыми и пестичными цветками. Все остальные части околоцветника обоеполых цветков крупнее, чем у пестичных.

Андроцей. Наибольшие отличия обоеполых и пестичных цветков наблюдаются как в строении, так в размерах частей андроцея. Тычинки в пестичных цветках представлены стаминодиями, что отразилось на размерах всех частей андроцея. Так, длина и ширина пыльников в обоеполых цветках 0,50 и 0,72, а в пестичных цветках – 0,35 и 0,41 соответственно.

Гинецей. Структурных отличий в строении гинецея обоеполых и пестичных цветков *O. vulgare* не обнаружено. Однако наблюдаются различия по размерам женских генеративных органов: лопасти завязи более крупные у обоеполых цветков, тогда как в пестичных цветках выявлены более длинные лопасти рыльца, чем в обоеполых цветках.

Обсуждение

В результате наших исследований выявлены различия в размерах частей обоеполых и пестичных цветков *O. vulgare*. К первичным половым признакам цветка этого вида следует отнести признаки гинецея и андроцея. Различия в средних значениях размеров андроцея между обоеполыми и пестичными цветками вполне понятны и обусловлены процессами его редукции в пестичных цветках. Вторичными половыми признаками у цветков *O. vulgare* является большинство изученных признаков околоцветника за исключением длины зубцов чашечки, длины и ширины средней лопасти средней губы венчика. Стабильность параметров средней губы венчика и отсутствие дифференциации между обоеполыми и пестичными цветками связаны с тем, что средняя губа является посадочной площадкой для насекомых, опыляющих и посещающих цветки данного вида. Изменение параметров средней губы могло бы привести к значительному ограничению круга насекомых, встречающихся на цветках *O. vulgare* и недостатку пыльцы для опыления и в дальнейшем оплодотворения пестичных цветков и завязывания ими семян. Тем не менее уменьшение размеров околоцветника пестичных цветков и нектарников у многих гинодиэичных видов приводят к снижению их нектаропродуктивности [21]. Хохловым и Зайцевой [13] было показано, что продукция нектара пестичных цветков ниже, чем гермафродитных. Отсутствие пыльцы как важного пищевого ресурса может неблагоприятно влиять на посещение их

насекомыми в сравнении с обоеполами цветками. Вполне вероятным нам кажется предположение, что количественный и систематический составы насекомых-опылителей будут неодинаковыми для цветков обоих половых типов у гинодиэичных растений, и у *O. vulgare* в частности. Некоторыми авторами убедительно показано, что насекомые охотнее и чаще посещают обоеполые цветки гинодиэичных видов, чем цветки женских форм [13, 22, 23]. Морфологические различия обоеполых и пестичных цветков строго выражены: по внешнему виду можно отчетливо судить о принадлежности цветка к тому или иному половому типу, что важно при изучении половой структуры популяций.

Для объяснения наблюдающихся различий по размерам околоцветника и его частей у растений с половым ди- и полиморфизмом в настоящее время существуют четыре гипотезы: «мужской конкуренции», «женской конкуренции», «коррелятивного развития» и «защитной функции». Ранее авторами были рассмотрены основные положения данных гипотез [24].

Согласно гипотезе «защитной функции» более крупные размеры околоцветника у пестичных цветков появились под действием естественного отбора для защиты плодов или в общем случае для защиты более крупных половых органов [4]. Это характерно как для биотически опыляемых таксонов, у которых покровы женских цветков крупнее, чем у мужских, так и для абиотически опыляемых видов, у которых покровы цветка не служат для привлечения опылителей. L. F. Delph с соавторами [4] предположили, что данная гипотеза также объясняет наблюдающееся различие по размерам покровов цветков в тропических и умеренных широтах: у многих тропических диэичных видов отмечается более крупный гинецей. Существование компенсационной зависимости между размером и числом органов вместе с половым отбором у женских особей является возможным альтернативным объяснением наличия диморфизма по размеру покровов цветков и их нектаропродуктивности. Выявлено, что если гинецей крупнее андроцея и у женских цветков, следовательно, имеется зависимость между размером и числом частей цветка для образования меньших по размеру цветков, чем мужские, увеличение размеров покровов женских цветков может происходить за счет усиления привлекательности для опылителей [4].

По мнению авторов, две функции покровов цветков – защита и привлечение – являются основными детерминантами размеров околоцветника или венчика у однополых цветков среди гинодиэичных видов. Авторы согласны с представлениями Хохлова и Зайцевой [13], что гормональная теория не вскрывает причины гинодиэичии. Однако она объясняет уменьшение размеров венчиков пестичных цветков.

В строении гинецея обоеполых и пестичных цветков *O. vulgare* отсутствуют качественные различия, отмечается лишь размерная дифференциация. Превращение тычинок в стаминодии в пестичных цветках никак коррелятивно не связано со строением гинецея. Напротив, пестичные цветки имеют лучше выраженную рыльцевую поверхность и более крупные лопасти завязи, чем у обоеполых. Увеличение воспринимающей поверхности рылец следует рассматривать как приспособление пестичных цветков к перекрестному опылению, которое для них является единственным и неизбежным. Гейтоногамия или автогамия у них исключена.

Выводы

Выявлены различия в размерах частей венчика обоеполых и пестичных цветков у *O. vulgare*, что обусловлено, как предполагается, существованием согласованного роста или генетической корреляции между лепестками и тычинками, которые редуцируются в пестичных цветках, и дифференцированным выполнением околоцветником и его частей функций защиты генеративных органов и привлечения опылителей у разных половых типов цветков. Отсутствие достоверных различий между обоеполыми и пестичными цветками по размерам нижней губы венчика (посадочная площадка для насекомых-опылителей) и некоторым параметрам гинецея, по мнению авторов, следует рассматривать как приспособление пестичных цветков к ксеногамии. При уменьшении общих размеров трубки венчика и его верхней губы у пестичных цветков остаются почти неизменными те части цветка, которые отвечают за энтомофильное опыление *O. vulgare*. На примере *O. vulgare* четко видно, что ксеногамия обеспечивается целым рядом приспособлений: существованием двух типов цветков на разных особях, пространственной изоляцией (геркогамия) созревшего рыльца на длинном столбике выше пыльников, одновременным созреванием пыльцы и рыльца (четко выраженная протандрия) у обоеполых цветков этого вида.

Библиографический список

1. **Годин, В. Н.** О распространении гинодиэзии у цветковых растений / В. Н. Годин, Е. М. Демьянова // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98, № 12. – С. 1465–1487.
2. **Darwin, Ch.** The different forms of flowers on plants on the same species / Ch. Darwin. – London : J. Murray, 1877. – 352 p.
3. **Демьянова, Е. И.** Половой полиморфизм цветковых растений : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Демьянова Е. И. – М., 1990. – 35 с.
4. **Delph, L. F.** Sexual dimorphism in flower size / L. F. Delph, L. F. Galloway, M. L. Stanton // American Naturalist. – 1996. – Vol. 148, № 2. – P. 299–320.
5. **Годин, В. Н.** Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в связи с половой дифференциацией / В. Н. Годин // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94, № 12. – С. 1784–1790.
6. **Деревинская, Т. И.** Ресурсное изучение душицы обыкновенной *Origanum vulgare* L. в Европейской части СССР и некоторые вопросы ее биологии : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Деревинская Т. И. – М., 1985. – 18 с.
7. **Нухимовский, Е. Л.** Морфология *Origanum vulgare* L. в естественных местобитаниях и при выращивании в Московской области / Е. Л. Нухимовский, О. А. Черкасов // Растительные ресурсы. – 1987. – Т. 23, вып. 3. – С. 345–356.
8. **Ietswaart, J. H.** A taxonomic revision of the genus *Origanum* / J. H. Ietswaart. – London : Leiden University Press, 1980. – 153 p.
9. **Демьянова, Е. И.** Распространение гинодиэзии у цветковых растений / Е. И. Демьянова // Ботанический журнал. – 1985. – Т. 70, № 10. – С. 1289–1301.
10. **Rivkin, L. R.** Why is gynodioecy a rare but widely distributed sexual system? Lessons from the Lamiaceae / L. R. Rivkin, A. L. Case, C. M. Caruso // New Phytologist. – 2016. – Vol. 211, № 2. – P. 688–696.
11. **Knuth, P.** Handbuch der Blüthenbiologie / P. Knuth. – Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. – Bd. I. – 400 s.
12. **Верещагина, В. А.** О гинодиэзии душицы обыкновенной (*Origanum vulgare* L.) / В. А. Верещагина, Л. И. Маланина // Биологические науки. – 1974. – № 6. – С. 51–57.
13. **Хохлов, С. С.** Исследование гинодиэзии и возможности апомиксиса у некоторых видов семейства губоцветных / С. С. Хохлов, М. И. Зайцева // Апомиксис и

- цитозембриология растений. – Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1975. – Вып. 3. – С. 3–16.
14. **Анисимова, А. Г.** Морфолого-анатомические особенности половых форм *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae) / А. Г. Анисимова, Е. И. Демьянова // Растительные ресурсы. – 2007. – Вып. 1. – С. 36–45.
 15. **Гордеева, Н. И.** Особенности полового полиморфизма растений *Origanum vulgare* в окрестности Академгородка Новосибирской области / Н. И. Гордеева // Растительный мир Азиатской России. – 2014. – № 3 (15). – С. 28–31.
 16. **Шмидт, В. М.** Математические методы в ботанике / В. М. Шмидт. – Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – 288 с.
 17. **Фёдоров, Ал. А.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок / Ал. А. Фёдоров, З. Т. Артюшенко. – Л. : Наука, 1975. – 351 с.
 18. **Первухина, Н. В.** Околоцветник покрытосеменных / Н. В. Первухина. – Л. : Наука, 1979. – 111 с.
 19. **Годин, В. Н.** Половая дифференциация у растений. Термины и понятия / В. Н. Годин // Журнал общей биологии. – 2007. – Т. 68, № 2. – С. 98–108.
 20. **Карташова, Н. Н.** Строение и функция нектарников цветка двудольных растений / Н. Н. Карташова. – Томск : Изд-во ТГУ, 1965. – 195 с.
 21. **Пономарев, А. Н.** К изучению гинодиэзии у растений / А. Н. Пономарев, Е. И. Демьянова // Ботанический журнал. – 1975. – Т. 60, № 1. – С. 3–15.
 22. **Alonso, C.** Early blooming's challenges: extended flowering season, diverse pollinator assemblage and the reproductive success of gynodioecious *Daphne laureola* / C. Alonso // Annals of Botany. – 2004. – Vol. 93, № 1. – P. 61–66.
 23. **Gange, A. C.** Arbuscular mycorrhizal fungi influence visitation rates of pollinating insects / A. C. Gange, A. K. Smith // Ecological Entomology. – 2005. – Vol. 30, № 5. – P. 600–606.
 24. **Годин, В. Н.** Морфология цветков *Potentilla bifurca* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией / В. Н. Годин, Е. А. Басаргин // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92, № 11. – С. 1508–1515.

References

1. Godin V. N., Dem'yanova E. M. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2013, vol. 98, no. 12, pp. 1465–1487.
2. Darwin Ch. *The different forms of flowers on plants on the same species*. London: J. Murray, 1877, 352 p.
3. Dem'yanova E. I. *Polovoy polimorfizm tsvetkovykh rasteniy: avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Gender polymorphism of flower plants: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Moscow, 1990, 35 p.
4. Delph L. F., Galloway L. F., Stanton M. L. *American Naturalist*. 1996, vol. 148, no. 2, pp. 299–320.
5. Godin V. N. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2009, vol. 94, no. 12, pp. 1784–1790.
6. Derevinskaya T. I. *Resursnoe izuchenie dushitsy obyknovennoy Origanum vulgare L. v Evropeyskoy chasti SSSR i nekotorye voprosy ee biologii: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [A resource study of *Origanum vulgare* L. in the European part of USSR and some issues of its biology: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow, 1985, 18 p.
7. Nukhimovskiy E. L., Cherkasov O. A. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 1987, vol. 23, iss. 3, pp. 345–356.
8. Ietswaart J. H. *A taxonomic revision of the genus Origanum*. London: Leiden University Press, 1980, 153 p.
9. Dem'yanova E. I. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1985, vol. 70, no. 10, pp. 1289–1301.

10. Rivkin L. R., Case A. L., Caruso C. M. *New Phytologist*. 2016, vol. 211, no. 2, pp. 688–696.
11. Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie* [Reference book of flower biology]. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898, vol. I, 400 p.
12. Vereshchagina V. A., Malanina L. I. *Biologicheskie nauki* [Biological sciences]. 1974, no. 6, pp. 51–57.
13. Khokhlov S. S., Zaytseva M. I. *Apomixis i tsitoembriologiya rasteniy* [Apomixis and cytoembriology of plants]. Saratov: Izd-vo Sarat. un-ta, 1975, iss. 3, pp. 3–16.
14. Anisimova A. G., Dem'yanova E. I. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 2007, iss. 1, pp. 36–45.
15. Gordeeva N. I. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii* [Flora of Asian Russia]. 2014, no. 3 (15), pp. 28–31.
16. Shmidt V. M. *Matematicheskie metody v botanike* [Mathematical methods in botany]. Leningrad: Izd-vo Leningr. un-ta, 1984, 288 p.
17. Fedorov A. I., Artyushenko Z. T. *Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Tsvetok* [Atlas of descriptive morphology of higher plants]. Leningrad: Nauka, 1975, 351 p.
18. Pervukhina N. V. *Okolotsvetnik pokrytozemnykh* [Perianth of the angiosperms]. Leningrad: Nauka, 1979, 111 p.
19. Godin V. N. *Zhurnal obshchey biologii* [The journal of general biology]. 2007, vol. 68, no. 2, pp. 98–108.
20. Kartashova N. N. *Stroenie i funktsiya nektarnikov tsvetka dvudol'nykh rasteniy* [The structure and function of flower nectaries of dicotyledonous plants]. Tomsk: Izd-vo TGU, 1965, 195 p.
21. Ponomarev A. N., Dem'yanova E. I. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1975, vol. 60, no. 1, pp. 3–15.
22. Alonso C. *Annals of Botany*. 2004, vol. 93, no. 1, pp. 61–66.
23. Gange A. C., Smith A. K. *Ecological Entomology*. 2005, vol. 30, no. 5, pp. 600–606.
24. Godin V. N., Basargin E. A. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2007, vol. 92, no. 11, pp. 1508–1515.

Годин Владимир Николаевич

доктор биологических наук, профессор,
кафедра ботаники, Московский
педагогический государственный
университет (Россия, г. Москва,
ул. Малая Пироговская, 1/1)

E-mail: godinvn@yandex.ru

Godin Vladimir Nikolaevich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of botany, Moscow
Pedagogical State University
(1/1 Malaya Pirogovskaya street,
Moscow, Russia)

Евдокимова Татьяна Александровна

магистрант, Московский педагогический
государственный университет
(Россия, г. Москва,
ул. Малая Пироговская, 1/1)

E-mail: evdagr@gmail.com

Evdokimova Tatyana Aleksandrovna

Master's degree student, Moscow
Pedagogical State University
(1/1 Malaya Pirogovskaya street,
Moscow, Russia)

УДК 581.461: 582.929: 57.017.55

Годин, В. Н.

Морфология обоеполых и пестичных цветков *Origanum vulgare* /
В. Н. Годин, Т. А. Евдокимова // Известия высших учебных заведений.
Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1 (17). – С. 3–13. DOI:
10.21685/2307-9150-2017-1-1