

УДК 581.461: 582.929: 57.017.55

DOI 10.21685/2307-9150-2020-3-2

В. Н. Годин, Н. Г. Куранова, Л. Р. Ахметгариева

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ ГИНОДИЭЦИЧНОГО ВИДА *AJUGA REPTANS* (LAMIACEAE) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Аннотация.

Актуальность и цели. У гинодиэцичных видов в популяциях встречаются два типа особей – обоеполые и женские, которые отличаются по целому ряду морфологических и биологических особенностей. *A. reptans* относится к гинодиэцичным видам, однако сведения по биологии цветения как вида в целом, так и его половых форм крайне фрагментарны и отрывочны. Цель работы – изучение особенностей цветения обоеполых и женских особей *A. reptans* в Московской области.

Материалы и методы. Антэкологические наблюдения проводили в естественных условиях Московской области с 2015 по 2019 г. по общепринятым методикам.

Результаты. Флоральная единица *A. reptans* – верхушечный открытый брактеозный тирс, составные элементы которого 3- или 5-цветковые цимоиды. В боковых дихазиях последовательность раскрытия цветков акропетальная, в пределах тирса цветки на осях одного порядка зацветают практически одновременно. Обоеполые цветки *A. reptans* характеризуются слабо выраженной протандрией. Обоеполые и пестичные цветки обладают большой продолжительностью жизни, достигающей 12–13 сут в случае отсутствия опыления. Для *A. reptans* характерен дневной ритм цветения с двумя максимумами, приходящимися на 9 и 12 ч дня. Обоеполые и пестичные цветки раскрываются синхронно.

Выводы. Ряд антэкологических особенностей *A. reptans* несет на себе отпечаток цветения вида весной: отсутствие четкой акропетальной последовательности в порядке зацветания цветков в тирсе, большая продолжительность жизни как обоеполых, так и пестичных цветков, раскрытие цветков в течение почти всего светового дня, довольно короткий период цветения особей *A. reptans* в целом, что обусловлено необходимостью развития в строго определенный период вегетации.

Ключевые слова: *Ajuga reptans*, гинодиэция, цветение.

© Годин В. Н., Куранова Н. Г., Ахметгариева Л. Р., 2020. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

V. N. Godin, N. G. Kuranova, L. R. Akhmetgarieva

THE FEATURES OF GYNODIOECIOUS FLOWERING *AJUGA REPTANS* (LAMIACEAE) IN MOSCOW REGION

Abstract.

Background. In gynodioecious species, populations of two types of individuals are found – bisexual and female. The morphological and biological characteristics of these two morphs are different. *A. reptans* is an example of a gynodioecious species. However, information about the flowering biology of both its sexual forms is extremely fragmented. The aim of our research is to study the flowering of *A. reptans*' bisexual and female morphs in the Moscow region.

Materials and methods. Anthecological observations were made in natural conditions in the Moscow region from 2015 to 2019 according to generally accepted methods.

Results. The floral unit of *A. reptans* is the apical open bracteose thyrus, which has constituent elements of 3 or 5 flower cymoids. In lateral dichasium, the flower opens acropetally; in the thyrus, flowers on the axis bloom almost simultaneously. Bisexual flowers of *A. reptans* are characterized by a weak protandry. Bisexual and pistillate flowers have a long lifespan, surviving for 12–13 days without pollination. *A. reptans* is characterized by a daily flowering rhythm, with two maximums at 9 a.m and 12 a.m. Bisexual and pistillate flowers open simultaneously.

Conclusions. A number of anthecological characters of *A. reptans* demonstrate that it flowers in spring: the lack of a clear acropetal sequence in the order of flowers blooming in a thyrus, the long lifespan of both bisexual and pistillate flowers, the opening of flowers during almost all daylight hours, and a fairly short flowering period, due to the need for development in a strictly defined period of vegetation.

Keywords: *Ajuga reptans*, gynodioecy, flowering.

Введение

Гинодиэция – форма половой дифференциации, при которой популяции состоят из двух половых форм – обоеполых и женских [1–3]. Обе половые формы особей отличаются друг от друга размерами цветков (обоеполые цветки крупнее пестичных), суточным и сезонным ритмом цветения, продолжительностью цветения, длительностью функционирования генеративных органов, семенной продуктивностью и т.д. [4–7]. Многочисленные исследования показали, что цветки обоеполых и женских особей гинодиэцичных растений могут раскрываться синхронно или асинхронно, что в каждом случае имеет адаптивное значение, а продолжительность цветения женских особей как правило меньше, чем обоеполых, что необходимо для успешного завязывания семян пестичными цветками [6–12].

В качестве объекта нашего исследования выбрана *Ajuga reptans* L. – многолетнее надземностолонное травянистое растение смешанных и широколиственных лесов европейской части России, неморальный мезофит, гемикриптофит [13]. Согласно нашим исследованиям [14], данный вид относится к гинодиэцичным растениям. Между тем сведения об особенностях цветения *A. reptans* как вида в целом, так и его половых форм крайне отрывочны и фрагментарны. Так, по данным Р. Knuth [15], цветки данного вида гомогамны, иногда протандричны или протогиничны. Поэтому целью нашей работы было выявление закономерностей процесса цветения *A. reptans* в Московской области.

Материалы и методика

Исследования биологии цветения *A. reptans* проводили с 2015 по 2019 г. в естественных условиях Московской области по методике антропоэкологических исследований [16]. Для выявления морфогенеза цветка, начиная от плотного бутона до увядания околоцветника и генеративных структур, анализировали такие особенности, как форма и окраска околоцветника и изменение этих признаков в течение жизни цветка, особенности взаимного расположения андроеца и гинецея, движение тычинок и рылец в процессе развития и функционирования цветка, время созревания рылец и пыльников. Длительность тычиночной фазы определяли визуально на 20 этикетированных цветках, ежегодно, в течение пяти лет, на пяти разных обоеполых растениях. Началом тычиночной фазы считали момент растрескивания пыльников. Окончание фиксировали по времени полного опустошения из пыльников. Степень зрелости рыльцевой поверхности определяли как визуально по морфологическим признакам, так и с помощью химического метода: воспринимающая поверхность зрелых рылец при нанесении на нее слабого раствора перманганата калия окрашивается в коричневый или бурый цвет, а незрелые рыльца не окрашиваются [17].

Изучение суточной ритмики цветения проводили на пяти особях каждой половой формы в течение трех лет наблюдений в естественных условиях в фазу массового цветения вида (май). Через 1 ч подсчитывали число вновь раскрывшихся цветков. Во избежание ошибки при подсчете нижнюю губу вновь раскрывшихся цветков помечали точкой. Число раскрывшихся цветков по часам выражали в процентах от общего числа цветков, раскрывшихся за сутки. Параллельно производили измерение температуры (°C) и относительной влажности воздуха (%) в тени с помощью психрометра Ассмана и освещенности на уровне соцветий с помощью люксметра.

Результаты и обсуждение

A. reptans относится к поздневесенним растениям, цветение которых происходит в фазу «зеленой дымки», что должно было отразиться на многих антропоэкологических особенностях этого вида.

Структура синфлоресценций *A. reptans*. Флоральная единица у *A. reptans* составная, представлена открытым брактеозным тирсом (рис. 1). Структурные элементы тирса – цимоиды, которые представляют собой цветonoсную систему, состоящую из терминального цветка и 1 или 2 симподиально нарастающих боковых ветвей. Цимоид у *A. reptans* – это вариант многоярусного дихазия, у которого одна из боковых осей третьего и следующих порядков не развивается, т.е. он представлен дихазием из монохазиев. Как и у других представителей семейства Lamiaceae [18], у *A. reptans* отмечаются редуциционные тенденции, которые затронули разные аспекты сложной и иерархической структуры соцветий. Для брактеозного тирса *A. reptans* характерны укороченные оси боковых цимоидов, что приводит к агрегации элементов соцветия. С антропоэкологической точки зрения, такое преобразование носит адаптивный характер, в результате чего возрастает привлекательность соцветий для опылителей. Укороченные оси цимоидов и удлиненные междоузлия главной оси тирса определяют формирование так называемого колосовидно-

го тирса – флоральной единицы, наиболее часто встречающейся в пределах данного семейства.

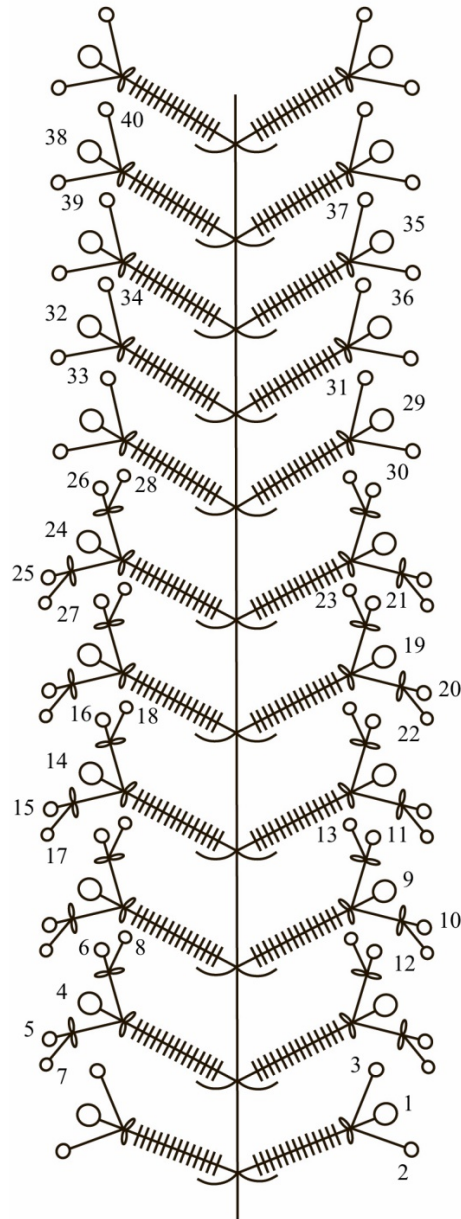


Рис. 1. Схема синфлоресценции *Ajuga reptans*.

Условные обозначения: 1–40 – порядковые номера цветков в цимоидах

Наиболее обычный вариант боковых цим у *A. reptans* – 3- или 5-цветковые цимойды. Число цимойдов с разным числом цветков закономерно изменяется в акропетальном направлении. Как правило, несколько самых нижних цимойдов – 3-цветковые, выше расположенные цимы образуют по пять цветков. Верхняя часть тирса представлена в основном 3-цветковыми цимойдами. Однако иногда самые верхние цимойды тирса представлены редуци-

рованными, 1- или 2-цветковыми цимами. Последние образуются в результате недоразвития боковых цветоносных зачатков: часто в таких цимоидах отмечаются недоразвившиеся цветки на боковых осях.

Кроющие листья (брактей) тирса *A. reptans* в той или иной степени видоизменены и отличаются от срединных. Отличия брактей у *A. reptans* от срединных листьев проявляются как в размерах (они меньше), так и в их окраске. Интенсивность изменения окраски кроющих листьев происходит в акропетальной последовательности: самые нижние брактей довольно часто обычной зеленой окраски, иногда основание листовой пластинки приобретает антоциановую окраску, а начиная с 2–3 узла брактей целиком антоциановой окраски. В этом же направлении уменьшаются общие размеры брактей.

Цветение обоеполых и пестичных цветков *A. reptans*. При изучении последовательности раскрытия обоеполого цветка и характера количественных и качественных изменений его составных частей мы выделили пять стадий в его развитии: плотный бутон, рыхлый бутон, тычиночная, адихогамная, рыльцевая.

В стадии плотного бутона венчик едва виден из-за прикрывающих его долей чашечки, которая уже имеет фиолетовую окраску. Чашечка и венчик покрыты хорошо развитыми волосками, которые почти скрывают синюю окраску венчика, в результате он снаружи кажется бело-серебристым. Внутри цветка тычиночные нити короткие, пыльники обоеполых и пестичных цветков уже содержат сформированную пыльцу. Столбик также короткий, лопасти рыльца плотно прижаты друг к другу.

В рыхлом бутоне обоеполых цветков уже хорошо различим венчик, который далеко выдается за пределы долей чашечки. Венчик покрыт обильными волосками, через которые уже хорошо выделяется его фиолетовое окрашивание. В венчике четко выделяются трубка и отгиб, который состоит из плотно свернутых долей нижней губы. Снаружи генеративные органы не видны, поскольку прикрыты свернутой нижней губой. Внутри цветка тычинки и столбик удлиняются, лопасти рыльца также остаются попарно сомкнутыми.

При раскрытии цветка первыми разворачиваются боковые лопасти нижней губы венчика, но пока не развернется средняя лопасть, вся нижняя губа остается слегка свернутой внутрь цветка. В это время происходит интенсивный рост тычинок и столбиков, в результате которого рыльце располагается выше, чем пыльники. До полного развертывания нижней губы столбик и тычинки в обоеполых цветках уже свободны, но довольно плотно примыкают к главной оси тирса. При полном развертывании нижней губы венчика генеративные органы цветка слегка отклоняются вниз, отдаляясь от главной оси тирса. Столбик всегда расположен над тычинками и обычно длиннее их. Необходимо отметить, что длина столбика в цветках зависит от их положения в цимоеде: у цветков нижней части тирса, развивающихся на боковых осях III порядка рыльца не выдаются из цветка, они чуть короче тычиночных нитей. То же самое наблюдается и у цветков на боковых осях, начиная с шестой мутовки цимоедов и выше до верхушки тирса. При этом у цветков, развивающихся на главной оси дихазиев, столбики всегда длиннее тычиночных нитей. С момента полного раскрытия цветка и экспонирования тычинок в обоеполых цветках начинается тычиночная или мужская фаза развития.

Обильная пыльца желтого цвета начинает высыпаться из пыльников на нижнюю губу венчика и остается там, она хорошо заметна даже невооруженным глазом из-за контрастной окраски венчика. В начале тычиночной фазы доли рыльца вильчато расходятся, однако как показали наши исследования, рыльце еще не созрело и не готово к восприятию пыльцы. В это время нектарный диск внутри цветка обильно выделяет нектар, который, как и пыльца, привлекает различных насекомых. Продолжительность тычиночной фазы обоеполых цветков обычно составляет 1–3 дня и зависит от погодных условий. При солнечной, теплой и сухой погоде тычиночная фаза может составлять одни сутки из-за активного посещения насекомыми и в результате этого быстрого опорожнения пыльников. В случае прохладной, пасмурной или дождливой погоды тычиночная фаза может удлиняться до 3 сут. К концу тычиночной стадии пыльники подсыхают и чернеют, однако оставшаяся обильная пыльца придает им часто желто-черную окраску, что позволяет легко отличить обоеполые цветки от пестичных. Аналогичный характер изменений происходит и в пестичных цветках в тычиночную фазу их развития, с той лишь разницей, что пыльники в пестичных цветках никогда не вскрываются, сохраняют светло-зеленую окраску и хорошо заметны. Из-за отсутствия вскрывания пыльников в пестичных цветках они сохраняются значительно дольше, чем в обоеполых – обычно 4–5 дней. После этого они просто подсыхают и чернеют. Исследования показали, что в обоеполых цветках *A. reptans* в конце тычиночной фазы развития рыльца созревают и становятся восприимчивыми к пыльце. Следовательно, в течение довольно небольшого промежутка времени (как правило меньше суток) в обоеполых цветках этого вида наблюдается совмещение тычиночной и рыльцевой фаз цветения. В пестичных цветках такое временное перекрывание происходит значительно дольше (3–4 дня), но из-за невскрывания пыльников перенос пыльцы на собственное рыльце невозможен.

Подсыхание пыльников – один из визуальных признаков наступления рыльцевой фазы цветения. К этому времени лопасти рыльца расходятся друг от друга под острым углом и их поверхность покрывается многочисленными сосочками. Такие рыльца начинают окрашиваться раствором перманганата калия, что указывает на способность рылец воспринимать пыльцу. Каких-либо других заметных изменений в течение рыльцевой стадии не наблюдается. Данная стадия самая продолжительная, она может длиться от 9 до 12 дней у обоеполых цветков и от 7 до 10 дней – у пестичных цветков. Длительность рыльцевой стадии определяется успешностью опыления и погодными условиями. В случае активного посещения цветков насекомыми, чему благоприятствует сухая и солнечная погода, и, соответственно, попадания пыльцы на рыльце длительность рыльцевой фазы может сильно уменьшаться и составлять 5–7 дней. При неблагоприятных погодных условиях (пасмурная или дождливая погода) и слабой активности насекомых-опылителей рыльцевая фаза удлиняется и охватывает максимально возможный период. К концу рыльцевой стадии развития рыльце и венчик подсыхают, но остаются при созревающих плодах.

Анализ особенностей цветения обоеполых и пестичных цветков *A. reptans* показал, что обоеполые цветки в условиях Московской области слабо протандричны – первыми в них созревают и вскрываются пыльники, затем

в течение короткого времени наблюдается одновременное функционирование мужских и женских генеративных структур, позднее наступает рыльцевая фаза. Следовательно, в обоеполых цветках *A. reptans* в течение короткого времени возможна автогамия путем переноса собственной пыльцы на рыльце и, соответственно, оплодотворение. Согласно данным литературы [19], *A. reptans*, как и другие представители данного рода, характеризуются наличием системы самосовместимости. Обоеполые и пестичные цветки могут функционировать довольно длительное время – до 12–13 дней в случае крайне незначительного количества пыльцы, подающей на рыльце и, соответственно, отсутствию оплодотворения. Аналогичные данные о большой продолжительности жизни цветков ранневесенних растений приводит Л. А. Антонова [20]: период цветения отдельного цветка колеблется от 5–7 дней у *Scilla siberica* Haw., до 8–10 дней у *Anemone altaica* Fisch. ex C. A. Mey. и *A. ranunculoides* L.

Суточная ритмика цветения обоеполых и пестичных цветков *A. reptans*. Анализ суточной ритмики зацветания обоеполых и пестичных цветков у данного вида показало следующее (рис. 2). Оба половых типа цветков начинают раскрываться рано утром с восхода солнца при довольно низкой температуре воздуха (8–10 °С). Постепенно число вновь зацветших цветков увеличивается и достигает первого максимума в 9 ч утра. После чего наблюдается небольшое замедление этого процесса, но к 12 ч дня цветки *A. reptans* продолжают активно раскрываться. К вечеру число вновь функционирующих цветков постепенно снижается, и раскрывание цветков практически заканчивается к 18 ч вечера. Следовательно, у *A. reptans* наблюдается в целом дневной характер ритмики цветения, при этом как обоеполые, так и пестичные цветки продолжают раскрываться почти все светлое время суток. Отмечается параллельный характер изменения кривых суточной ритмики цветения цветков и освещенности. Скорее всего, у *A. reptans* суточная динамика цветения в большей степени определяется именно степенью освещения, чем другими экологическими факторами окружающей среды. Условия местообитания, а также погодные условия, в частности дождь, вносят известные коррективы в суточную ритмику цветения данного вида, но не изменяют ее коренным образом.

Особенности цветения синфлоресценции *A. reptans*. Анализ рис. 3 показывает, что в целом для открытого брактеозного тирса *A. reptans* не характерна акропетальная последовательность раскрывания цветков, расположенных на главных осях боковых цимоидов. Даже при наличии 10 и более цимоидов в тирсе временная разница между моментом начала цветения цветков в самых нижних и самых верхних частях тирса составляет не более одних суток. Следовательно, цветки, входящие в состав 7- или 8-й мутовок и выше, зацветают лишь на один день позже, чем цветки ниже расположенных мутовок. Тем не менее акропетальность имеет место в суточной динамике раскрывания цветков: в течение суток цветки на главных осях боковых дихазиев последовательно зацветают снизу вверх в тирсе. Следовательно, практически в первый день цветения у *A. reptans* раскрывается довольно много цветков в тирсе, что делает его заметным и привлекательным для насекомых, посещающих цветки. Такие же особенности быстрого раскрывания цветков в соцветиях других растений, цветущих весной, отмечены и другими авторами [21–23]. Как и у многих цветущих ранней весной растений такое дружное

раскрывание цветков обусловлено тем, что генеративные структуры у них обычно сформированы еще с осени. Например, как показала Т. А. Комарова [24], к осени у *A. reptans* побег будущего года сформирован полностью, включая соцветие.

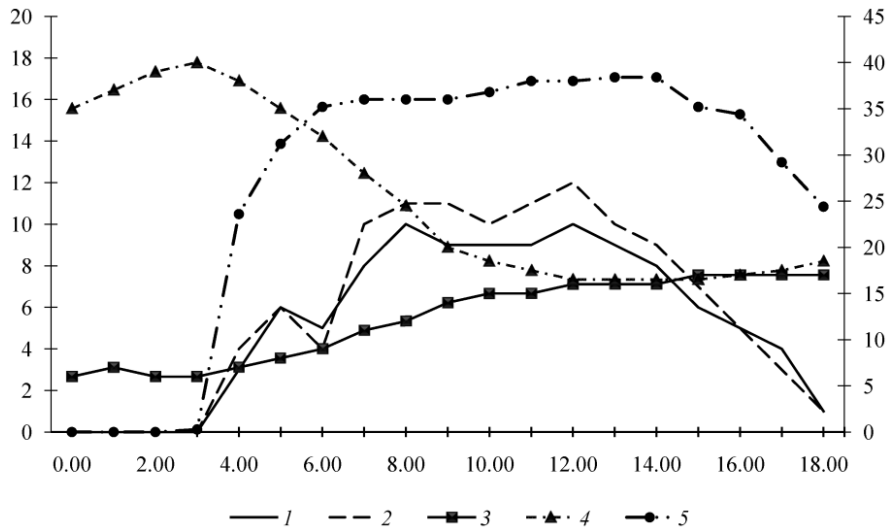


Рис. 2. Суточная динамика раскрытия обоеполых и пестичных цветков *Ajuga reptans*.

Условные обозначения: 1 – число раскрывшихся обоеполых цветков; 2 – число раскрывшихся пестичных цветков; 3 – температура воздуха; 4 – относительная влажность воздуха; 5 – освещенность. По оси абсцисс – время наблюдений, ч; по осям ординат: слева – число раскрывшихся цветков, шт., справа – температура воздуха, °С (5 °С соответствует 10 % влажности и 2500 люкс)

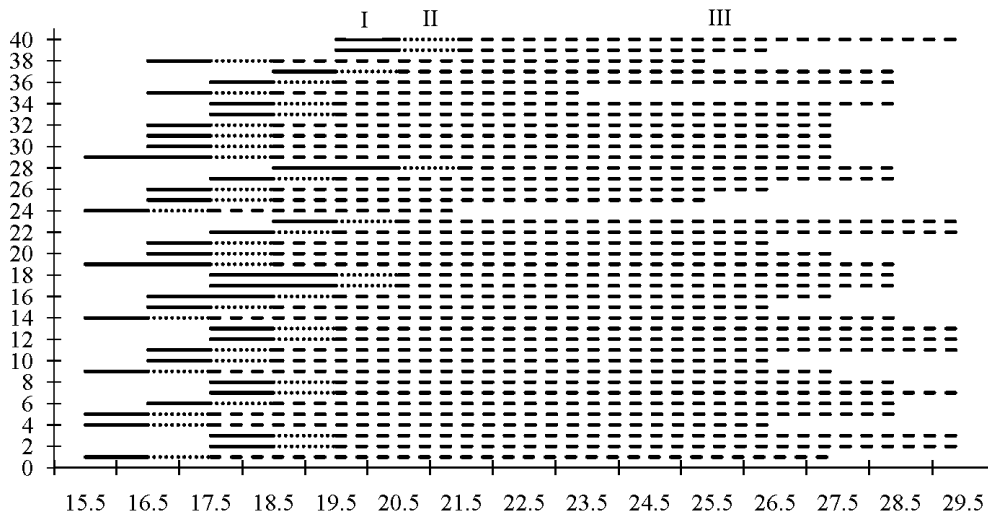


Рис. 3. Последовательность и продолжительность цветения обоеполых цветков в дихазиях флоральных единиц *Ajuga reptans*.

Условные обозначения: I – тычиночная; II – адихогамная; III – рыльцевая стадии развития цветков. По оси абсцисс – даты наблюдений, по оси ординат – номера цветков в дихазиях, как на рис. 1

Последовательность цветения цветков в цимоиде носит всегда строго закономерный характер. Первым зацветает цветок, расположенный на главной оси цимоида. Как правило, на следующий день раскрываются цветки, сформированные на боковых осях II порядка данного цимоида. Чаще всего эти два цветка начинают функционировать синхронно в один и тот же день, но иногда один из цветков зацветает на один день позже. Зависит это от пространственного расположения цветков по отношению к свету. Цветки, расположенные на освещаемой стороне тирса, зацветают раньше, чем цветки на менее освещенной стороне главной оси. В случае 5-цветкового цимоида, два цветка, заканчивающие боковые оси III порядка, зацветают через сутки после начала раскрытия цветков на боковых осях предыдущего порядка. Следовательно, наиболее распространенный вариант цветения цимоидов следующий: 3-цветковые дихазии зацветают в течение 2 (редко 3) дней, а 5-цветковые – в течение 3 (редко 4) дней. Подобная закономерность характерна для любых цимоидов вне зависимости от их расположения в тирсе и половой формы особей. В связи с неравномерностью зацветания цветков в пределах отдельного цимоида цветки в нем находятся в разных фазах своего цветения: в начале цветения дихазия цветков на главной оси проходит фазу адихогамии, тогда как цветки на боковых осях находятся в тычиночной фазе. Однако позднее, начиная с четвертого дня как развернутся первые цветки в цимоиде, все его цветки проходят рыльцевую стадию развития. Таким образом, насекомые, которые посещают цветки этого вида, могут осуществлять гейтоногамное опыление не только в пределах отдельного цимоида, но и в пределах всего брактеозного тирса.

Продолжительность цветения всего тирса *A. reptans* составляет около 15 дней и зависит как от погодных условий, так и от числа боковых дихазиев. При благоприятной для лета насекомых погоде срок цветения как отдельных цветков, так и всего соцветия может сокращаться до 10–12 дней. В случае неуспешного опыления при прохладной, пасмурной или дождливой погоде период цветения увеличивается. Увеличение числа боковых цимоидов обуславливает и более длительное цветение всего тирса у *A. reptans*. Тем не менее для *A. reptans* характерен довольно короткий период цветения, как и у других весенних растений. Еще И. Г. Серебряков [25] отмечал, что при переходе от весны к лету происходит увеличение как абсолютного, так и относительного числа длительно цветущих видов. Последующие исследования подтвердили данное наблюдение. Например, цветение таких весенних растений, как *Anemone altaica*, *A. ranunculoides* и *Gagea lutea* (L.) Ker.-Gawl., продолжается от 13 до 17 дней, а летнецветущие виды характеризуются значительно большим периодом цветения: 47 дней у *Stachys sylvatica* L. и 63 дня у *Srcophularia nodosa* L. [21, 22].

Заключение

Ряд изученных антэкологических особенностей *A. reptans* явно несет на себе отпечаток достаточно раннего цветения весной. К ним можно отнести следующие:

1. Отсутствие четкой акропетальной последовательности в порядке зацветания цветков в тирсе, в результате чего многоцветковые соцветия *A. rep-*

tans с одновременно раскрытыми цветками хорошо выделяются в травяном покрове леса и привлекают различных насекомых.

2. Большая продолжительность жизни как обоеполюх, так и пестичных цветков (до 12–13 дней) и особенно их рыльцевой стадии, что связано с необходимостью перекрестного энтомофильного опыления, которое зачастую затруднено весной из-за малой численности насекомых и изменчивых погодных условий.

3. Суточная ритмика цветения, при которой цветки раскрываются в течение почти всего светового дня с двумя максимумами, приходящимися на 9 и 12 ч дня. Наличие широкого выбора цветков, находящихся в разных фазах своего развития, необходимо для привлечения немногочисленных насекомых, посещающих цветки данного вида ради нектара и (или) пыльцы.

4. Большая продолжительность жизни цветков и отсутствие акропеталяльности приводят в итоге к довольно короткому цветению особей *A. reptans* в целом, что обусловлено необходимостью развития в строго определенный период вегетации весной.

Библиографический список

1. Демьянова, Е. И. Распространение гинодиэзии у цветковых растений / Е. И. Демьянова // Ботанический журнал. – 1985. – Т. 70, № 10. – С. 1289–1301.
2. Годин, В. Н. Распространение гинодиэзии в системе APG IV / В. Н. Годин // Ботанический журнал. – 2019. – Т. 104, № 5. – С. 669–683.
3. Годин, В. Н. Распространение гинодиэзии у цветковых растений / В. Н. Годин // Ботанический журнал. – 2020. – Т. 105, № 3. – С. 236–252.
4. Delph, L. F. Pollinator visitation, floral display, and nectar production of the sexual morphs of a gynodioecious shrub / L. F. Delph, C. M. Lively // Oikos. – 1992. – Vol. 63, № 2. – P. 161–170.
5. Eckhart, V. M. The consequences of floral display for pollinator visitation vary among populations of *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae) / V. M. Eckhart // Evolutionary Ecology. – 1991. – Vol. 5. – P. 370–384.
6. Годин, В. Н. Особенности цветения *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae) в Московской области / В. Н. Годин, Н. Г. Куранова // Вестник Пермского университета. Сер.: Биология. – 2018. – Вып. 4. – С. 343–350.
7. Годин, В. Н. Особенности цветения *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в связи с гинодиэзией / В. Н. Годин, Н. Г. Куранова, Е. О. Сергеева // Растительный мир Азиатской России. – 2020. – № 1 (37). – С. 32–39.
8. Гогина, Е. Е. О некоторых особенностях цветения тимьянов / Е. Е. Гогина // Бюллетень Главного ботанического сада. – 1970. – Вып. 77. – С. 64–71.
9. Демьянова, Е. И. К изучению гинодиэзии у тимьянов (*Thymus* L., Lamiaceae) / Е. И. Демьянова // Вестник Пермского университета. Сер.: Биология. – 2016. – № 3. – С. 193–204.
10. Демьянова, Е. И. Антэкология и семенная продуктивность шалфея дубравного (*Salvia nemorosa* L.) при интродукции на Урале / Е. И. Демьянова // Вестник Пермского университета. Сер.: Биология. – 2017. – № 2. – С. 135–144.
11. Elzinga, J. A. Prolonged stigma and flower lifespan in females of the gynodioecious plant *Geranium sylvaticum* / J. A. Elzinga, S. Varga // Flora. – 2017. – Vol. 226. – P. 72–81.
12. Гордеева, Н. И. Гинодиэзия *Geranium bifolium* (Geraniaceae) / Н. И. Гордеева // Ботанический журнал. – 2020. – Т. 105, № 3. – С. 293–299.
13. Тетерюк, Л. В. Морфофизиологические и популяционные адаптации *Ajuga reptans* L. на северной границе ареала / Л. В. Тетерюк, О. В. Дымова, Т. К. Головки // Экология. – 2001. – № 3. – С. 209–215.

14. **Годин, В. Н.** Гинодиэзия *Ajuga reptans* (Lamiaceae) в Московской области / В. Н. Годин, Л. Р. Ахметгариева // Ботанический журнал. – 2019. – Т. 104, № 8. – С. 1211–1227.
15. **Knuth, P.** Handbuch der Blütenbiologie / P. Knuth. – Leipzig, 1898. – Bd. II, t. I. – 697 s.
16. **Пономарев, А. Н.** Изучение цветения и опыления растений / А. Н. Пономарев // Полевая геоботаника. – Москва ; Ленинград, 1960. – Т. 2. – С. 9–19.
17. **Robinson, I.** Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode / I. Robinson // Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. – 1924. – Bd. 133. – S. 181–211.
18. **Troll, W.** Die Infloreszenzen / W. Troll. – Jena, 1964. – Bd. 1. – 614 s.
19. **Owens, S. J.** Breeding systems in Labiatae / S. J. Owens, J. L. Ubert-Jimenez // Advances in Labiatae Science. – London : Kew, 1992. – P. 257–280.
20. **Антонова, Л. А.** Антэкология растений широколиственного леса / Л. А. Антонова // Экология опыления. – Пермь : Изд-во Пермского ун-та, 1976. – Вып. 2. – С. 30–63.
21. **Антонова, Л. А.** Суточная и сезонная ритмика цветения растений широколиственного леса / Л. А. Антонова // Экология. – 1972. – № 4. – С. 74–79.
22. **Антонова, Л. А.** Антэкология ранневесенних эфемероидов широколиственного леса / Л. А. Антонова // Вестник Ленинградского государственного университета. – 1973. – № 3. – С. 28–35.
23. **Горышина, Т. К.** Сравнительно-географический очерк сезонных ритмов развития и фотосинтеза у травянистых растений листопадных лесов / Т. К. Горышина // Ботанический журнал. – 1972. – Т. 57, № 5. – С. 446–456.
24. **Комарова, Т. А.** Соотношение внутривидовых и видовых фаз в развитии побега *Ajuga reptans* L. (Lamiaceae) / Т. А. Комарова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1986. – Т. 91, вып. 4. – С. 46–53.
25. **Серебряков, И. Г.** О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов / И. Г. Серебряков // Вестник Московского университета. – 1946. – Вып. 6. – С. 75–108.

References

1. Dem'yanova E. I. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1985, vol. 70, no. 10, pp. 1289–1301. [In Russian]
2. Godin V. N. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2019, vol. 104, no. 5, pp. 669–683. [In Russian]
3. Godin V. N. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2020, vol. 105, no. 3, pp. 236–252. [In Russian]
4. Delph L. F., Lively C. M. *Oikos*. 1992, vol. 63, no. 2, pp. 161–170.
5. Eckhart V. M. *Evolutionary Ecology*. 1991, vol. 5, pp. 370–384.
6. Godin V. N., Kuranova N. G. *Vestnik Permskogo universiteta. Ser.: Biologiya* [Bulletin of Perm University. Series: Biology]. 2018, iss. 4, pp. 343–350. [In Russian]
7. Godin V. N., Kuranova N. G., Sergeeva E. O. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii* [The flora of Asian Russia]. 2020, no. 1 (37), pp. 32–39. [In Russian]
8. Gogina E. E. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada* [Bulletin of the Main Botanical Garden]. 1970, iss. 77, pp. 64–71. [In Russian]
9. Dem'yanova E. I. *Vestnik Permskogo universiteta. Ser.: Biologiya* [Bulletin of Perm University. Series: Biology]. 2016, no. 3, pp. 193–204. [In Russian]
10. Dem'yanova E. I. *Vestnik Permskogo universiteta. Ser.: Biologiya* [Bulletin of Perm University. Series: Biology]. 2017, no. 2, pp. 135–144. [In Russian]
11. Elzinga J. A., Varga S. *Flora*. 2017, vol. 226, pp. 72–81.

12. Gordeeva N. I. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2020, vol. 105, no. 3, pp. 293–299. [In Russian]
13. Teteryuk L. V., Dymova O. V., Golovko T. K. *Ekologiya* [Ecology]. 2001, no. 3, pp. 209–215. [In Russian]
14. Godin V. N., Akhmetgarieva L. R. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2019, vol. 104, no. 8, pp. 1211–1227. [In Russian]
15. Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie* [Handbook of flower biology]. Leipzig, 1898, vol. II, t. I, 697 p.
16. Ponomarev A. N. *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. Moscow; Leningrad, 1960, vol. 2, pp. 9–19. [In Russian]
17. Robinsohn I. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* [Session reports of the Academy of Sciences, mathematical and scientific class]. 1924, vol. 133, pp. 181–211.
18. Troll W. *Die Infloreszenzen* [The inflorescences]. Jena, 1964, vol. 1, 614 p.
19. Owens S. J., Uibera-Jimenez J. L. *Advances in Labiatae Science*. London: Kew, 1992, pp. 257–280.
20. Antonova L. A. *Ekologiya opyleniya* [Pollination ecology]. Perm: Izd-vo Permskogo un-ta, 1976, iss. 2, pp. 30–63. [In Russian]
21. Antonova L. A. *Ekologiya* [Ecology]. 1972, no. 4, pp. 74–79. [In Russian]
22. Antonova L. A. *Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Leningrad State University]. 1973, no. 3, pp. 28–35. [In Russian]
23. Goryshina T. K. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1972, vol. 57, no. 5, pp. 446–456. [In Russian]
24. Komarova T. A. *Vyulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy* [Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological department]. 1986, vol. 91, iss. 4, pp. 46–53. [In Russian]
25. Serebryakov I. G. *Vestnik Moskovskogo universiteta* [Bulletin of Moscow University]. 1946, iss. 6, pp. 75–108. [In Russian]

Годин Владимир Николаевич

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

E-mail: godinvn@yandex.ru

Godin Vladimir Nikolaevich

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

Куранова Наталья Геннадиевна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра ботаники, Московский
педагогический государственный
университет (Россия, г. Москва,
ул. Малая Пироговская, 1, корп. 1)

E-mail: nkuranova@inbox.ru

Kuranova Nataliya Gennadievna

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

Ахметгариева Лилия Радиковна

студентка, Московский педагогический
государственный университет (Россия,
г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1,
корп. 1)

E-mail: akhmetgarievaliliya@mail.ru

Akhmetgarieva Liliya Radikovna

Student, Moscow Pedagogical State
University (1 building, 1 Malaya
Pirogovskaya street, Moscow, Russia)

Образец цитирования:

Годин, В. Н. Особенности цветения гинодиэцичного вида *Ajuga reptans* (Lamiaceae) в Московской области / В. Н. Годин, Н. Г. Куранова, Л. Р. Ахметгариева // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 3 (31). – С. 14–26. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-3-2.