

УДК 581.162

Е. И. Демьянова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

## К ИЗУЧЕНИЮ ГИНОДИЭЦИИ У ТИМЬЯНОВ (*THYMUS* L., *LAMIACEAE*)

Исследованы различия в фенологических и суточных сроках цветения и семенной продуктивности гермафродитной и женской форм у гинодиэцичных *Thymus marschallianus* Willd. (в природных популяциях Троицкого лесостепного заказника) и *T. dimorphus* Klok. et Shost. (на коллекционном участке заказника). У обоих видов женские формы имели более высокую семенную продуктивность. Гермафродитные и женские формы различались и по вторичным половым признакам. Последние заметнее проявлялись в условиях, оптимальных для произрастания исследуемых видов и менее явственно – в пессимальных.

**Ключевые слова:** гинодиэция; семенная продуктивность; вторичные половые признаки.

Е. I. Demyanova

Perm State University, Perm, Russian Federation

## TO THE STUDY OF GYNODIOECY IN *THYMUS* GENERA (*LAMIACEAE*)

We studied the variations in phenological and daily terms of flowering and seed production of hermaphroditic and female forms of gynodioecic *Thymus marschallianus* Willd. (in nature populations of Troitsk forest-steppe reserve) and *Th. dimorphus* Klok. et Shost. (in collection site of the reserve). The female forms of both species had higher seed production than the hermaphroditic forms. The hermaphroditic and female forms varied in secondary sex characters. The last were more evident in optimal conditions of the studied species growing, and less evident in pessimal conditions.

**Key words:** gynodioecy; seed production; secondary sex characters.

Род *Thymus* L. является одним из наиболее крупных таксонов в семействе губоцветные. К этому роду относится несколько сотен видов, распространенных почти по всей Евразии (кроме тропических областей), в Северной Африке, на Канарских островах и доходящих на северо-западе до Гренландии [Клоков, 1954].

Род чрезвычайно труден для таксономической обработки, поскольку представлен большим количеством трудноразличимых форм из-за лабильности признаков и отсутствия между ними корреляции. Как известно, систематика этого рода до сих пор остается весьма сложной и запутанной, а взгляды исследователей на объем и число видов в роде, как правило, не совпадают [Клоков, 1954; Меницкий, 1973а, б, 1974; Гогина, 1990; Князев, 2015; и др.]. По нашему мнению, одной из причин широко представленных в этом роде гибридизационных процессов, «размывающих» границы между близкими видами, является половой полиморфизм

в форме гинодиэции (женской двудомности), обнаруженный у многих видов *Thymus* L. При гинодиэции в популяциях у тимьянов представлены гермафродитные и женские формы. Цветки последних лишены пыльцы (андростерильны) и могут опыляться только перекрёстно. Доля женских особей в популяциях различных видов тимьяна неодинакова, причём иногда может быть весьма значительной [36–60%; Демьянова, 2016]. Как известно, на внутривидовую изменчивость может влиять не только способ опыления, однако его воздействие на видообразование огромно [Розанова, 1946; Синская, 1948, 1958; Грант, 1984; и др.]. В таксонах со значительным распространением женской двудомности (например, в родах *Thymus* L., *Mentha* L. и др.), последняя оказывает существенное влияние на внутри- и межпопуляционную изменчивость видов [Демьянова, 1990].

Гинодиэция обнаружена Ч. Дарвином [Darwin, 1877] у тимьяна ползучего и т. обыкновенного. У

этих же видов она отмечена в сводках Г. Мюллера [Müller, 1881] и П. Кнута [Knuth, 1899]. Судя по литературным источникам [Демьянова, 1985; Годин, Демьянова, 2013], к настоящему времени гинодиэция зарегистрирована у 39 видов *Thymus* L. Генетическое обоснование гинодиэции у тимьянов дано Д. Томпсоном с соавторами [Thompson et al., 1998]. По их мнению, половой фенотип определяется комбинацией цитоплазматических генов мужской стерильности и ядерных генов, которые восстанавливают мужскую фертильность. В зарубежной литературе сведения о гинодиэции у тимьянов касаются в основном распространенного в Европе *T. vulgaris* L. [Assouad, Valdeyron, 1975; Valdeyron et al., 1977; Assouad et al., 1978; Dommée et al., 1978; Belhassen et al., 1989; Thompson et al., 1998].

В отечественной литературе наиболее детально изучен т. Маршалла [Злобина, 1967; Гогина, 1970, 1971, 1975, 1990]. Л.М. Злобина (1967) отметила большую семенную продуктивность женских форм и лучшую всхожесть их семян. Исследования Е.Е. Гогиной касались 3 видов этого рода (*T. marschallianus* Willd., *T. pulegioides* L. и *T. serpyllum* L.), произрастающих в Московской области. Наблюдения проведены в основном на коллекционном участке. Е.Е. Гогиной изучен онтогенез названных видов, половая структура соцветий и особенности цветения разных половых форм. Опыты с изоляцией соцветий т. Маршалла показали ограниченность самоопыления у гермафродитных форм и склонность к межвидовой гибридизации с *T. pulegioides* и *T. serpyllum*. У т. Маршалла и т. блошиного зафиксирована большая плодовитость женских форм. У т. ползучего, вопреки литературным сведениям, гинодиэция автором не обнаружена ни в интродукции, ни в природных популяциях в Московской области [Гогина, 1975].

Нами в разных ботанико-географических зонах изучена половая структура популяций у 5 гинодиэчных видов *Thymus* L.: *T. marschallianus* Willd., *T. dimorphus* Klok. et Shost., *T. guberlinensis* Iljin, *T. czernjaevii* Klok., *T. talievii* Klok. et Shost. Наблюдения проведены в Троицком лесостепном заказнике (Челябинская обл.), в лесном заказнике «Предуралье» (Пермский край), в Центральном Черноземном заповеднике (Курская обл.) и в заповеднике Хомутовская степь (Донецкая обл.). Половая структура популяций оказалась крайне неодинаковой по представленности в ней женских форм. Доля женских форм у т. губерлинского и т. Талиева была невелика (1.1–9.9%), в то время как у остальных трех видов она была неизменно высокой (36.2–67.8%) [Демьянова, 2016].

Ранее нами в Троицком лесостепном заказнике была изучена нектаропродуктивность обоеполюх и женских цветков т. Маршалла. В расчёте на цветок она оказалась приблизительно одинаковой у обеих половых форм. В этом отношении т. Маршалла отличается от других исследованных видов, у которых женские цветки обладают заметно пони-

женной нектаропродуктивностью в сравнении с обоеполюхами [Пономарев, Демьянова, 1975].

У т. Маршалла, как и у многих гинодиэчных видов (но не у всех!), хорошо выражены различия в размерах частей цветка: крупноцветковая обоеполая (5–5.5 мм) и мелкоцветковая женская (~4 мм). Тем не менее разница в высоте зева (расстояние от средней лопасти нижней губы до верхней) недостоверна между цветками обеих форм. Таким образом, “вход” в цветок для потребителей нектара оказался практически одинаков, несмотря на мелкоцветковость женской формы [Демьянова, Титова, 1981].

В Троицком заказнике был определен круг насекомых, посещающих цветки т. Маршалла [Демьянова и др., 1987], оказавшийся многочисленным и богатым по видовому составу. Значительное видовое разнообразие антофильных насекомых обеспечивает активное посещение обеих половых форм и создаёт возможность эффективного завязывания семян. Среди посетителей преобладают короткохоботные насекомые

Настоящая статья посвящена многолетним исследованиям антэкологии и семенной продуктивности т. Маршалла в Троицком лесостепном заказнике и изучению некоторых других вторичных половых признаков в понимании Д. Ллойда и С. Вэба [Lloyd, Webb, 1977]. По мнению авторов, к ним относятся различные признаки, исключающие описание генеративных органов. У гинодиэчных видов, в отличие от двудомных, они практически не отмечены. Кроме того, изучены семенная продуктивность и вторичные половые признаки у гинодиэчного т. двуформенного в условиях коллекционного участка.

## Организация исследований

Наблюдения проведены в 1973–1986 гг. и 2009–2010 гг. в Троицком лесостепном заказнике. Последний находится в подзоне разнотравно-ковыльных степей и средних (обыкновенных) черноземов [Лавренко, 1980] на южной окраине сибирской лесостепи. Климат характеризуется континентальностью и сухостью. По данным метеостанции заказника среднегодовое количество осадков составляет 312 мм, а в отдельные годы выпадает менее 200 мм.

Антэкологические исследования проведены по методике А.Н. Пономарева [1960]. Определение фертильности пыльцы производилось методом микрофотографии в ацетокармине [Паушева, 1974] в период массового цветения.

Семенная продуктивность изучалась по рекомендациям Т.А. Работнова [1960] и И.В. Вайнагия [1973, 1974]. Семенная продуктивность т. Маршалла исследовалась в ценопопуляциях разнотравно-ковыльной степи, где наиболее часто встречается данный вид [Пономарёв, Демьянова, 1999; Куликов, 2010]. Вторичные половые призна-

ки изучались на таком же материале. Отдельные наблюдения были сделаны в 1979 г. в Центрально-Черноземном заповеднике.

Семенная продуктивность и вторичные половые признаки у т. двуформенного, как уже упоминалось, изучены в условиях коллекционного участка. При этом все модельные особи обеих половых форм были одновозрастными и произрастали в одинаковых экологических условиях. Это обстоятельство представляется нам крайне важным в методическом отношении, поскольку в природных популяциях исследователь имеет дело с разновозрастными особями одной и той же половой формы, что обычно не учитывается при полевых исследованиях. Для более достоверного выявления различий между половыми формами наиболее надёжно использование именно одновозрастных особей, культивируемых в достаточном количестве и в одинаковых условиях коллекционного участка. В нашем случае т. двуформенный был представлен 350 особями, выращенными из семян, собранных в Хомутовской степи в 1979 г.

Для качественной характеристики семена собирались в зрелом состоянии. В дальнейшем определяли массу семян и лабораторную всхожесть. Взвешивание семян на аналитических весах проводилось в 3-кратной повторности по 1000 семян для каждой половой формы. Определение энергии прорастания и всхожести семян осуществлялось методом их проращивания в чашках Петри на фильтровальной бумаге в 5-кратной повторности [Фирсова, 1969; Справочник..., 1985]. Семена тимьянов не нуждаются в состоянии покоя или созревании [Гогина, 1975]. Мы использовали свежесобранные семена. Собранный материал обработан методами вариационной статистики [Лакин, 1973, 1990].

### Результаты и их обсуждение

В районе исследования цветение т. Маршалла обычно начинается в первых числах июня и заканчивается во второй половине июля. Массовое цветение, как правило, отмечается во второй половине июня (20–25 июня).

Обратимся к вопросу о половой структуре популяций этого растения и рассмотрим его детальнее с использованием лабораторных, а не только полевых методов исследования.

Как известно, гинодиэцию часто сопровождает гиномоноэция, или последняя может присутствовать вполне независимо. У гиномоноэцичных особей количественно преобладают обоеполюе цветки. Такие случаи, хотя и редкие, мы наблюдали у т. Маршалла. Отметим, что у женских особей этого вида ни на коллекционном участке, ни в природных популяциях нами не было зафиксировано ни одного случая наличия обоеполюх цветков, т.е. возврата к обоеполюсти, хотя бы частичной, у них не наблюдалось.

Кроме того, со времён Ч. Дарвина [Darwin, 1877] известно, что у многих гинодиэцичных растений наряду с гермафродитными и женскими растениями, отмечаются особи переходного типа, цветки которых имеют тычинки на различных стадиях редукции [Злобина, 1967; Хохлов, 1968; Гогина, 1970, 1973; и др.] и содержат небольшой процент фертильной пыльцы. Их присутствие является свидетельством наличия широкого полового полиморфизма у гинодиэцичных растений, характеризующегося нарастающей тенденцией к мужской стерильности в пределах вида. Эта направленность эволюционного процесса не могла не отразиться на состоянии пыльцы в популяциях гинодиэцичных видов, на степени её фертильности [Демьянова, 1982].

Определение фертильности пыльцы у 150 гермафродитных растений т. Маршалла обнаружило значительное её варьирование (от 91.6 до 5.8%), связанное с половым полиморфизмом (табл. 1). Примерно у половины растений (85 шт.) процент фертильности пыльцы колебался от 91.6 до 75.4%, тогда как у других (65 растений) фертильность пыльцы составляла менее 70% (65.1–5.8%). Подобные наблюдения в 1992 г. подтвердили наличие варьирования пыльцы даже при меньшей выборке материала. Такие же результаты исследования были получены позднее у этого вида и в Центрально-Черноземном заповеднике в 1979 г.

Таблица 1

#### Варьирование фертильности пыльцы (в%) у гермафродитных особей *Thymus marschallianus* Willd. в природных популяциях Троицкого лесостепного заказника

1974 г. (исследовано 150 растений)										
Фертильность пыльцы, %	100-90	89-80	79-70	69-60	59-50	49-40	39-30	29-20	19-10	9-0
Число растений с данной фертильностью	4	24	57	30	12	10	5	6	1	1
Средняя фертильность пыльцы в группе, %	91.6	82.6	75.4	65.1	54.6	42.6	35.5	24.4	11.7	5.8

Окончание табл. 1

1992 г. (исследовано 30 растений)										
Фертильность пыльцы, %	100-90	89-80	79-70	69-60	59-50	49-40	39-30	29-20	19-10	9-0
Число растений с данной фертильностью	3	8	7	7	2	2	1	-	-	-
Средняя фертильность пыльцы в группе, %	92.1	83.2	75.1	65.5	54.9	45.7	37.9	-	-	-

Примечание. Прочерк означает, что растений с такой фертильностью пыльцы не обнаружено.

У цветков с повышенной стерильностью пыльцы наблюдается частичная редукция андроцея: пыльники их развиты слабее, иногда сморщенные, содержат мало фертильной пыльцы. По своим размерам они занимают промежуточное положение между обоеполыми и женскими цветками. Их присутствие является свидетельством происхождения женской формы от гермафродитной путём частичной редукции андроцея и околоцветника. Будучи формально гермафродитными, такие растения в функциональном отношении неукоснительно приближаются к андростерильным женским особям. Группу растений, обладающих частичной стерильностью пыльцы, Г.Э. Гроссет [1974] предложил называть интерсексами. Таким образом, структура популяций гинодиэцичного т. Маршалла весьма полиморфна в половом отношении: в состав популяций входят гермафродитные особи, гиномоноэцичные, женские и интерсексуальные. Последние можно выявить только после микроскопирования пыльцы и определения её фертильности.

Обоеполые цветки не имеют никаких отклонений в своем строении. Верхние тычинки короче нижних и находятся под верхней губой. Более длинные нижние тычинки в тычиночную стадию сильно раздвинуты в разные стороны и далеко выставляются из околоцветника. Пестик имеет двулопастное рыльце (игольчатое в ранней стадии развития цветка и якоревидное в рыльцевую фазу).

Женские цветки не имеют тычинок. Их двулопастное рыльце (игольчатой или якоревидной формы в зависимости от возраста цветка) выставляется из околоцветника дальше, чем у обоеполых. Оно длиннее на 1–1.5 мм. При микроскопировании на их рыльцах зарегистрировано более интенсивное прорастание пыльцевых зерен. Так, в 1978 г. в расчёте на 1 рыльце женской формы отмечено  $3.4 \pm 0.27$  шт. прорастающих пыльцевых зерен против  $1.0 \pm 0.14$  шт. у обоеполых цветков (при выборке по 100 цветков обеих форм). В 1979 г. аналогичные исследования были продолжены в Центрально-Черноземном заповеднике. Среднее количество пыльцевых зёрен в расчёте на цветок было неодинаковым: у женских форм  $3.41 \pm 0.27$ , а у обоеполых –  $1.02 \pm 0.14$ ;  $td=7.97$  (выборка такая же, как в предыдущем опыте).

Наблюдения за суточным ритмом цветения обеих половых форм (рис. 1) показали, что распускание цветков начиналось одновременно около 7 ч. утра. Пик цветения у обоеполых цветков наступает примерно на 2 ч. раньше, чем у женских. Однако последние процветают более дружно, в большем количестве за суточный период и заканчивают раскрытие цветков ранее обоеполых, т.к. распускают цветки в более короткие сроки в течение суток. Женские формы процветали быстрее гермафродитных даже при условии большего числа цветков на генеративных побегах, что можно рассматривать как эффективное средство, гарантирующее успех перекрёстного опыления.

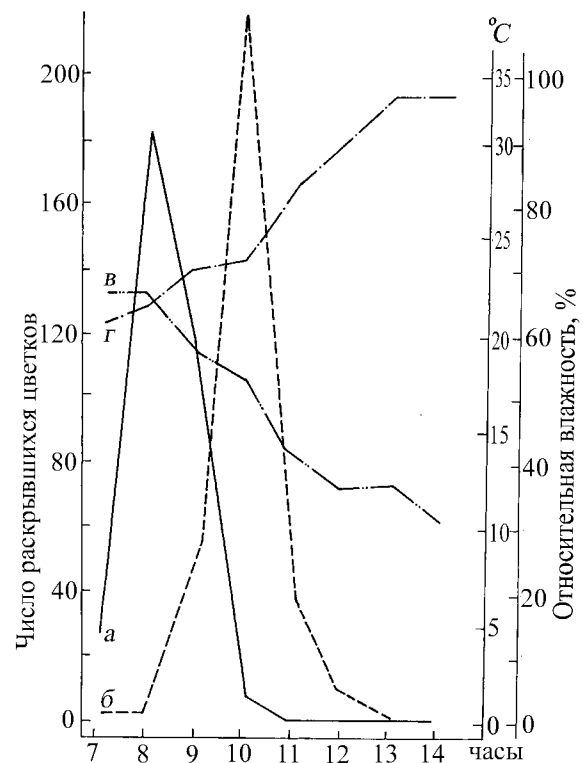


Рис. 1. Суточный ритм цветения гермафродитной и женской форм *Thymus marschallianus* 27.06.1985:

а – количество раскрывшихся цветков гермафродитной формы; б – количество раскрывшихся цветков женской формы; в – относительная влажность воздуха; г – температура воздуха

Обоеполые цветки протандричны. После распускания цветка тычинки начинают удлиняться, причём нижние растут быстрее верхних. Пыльники вскрываются примерно через 3–5 ч. (в зависимости от погодных условий), экспонируя пыльцу. Последняя сохраняется около 2 сут. Рыльцевая фаза у них начинается примерно спустя 2–2.5 сут. после раскрывания цветков и продолжается 2 сут. до полного увядания цветка. Общая длительность их жизни равна 4.5–5 сут. Продолжительность жизни женского цветка, не имеющего тычиночной стадии, – 4 сут. Таким образом, у последних рыльцевая стадия почти в 2 раза длиннее, чем у обоеполых, что, несомненно, способствует ксеногамии.

Длительность цветения гермафродитных особей т. Маршалла составляет 40–42 дня, а у женских короче – 38–40 дней (в зависимости от погодных условий).

Тимьян двуформенный в условиях коллекционного участка, как и предыдущий вид, начинал цвести в первых числах июня и заканчивал в конце июля.

В антэкологическом отношении весьма близок к т. Маршалла. Раскрывание цветков у обеих половых форм начиналось около 6 ч. утра (рис. 2). Пик распускания обоеполых цветков опережал женские примерно на 1 ч., а заканчивалось раскрывание цветков на 2 ч. позднее женских. Для последних, как и у т. Маршалла, характерно более оживленное раскрывание цветков по сравнению с обоеполыми. Наибольшее количество цветков у обеих форм распускаются в интервале 8–11 ч. В это же время наблюдается активный лёт антофильных насекомых. После 12 ч. отмечается спад в раскрывании цветков, и значительно уменьшается количество опылителей. Отчасти это связано с повышением дневных температур в полуденные и послеполуденные часы. Таким образом, суточные сроки цветения женских цветков вполне уместаются в промежуток времени цветения обоеполых – доноров пыльцы, что, несомненно, повышает результативность перекрёстного опыления. Продолжительность жизни больше у обоеполых цветков в сравнении с женскими (соответственно 5 и 3 дня).

Многолетние исследования семенной продуктивности т. Маршалла показали её колебания в зависимости от погодных условий (табл. 2). В расчёте на 1 цветок и на 1 генеративный побег одни из самых высоких показателей были обнаружены в 1973 г., когда в весенний и летний периоды погода была теплой и влажной. Более сухим, но в целом средним по увлажнённости, был 1974 г.: показатели семенной продуктивности несколько снизились по сравнению с аналогичными показателями предыдущего года.

Исключительно сухим и жарким в Зауралье оказался 1975 г.: выпало всего 90 мм осадков. Предшествующая зима была особенно малоснежной, а очень ранняя весна 1975 г. характеризова-

лась сухостью и быстро нарастающими положительными температурами. Началось выгорание степи. Засуха вызвала отмирание растений. В этот год семенная продуктивность у т. Маршалла не изучалась: женские особи не цвели, а на гермафродитных растениях отмечались лишь единичные цветки.

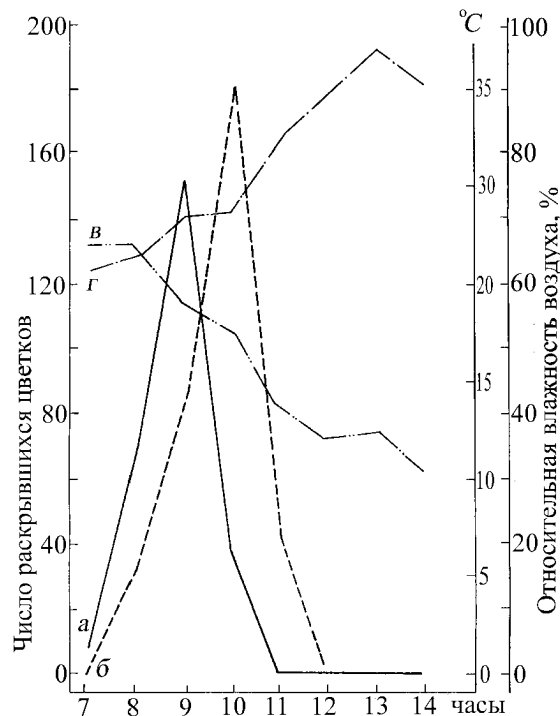


Рис. 2. Суточный ритм цветения гермафродитной и женской форм *Thymus dimorphus* 27/06/1985.

Обозначения те же, что и на рис. 1

Явно недостаточным по увлажнению оказался 1976 г., хотя и менее сухой, чем предшествующий, что негативно отразилось на показателях семенной продуктивности.

1978 г. был средним по увлажнению, но недостаточное количество осадков весной, когда закладываются генеративные органы [Гогина, 1975], несколько снизило показатели семенной продуктивности. Тем не менее, основной вывод из 4-летних наблюдений за семенной продуктивностью т. Маршалла заключается в том, что за все годы, разные по погодным условиям, женские особи имели более высокие показатели семенной продуктивности в сравнении с гермафродитами. Масса (вес) семян бывает незначительно больше у женской формы только в годы, благоприятные для развития растительности, но, тем не менее, эта разница недостоверна. Так, во влажном 1990 г. вес семян, полученных от гермафродитной формы, равнялся  $0.085 \pm 0.011$  г, а от женской –  $0.108 \pm 0.011$  г при  $td=1.64$ . В сухие годы семена обеих форм уменьшаются по весу. Например, в 1976 г., недостаточным по почвенному увлажнению, вес семян гер-

мафродитной формы был равен  $0.076 \pm 0.0181$  г, а женской –  $0.072 \pm 0.025$  г при  $td=0.13$ .

Таблица 2

**Семенная продуктивность гермафродитной (числитель) и женской (знаменатель) форм *Thymus marschallianus* Willd. в Троицком лесостепном заказнике**

Показатели	Год исследования							
	1973		1974		1976		1978	
	M ± m	td	M ± m	td	M ± m	td	M ± m	td
Семяпочек в цветке	$\frac{4 \pm 0.00}{4 \pm 0.00}$	0.00	$\frac{4 \pm 0.00}{4 \pm 0.00}$	0.00	$\frac{4 \pm 0.00}{4 \pm 0.00}$	0.00	$\frac{4 \pm 0.00}{4 \pm 0.00}$	0.00
Семян (эремов) в плоде	$\frac{2.14 \pm 0.02}{2.40 \pm 0.02}$	8.7	$\frac{1.96 \pm 0.02}{2.03 \pm 0.02}$	2.3	$\frac{1.84 \pm 0.02}{2.0 \pm 0.02}$	5.7	$\frac{1.64 \pm 0.02}{2.09 \pm 0.02}$	15.0
ПС на плод	$\frac{53.5}{60.0}$		$\frac{49.0 \pm 0.52}{50.8 \pm 0.53}$		$\frac{46.0 \pm 0.52}{54.9 \pm 0.53}$		$\frac{40.9 \pm 0.51}{52.4 \pm 0.53}$	
Цветков на 1 генеративном побеге	$\frac{68.2 \pm 0.81}{75.0 \pm 0.91}$	4.6	$\frac{61.2 \pm 1.72}{73.2 \pm 1.58}$	5.1	$\frac{98.4 \pm 2.71}{85.9 \pm 2.72}$	3.3	$\frac{55.2 \pm 0.91}{65.2 \pm 0.82}$	8.2
Плодов на 1 генеративном побеге	$\frac{63.8 \pm 0.91}{74.7 \pm 0.72}$	9.4	$\frac{42.1 \pm 0.81}{55.7 \pm 0.71}$	12.6	$\frac{67.7 \pm 0.71}{65.3 \pm 0.71}$	2.4	$\frac{12.1 \pm 0.53}{41.7 \pm 1.52}$	18.9
Плодоцветение	$\frac{93.5}{99.6}$		$\frac{68.8}{76.1}$		$\frac{68.8}{76.0}$		$\frac{22.0}{64.0}$	
Семяпочек на 1 генеративный побег	$\frac{274.0 \pm 3.24}{300.0 \pm 3.61}$	5.6	$\frac{246.0 \pm 2.81}{293.0 \pm 3.63}$	10.2	$\frac{393.6 \pm 10.81}{343.6 \pm 10.83}$	3.3	$\frac{220.8 \pm 3.41}{260.8 \pm 3.23}$	8.5
Семян на 1 генеративный побег	$\frac{136.8 \pm 2.33}{179.1 \pm 2.32}$	13.0	$\frac{82.6 \pm 1.81}{113.1 \pm 1.82}$	11.9	$\frac{124.4 \pm 1.91}{143.3 \pm 2.04}$	6.8	$\frac{19.9 \pm 0.91}{87.3 \pm 3.32}$	19.6
ПС на 1 генеративный побег	$\frac{50.1}{59.7}$		$\frac{33.7}{38.6}$		$\frac{31.6}{41.7}$		$\frac{9.01}{33.5}$	

При многократных лабораторных опытах по определению качества семян выяснилось, что энергия прорастания и всхожесть семян всегда были выше у женской формы независимо от их полновесности в сравнении с семенами гермафродитов. Это особенно заметно при посеве свежесобранных семян. Так, например, в 1982 г. в первом сроке посева (сентябрь) всхожесть семян гермафродитной формы составляла  $71.66 \pm 0.58$ , а женской –  $84.33 \pm 1.76\%$  при  $td=6.63$ . В дальнейшем при лидировании женской формы всхожесть семян уменьшалась у обеих форм. При мартовском посеве всхожесть семян гермафродитных особей была равна  $64.67 \pm 1.03$ , а женской –  $72.33 \pm 2.03\%$  при  $td=0.73$ . К таким же результатам мы пришли и в другие годы исследования.

В дальнейшем наблюдения за семенной продуктивностью т. Маршалла были продолжены. Наиболее наглядными были результаты исследования показателей семенной продуктивности в благоприятном по почвенному и атмосферному увлажнению 2009 г. и, напротив, сухим 2010 г. (табл. 3). В первом случае разница почти по всем показателям семенной продуктивности была достаточно отчетливой, причём в пользу женских форм. Особенно ярко она проявилась в показателях фактической семенной продуктивности в расчёте на цветок и числе цветков на побег. Напротив, в 2010 г. различия между половыми формами были маловыразительными (за исключением семенной продуктивности в расчёте на цветок в пользу женской формы), хотя разница и не вполне достоверна.

Таблица 3

**Семенная продуктивность гермафродитных (числитель) и женских (знаменатель) форм *Thymus marschallianus* Willd. в 2009-2010 гг.**

Признаки	Годы исследования					
	2009			2010		
	выборка, n	M ± m	td	выборка, n	M ± m	td
Число мутовок на побег	102	$7.2 \pm 0.14$	2.6	160	$6.82 \pm 0.28$	0.4
	104	$8.3 \pm 0.41$		180	$6.70 \pm 0.13$	
Число цветков на мутовку	102	$10.4 \pm 0.28$	3.1	160	$6.18 \pm 0.44$	0.2
	104	$12.1 \pm 0.47$		180	$6.29 \pm 0.30$	
Число цветков на побег	102	$74.8 \pm 2.65$	3.7	160	$42.63 \pm 4.04$	0.1
	104	$99.3 \pm 6.12$		180	$42.37 \pm 2.66$	
ПСП на цветок	102	$4.0 \pm 0.00$	0.0	160	$4.0 \pm 0.00$	0.0
	104	$4.0 \pm 0.00$		180	$4.0 \pm 0.00$	
ПСП на мутовку	102	$41.6 \pm 1.12$	3.1	160	$24.71 \pm 1.77$	0.2
	104	$48.4 \pm 1.89$		180	$25.17 \pm 1.19$	
ПСП на побег	102	$299.2 \pm 10.47$	3.7	160	$170.53 \pm 16.17$	0.1
	104	$397.2 \pm 24.63$		180	$169.49 \pm 10.65$	
ФСР на цветок	102	$0.9 \pm 0.03$	38.3	160	$1.04 \pm 0.11$	2.4
	104	$2.43 \pm 0.03$		180	$1.35 \pm 0.07$	
ФСР на мутовку	102	$9.4 \pm 0.38$	3.5	160	$6.55 \pm 0.82$	1.8
	104	$29.4 \pm 5.82$		180	$8.59 \pm 0.82$	

Окончание табл. 3

Признаки	Годы исследования					
	2009			2010		
	выборка, n	M ± m	td	выборка, n	M ± m	td
ФСП на побег	$\frac{102}{104}$	$\frac{67.3 \pm 3.03}{241.3 \pm 60.08}$	2.9	$\frac{160}{180}$	$\frac{44.46 \pm 5.68}{58.37 \pm 6.64}$	1.6
ПС на побег	$\frac{102}{104}$	$\frac{22.5}{60.75}$		$\frac{160}{180}$	$\frac{25.92}{33.59}$	

Структура семенной продуктивности в 2009 и 2010 гг. также оказалась различной (табл. 4). Так, у гермафродитных форм в 2009 г. более половины плодов содержали по 1–2 эрема (в сумме 57.4%) с нулевым количеством плодов с 4 эремами. Процент цветков с незавязавшимися и невыполненными эремами также был достаточно высоким. Напротив, у женских форм большинство плодов со-

держало по 3–4 эрема, что в сумме составляло более половины (52.2%) от общего количества завязавшихся плодов. Число незавязавшихся и невыполненных эремов было втрое ниже, чем в обоеполюх цветках. В целом семенная продуктивность женских цветков была гораздо выше, чем у обоеполюх.

Таблица 4

Структура семенной продуктивности гермафродитных (числитель) и женских (знаменатель) цветков (плодов) *Thymus marschallianus* Willd. в 2009–2010 гг.

Пол цветка	Выборка, n	Число завязавшихся эремов, шт.				
		4	3	2	1	0
		Число цветков, давших указанное число эремов, шт (%)				
2009 г.						
обоеполюх	1000	0 (0)	55 (5.5)	162 (16.2)	412 (41.2)	368 (36.8)
женский	2000	704 (35.2)	338 (17)	321 (16)	400 (20)	237 (11.8)
2010 г.						
обоеполюх	1030	0 (0)	37 (3.6)	28 (27.3)	497 (48.2)	215 (20.9)
женский	1200	5 (0.4)	89 (7.4)	379 (31.6)	567 (47.3)	159 (13.2)

Примечание. В круглых скобках указаны проценты.

В засушливом 2010 г. положение резко изменилось, причём особенно заметно у женских форм. Разница в семенной продуктивности между половыми формами оказалась более сглаженной. Если у гермафродитов по-прежнему большая часть плодов содержала по 1–2 эрема (в сумме у 75.5%), то у женских форм численность цветков, образовавших по 1–2 эрема, значительно увеличилась по сравнению с предыдущим годом (в сумме 78.9% против 36%), а с 3–4 эремами, напротив, уменьшилась. Количество цветков с незавязавшимися и невыполненными эремами было большим у гермафродитных особей. Особо отметим, что даже в неблагоприятный сезон 2010 г. семенная продуктивность тем не менее была выше у женских форм, о чем свидетельствует процент их семенификации.

Определение семенной продуктивности т. дву-

форменного в обстановке коллекционного участка, где систематически проводились полив и прополка, также продемонстрировало её зависимость от метеорологических условий. В среднем по увлажнению 1982 г. показатели семенной продуктивности у обеих половых форм в целом были выше, чем в засушливом 1984 г. (табл. 5). В большей степени пострадали женские формы, у которых резко уменьшилось количество цветков на генеративных побегах и число семян на генеративный побег. Об этом же свидетельствует и структура семенной продуктивности в оба года исследования (табл. 6). У женских форм в 1984 г. уменьшилось число цветков, завязавших по 4 эрема, и, напротив, оно увеличилось у цветков с 1–2 эремами. Однако за счет лучшего завязывания семян в расчете на 1 цветок процент их семенификации выше, чем у гермафродитных форм.

Таблица 5

Семенная продуктивность гермафродитной (числитель) и женской (знаменатель) форм *Thymus dimorphus* Klok. et Shost. на коллекционном участке Троицкого лесостепного заказника в 1982 и 1984 гг.

Показатели	Год исследования			
	1982		1984	
	M ± m	td	M ± m	td
Семяпочек в цветке	$\frac{4 \pm 0}{4 \pm 0}$	0.00	$\frac{4 \pm 0}{4 \pm 0}$	0.00
Семян в плоде	$\frac{1.50 \pm 0.03}{2.03 \pm 0.03}$	13.3	$\frac{1.61 \pm 0.04}{1.92 \pm 0.03}$	6.2

Окончание табл. 5

Показатели	Год исследования			
	1982		1984	
	M ± m	td	M ± m	td
ПС на плод	$\frac{37.4}{50.7}$	-	$\frac{40.3}{48.02}$	-
Цветков на генеративный побег	$\frac{69.0 \pm 1.23}{79.0 \pm 1.34}$	5.5	$\frac{49.81 \pm 2.18}{34.72 \pm 0.86}$	6.5
Семяпочек на генеративный побег	$\frac{276.0 \pm 4.82}{316.0 \pm 5.23}$	5.6	$\frac{199.24 \pm 4.05}{138.88 \pm 2.80}$	12.3
Семян на генеративный побег	$\frac{77.4 \pm 1.93}{140.0 \pm 2.81}$	18.4	$\frac{80.19 \pm 1.55}{66.66 \pm 1.06}$	7.2
ПС на генеративный побег	$\frac{28.0}{44.3}$	-	$\frac{40.24}{47.99}$	-

Таблица 6

**Структура семенной продуктивности гермафродитных (числитель) и женских (знаменатель) цветков (плодов) *Thymus dimorphus* Klok. et Shost. в условиях коллекционного участка в 1982 и 1984 гг.**

Пол цветка	Выборка, n	Число завязавшихся эремов, шт.				
		4	3	2	1	0
Число цветков, давших указанное число эремов, шт (%)						
1982 г.						
обоеполюй	2000	116(5.8)	270(13.5)	606(30.3)	507(25.35)	501(25.05)
женский	2000	275(13.75)	459(22.95)	561(28.05)	454(22.7)	251(12.55)
1984 г.						
обоеполюй	1000	77(7.7)	127(12.7)	289(28.9)	345(34.5)	162(16.2)
женский	1000	64(6.4)	234(23.4)	350(35)	263(26.3)	89(8.9)

Примечание. В круглых скобках указаны проценты.

Эксперименты с изоляцией гермафродитных особей т. Маршалла и т. двуформенного показали, что у них завязывается ничтожное количество эремов, по-видимому, в результате какой-то погрешности опытов. Под изоляторы могли попадать мелкие насекомые (например, муравьи и другие) и переносить пыльцу на цветки в пределах соцветия. Такая же ситуация наблюдается и у женских форм. Так, например, при изоляции генеративных побегов гермафродитной и женской форм в 1979 г. в Центрально-Черноземном заповеднике у т. Маршалла процент семенификации гермафродитной формы равнялся 2.18, а женской – 0.21. Подобные результаты были получены в разные годы и в Троицком заказнике у т. Маршалла и т. двуформенного. Практически полная незавязываемость семян у женской формы может свидетельствовать об отсутствии апомиксиса. Слабое завязывание семян у

обоеполюх цветков обусловлено их протандрией и, возможно, частичной самонесовместимостью.

Как уже упоминалось, наряду с исследованием семенной продуктивности у обоих видов тимьяна изучались фенотипические различия в вегетативной и генеративной сферах между половыми формами – вторичные половые признаки. Обратимся к полученным результатам.

Пятилетние исследования т. Маршалла (табл. 7), проведенные в разные по метеорологическим условиям годы, судя по средним данным, позволили сделать следующие выводы: высота генеративных побегов во время цветения несколько выше у гермафродитной формы. Длина соцветия короче у женских особей: они более густые и компактные. Число пар листьев, ложных мутовок, цветков в расчёте на 1 генеративный побег также обычно выше у женской формы.

Таблица 7

**Различия в вегетативной и генеративной сферах между гермафродитными (числитель) и женскими (знаменатель) формами *Thymus marschallianus* Willd. в природных популяциях Троицкого заказника**

Показатели	Год исследования										Среднее значение
	1982		1983		1984		1985		1986		
	M ± m	td	M ± m	td	M ± m	td	M ± m	td	M ± m	td	
Высота генеративных побегов во время цветения, см	$\frac{14.1 \pm 0.02}{9.8 \pm 0.23}$	18.6	$\frac{16.1 \pm 0.31}{13.6 \pm 0.26}$	6.3	$\frac{12.1 \pm 0.61}{10.8 \pm 0.85}$	1.2	$\frac{18.0 \pm 0.32}{15.9 \pm 0.34}$	4.5	$\frac{13.4 \pm 0.27}{13.0 \pm 0.25}$	1.1	$\frac{14.7}{12.6}$



Окончание табл. 7

Показатели	Год исследования										Среднее значение
	1982		1983		1984		1985		1986		
	M ± m	td	M ± m	td	M ± m	td	M ± m	td	M ± m	td	
Число пар листьев на 1 генеративный побег	<u>7.9 ± 0.13</u>		<u>3.4 ± 0.09</u>		<u>8.3 ± 0.14</u>		<u>10.3 ± 0.13</u>		<u>8.9 ± 0.32</u>		<u>7.8</u>
	8.6 ± 0.16	3.4	3.7 ± 0.09	2.3	8.7 ± 0.15	2.0	13.1 ± 0.20	11.7	9.8 ± 0.25	2.2	8.8
Длина соцветия, см	<u>3.9 ± 0.11</u>		<u>3.8 ± 0.13</u>		<u>5.3 ± 0.18</u>		<u>5.5 ± 0.16</u>		<u>5.3 ± 0.19</u>		<u>4.8</u>
	2.7 ± 0.11	7.7	3.2 ± 0.15	3.0	4.9 ± 0.18	1.6	4.8 ± 0.19	2.8	5.0 ± 0.18	1.2	4.1
Число ложных мутовок на 1 генеративный побег	<u>6.4 ± 0.12</u>		<u>6.6 ± 0.23</u>		<u>6.2 ± 0.13</u>		<u>5.6 ± 0.11</u>		<u>5.0 ± 0.11</u>		<u>6.0</u>
	7.2 ± 0.14	4.3	7.1 ± 0.11	2.0	6.2 ± 0.10	0.0	5.4 ± 0.09	1.5	4.5 ± 0.12	3.1	6.1
Число цветков на 1 генеративный побег	<u>51.0 ± 1.34</u>		<u>57.8 ± 2.61</u>		<u>64.3 ± 2.67</u>		<u>38.9 ± 1.70</u>		<u>30.6 ± 1.78</u>		<u>48.5</u>
	61.2 ± 1.56	5.0	63.7 ± 2.91	1.5	58.6 ± 0.15	2.1	52.2 ± 1.93	5.2	51.7 ± 2.98	6.1	57.5

Обращает на себя внимание следующее обстоятельство: различия в вегетативной и генеративной сферах между половыми формами наиболее отчетливы в годы, благоприятные для растительности по метеорологическим условиям. В этом отношении наиболее заметна разница в показателях между влажным 1985 г. и сухим 1986 г.: полученные данные свидетельствуют о более высоких показателях в 1985 г. В сухие 1984 и 1986 гг. разница в показателях между формами недостоверна. В средние по влажности 1982 и 1983 гг. различия между половыми формами заметны, хотя и не так ясно, как во влажные годы. Женские формы более

чувствительны к почвенной и атмосферной засухе, чем гермафродитные, что непременно сказывается на их фенотипе.

Изучение вторичных половых признаков у т. двуформенного за пятилетний период (табл. 8) в условиях коллекционного участка позволило сделать следующее заключение. У этого растения высота генеративных побегов, длина соцветия и число ложных мутовок в расчёте на 1 генеративный побег оказались выше у гермафродитной формы, а число пар листьев, как и у т. Маршалла, – у женских. Различия между половыми формами выражены менее чётко, чем у т. Маршалла.

Таблица 8

**Различия в вегетативной и генеративной сферах между гермафродитными (числитель) и женскими (знаменатель) формами *Thymus dimorphus* Klok. et Shost. на коллекционном участке Троицкого заказника**

Показатели	Год исследования										Среднее значение
	1982		1983		1984		1985		1986		
	M ± m	td	M ± m	td	M ± m	td	M ± m	td	M ± m	td	
Высота генеративных побегов во время цветения, см	<u>15.5 ± 0.32</u>		<u>11.3 ± 0.19</u>		<u>12.4 ± 0.32</u>		<u>13.4 ± 0.32</u>		<u>21.2 ± 0.68</u>		<u>14.8</u>
	16.7 ± 0.31	2.7	11.0 ± 0.18	1.2	12.1 ± 0.20	0.8	15.1 ± 0.20	4.5	14.5 ± 0.09	9.7	13.9
Число пар листьев на 1 генеративный побег	<u>5.5 ± 0.11</u>		<u>4.5 ± 0.13</u>		<u>6.1 ± 0.15</u>		<u>8.6 ± 0.16</u>		<u>8.4 ± 0.19</u>		<u>6.6</u>
	5.9 ± 0.07	3.1	5.3 ± 0.15	4.1	6.0 ± 0.08	0.6	11.0 ± 0.19	9.6	9.1 ± 0.19	1.1	7.5
Длина соцветия, см	<u>5.1 ± 0.22</u>		<u>2.3 ± 0.11</u>		<u>5.2 ± 0.20</u>		<u>4.3 ± 0.11</u>		<u>7.1 ± 0.19</u>		<u>4.8</u>
	4.2 ± 0.15	3.3	2.3 ± 0.12	0	3.6 ± 0.11	6.2	4.5 ± 0.13	1.2	6.7 ± 0.17	1.6	4.3
Число ложных мутовок на 1 генеративный побег	<u>5.5 ± 0.05</u>		<u>6.6 ± 0.13</u>		<u>6.1 ± 0.15</u>		<u>5.5 ± 0.09</u>		<u>6.4 ± 0.13</u>		<u>6.0</u>
	6.0 ± 0.09	5.0	6.8 ± 0.20	0.8	6.0 ± 0.08	0.6	6.1 ± 0.09	4.6	7.0 ± 0.13	3.3	6.4
Число цветков на 1 генеративный побег	<u>68.6 ± 1.84</u>		<u>51.4 ± 1.36</u>		<u>49.8 ± 2.18</u>		<u>43.3 ± 1.20</u>		<u>59.6 ± 2.6</u>		<u>54.5</u>
	79.2 ± 1.82	4.1	56.3 ± 1.71	2.2	34.7 ± 0.83	6.5	48.2 ± 1.45	2.6	68.6 ± 3.95	1.9	57.4

Возможно, что последнее обстоятельство связано с произрастанием т. двуформенного на коллекционном участке, в одинаковых условиях для обеих форм, а т. Маршалла – в естественной обстановке, где женские формы тяготеют к лучшему почвенному увлажнению в сравнении с гермафродитами.

## Выводы

1. Фенологические и суточные сроки цветения неодинаковы у женских и гермафродитных особей: у последних они длиннее, что способствует успешному опылению андростерильных женских форм. Рыльцевая стадия у женских форм, непро-

тив, более продолжительная, что, несомненно, действует перекрёстному опылению.

2. Семенная продуктивность женских форм у обоих видов тимьяна во все годы наблюдений, разных по погодным условиям, была выше у женских форм.

3. Вторичные половые признаки у обоих видов тимьяна лучше проявляются в годы с благоприятным режимом почвенного и атмосферного увлажнения. При недостатке последнего различия между половыми формами выражены гораздо слабее.

### Библиографический список

- Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Растительные ресурсы. 1973. Т. 9, вып. 2. С. 287–296.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Гогина Е.Е. О некоторых особенностях цветения тимьянов // Бюллетень Главного ботанического сада, 1970. Вып. 77. С. 64–71.
- Гогина Е.Е. По поводу различий в семенной продуктивности обоеполюх и женских особей у *Thymus* // Бюллетень Главного ботанического сада, 1971. Вып. 82. С. 72–76.
- Гогина Е.Е. О наследовании женской двудомности у *Thymus loevyanus* Opiz // Бюллетень Главного ботанического сада, 1973. Вып. 88. С. 54–59.
- Гогина Е.Е. Род Чабрец (тимьян) – *Thymus* L. // Биологическая флора Московской области. М., 1975. Вып. 2. С. 137–168.
- Гогина Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде *Thymus* L. М., 1990. 208 с.
- Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодизии у цветковых растений // Ботанический журнал, 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Гроссет Г.Э. Модификационная изменчивость *Seseli peucedanoides* (Vieb.) K.-Pol. и половой полиморфизм этого вида и *Heracleum sibiricum* L. // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 6. С. 57–77.
- Демьянова Е.И. Фертильность пыльцы у гинодизичных растений лесостепного Зауралья // Экология опыления растений. Пермь, 1982. С. 93–106.
- Демьянова Е.И. Распространение гинодизии у цветковых растений // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1990. 34 с.
- Демьянова Е.И. Половая структура популяций некоторых гинодизичных видов *Thymus* L. (*Lamiaceae*) // Вестник Пермского университета. 2016. Вып. 2. С. 96–101.
- Демьянова Е.И., Лыков В.А., Возжакова А.В. Особенности опыления половых форм цветков у тимьяна Маршалла (*T. marschallianus* Willd.) // Экология опыления цветковых. Пермь, 1987. С. 78–89.
- Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. Половая структура природных популяций гинодизичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Ботанический журнал. 1979. Т. 64, № 7. С. 1017–1024.
- Демьянова Е.И., Титова А.В. Морфология и размеры цветков разных половых типов у гинодизичных растений // Экология опыления растений. Пермь, 1981. С. 3–20.
- Злобина Л.М. Цветение и плодоношение тимьяна (*T. marschallianus* Willd.) // Ботаника. Исследования (Белорусское отд. ВБО). Минск, 1967. Вып. 6. С. 111–117.
- Клоков М.В. Род тимьян – *Thymus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 21. С. 470–491.
- Князев М.С. Обзор видов рода *Thymus* (*Lamiaceae*) в Восточной Европе и на Урале // Ботанический журнал. 2015. Т. 100, № 2. С. 114–141.
- Куликов П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург, 2010. 968 с.
- Лавренко Е.М. Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии // Ботанический журнал. 1970. Т. 55, № 12. С. 1734–1747.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк. 1973. 343 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк. 1990. 351 с.
- Меницкий Ю.Л. Надвидовые таксоны рода *Thymus* L. (*Labiatae*). I. // Ботанический журнал. 1973а. Т. 58, № 6. С. 794–805.
- Меницкий Ю.Л. Надвидовые таксоны рода *Thymus* L. (*Labiatae*). II. // Ботанический журнал. 1973б. Т. 58, № 7. С. 988–994.
- Меницкий Ю.Л. Род тимьян – *Thymus* L. // Флора Европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 191–204.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Выделение нектара в обоеполюх и женских цветках гинодизичных растений // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 9. С. 67–72.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Конспект флоры Троицкого лесостепного заповедника. Пермь, 1999. 51 с.
- Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С.

- 20–40.
- Розанова М.А. Экспериментальные основы систематики растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 252 с.
- Синская Е.Н. Динамика вида. М.; Л.: Сельхозгиз, 1948. 525 с.
- Синская Е.Н. Проблема популяций у высших растений // Вестник Ленинградского университета. 1958. № 9, сер. биол., вып. 2. С. 5–13.
- Справочник по проращиванию покоящихся семян / сост. М.Г. Николаева, М.В. Разумова, В.Н. Гладкова. Л.: Наука, 1985. 346 с.
- Фирсова М.К. Семенной контроль. М.: Колос, 1969. 295 с.
- Хохлов С.С. Происхождение гинодиэцичных видов в свете исследований эволюции цветка при апомиксисе // Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов, 1968. С. 3–30.
- Assouad M.W., Dommée B., Lumaret R., Valdeyron G. Reproductive capacities in the sexual forms of the gynodioecious species *Thymus vulgaris* L. // Biological Journal of the Linnaean Society. 1978. Vol. 77. P. 29–39.
- Assouad M.W., Valdeyron G. Remarques sur la biologie de *Thymus vulgaris* L. // Bull. Soc. Bot. Fr. 1975. Vol. 122. P. 211–234.
- Belhassen E., Trabaud L., Couvet D., Gouyon P.H. An example of non-equilibrium processes: Gynodioecy of *Thymus vulgaris* L. in burned habitats // Evolution. 1989. Vol. 43. P. 662–667.
- Darwin C. The different forms of flowers on plants on the same species. London: John Murray, 1877. 352 p.
- Dommée B., Assouad M.W., Valdeyron G. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. // Botanical Journal of the Linnaean Society. 1978. Vol. 77. P. 17–28/
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. Bd.II, T. 2. 705 S.
- Müller H. Alpenblumen ihre Befruchtung durch Insecten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1881. 611 S.
- Lloyd D.G., Webb C.J. Secondary sex characters in seed plants // Bot. Rev. 1977. Vol. 43. P. 177–216.
- Thompson J.D., Manicacci D., Tarayre M. Thirty-five years of thyme: a tale of two polymorphisms // BioScience. 1998. Vol. 48, № 10. P. 805–815.
- Valdeyron G., Dommée B., Vernet Ph. Self-fertilisation in male-fertile plants of a gynodioecious species: *Thymus vulgaris* L. // Heredity. 1977. Vol. 39. P. 243–249.
- flower evolution with apomixes]. Apomixes and cytoembryology of plants. Saratov, 1968, pp. 3-30. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [Pollen fertility of gynodioecic plants of forest-steppe Zauralie]. *Écologija opylenija rastenij* [Ecology of pollination of plants]. Perm, 1982, pp. 93-106. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [The extent of gynodioecy in Angiosperms]. *Botaničeskij žurnal* V. 70, N 10 (1985): pp. 1289-1301. (In Russ.).
- Demyanova E.I. *Polovoj polimorfizm cvetkovych rastenij. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* [Sexual polymorphism of Angiosperms. Abstract Dokt. Diss.]. Moscow, 1990. 34 p. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [Sexual structure of populations of some gynodioecic *Thymus* L. species (*Lamiaceae*)]. *Vestnik Permskogo universiteta. Ser. Biologija*, Iss. 2 (2016): pp. 96-101. (In Russ.).
- Demyanova E.I., Lykov V.A., Vozhakova A.V. [Details of pollination of sexual forms of flowers of *Thymus marschallianus* Willd.]. *Ékologija opylenija cvetkovych* [Ecology of pollination of Angiosperms]. Perm, 1987, pp. 78-89. (In Russ.).
- Demyanova E.I., Ponomarev A.N. *Polovaja struktura prirodnyh populjacyj ginodiécičnyh i dvudomnyh rastenij lesostepi Zaural'ja* [Sexual structure of native populations of ginodioecic and dioecic plants of forest-steppe Zauralie]. *Botaničeskij žurnal* V. 64, N 7 (1979): pp. 1017-1024. (In Russ.).
- Demyanova E.I., Titova A.V. [Morphology and sizes of flowers of different sexual types of gynodioecic plants]. *Ékologija opylenija rastenij* [Ecology of pollination of plants]. Perm, 1981, pp. 3-20. (In Russ.).
- Firsova M.K. *Semenoj kontrol'* [Seed control]. Moscow, Kolos Publ., 1969, 295 p. (In Russ.).
- Godin V.N., Demyanova E.I. [About extent of gynodioecy in Angiosperms] *Botaničeskij žurnal* V. 98, N 12 (2013): pp. 1465-1487. (In Russ.).
- Gogina E.E. [About some details in *Thymus* flowering]. *Bjulleten' Glavnogo botaničeskogo sada* Iss. 77 (1970): pp. 64-71. (In Russ.).
- Gogina E.E. [To the study of variations of seed production of hermaphroditic and female individuals of *Thymus*]. *Bjulleten' Glavnogo botaničeskogo sada* Iss. 82 (1971): pp. 72-76. (In Russ.).
- Gogina E.E. [About inheritance of female dioecy of *Thymus loevyanus* Opiz]. *Bjulleten' Glavnogo botaničeskogo sada* Iss. 88 (1973): pp. 54-59. (In Russ.).
- Gogina E.E. [Genus *Thymus* L.]. *Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1975. Iss. 2, pp. 137-168. (In Russ.).
- Gogina E.E. *Izmenčivost' i formoobrazovanie v rode tim'jan* [Variety and formation of genus *Thymus*]. Moscow, 1990. 208 p. (In Russ.).
- Grant V. *Vidoobrazovanie u rastenij* [Plant speci-

## References

Chochlov S.S. *Proischoždenie ginodiécičnyh vidov v svete issledovanij evoljucii cvetka pri apomiksise* [Gynodioecic species origin basing on studies of

- ation]. Moscow, Mir Publ., 1984. 528 p. (In Russ.).
- Grosset G.E. [Modification variability of *Seseli peucedanoides* (Bieb.) K.-Pol. and sexual polymorphism of this species and *Heracleum sibiricum* L.]. *Bulleten' MOIP. Otd. biol.* V. 79, Iss. 6 (1974): pp. 57-77. (In Russ.).
- Klokov M.V. [Genus *Thymus* L.]. *Flora SSSR* Moscow, 1954. V. 28, pp 470-491. (In Russ.).
- Knyazev M.S. [Review of the species of genus *Thymus* (Lamiaceae) in Eastern Europe and in the Urals]. *Botaničeskij žurnal* V. 100, N 2 (2015): pp. 114-141. (In Russ.).
- Kulikov P.V. *Opredelitel' sosudistych rastenij Čeljabinskoy oblasti* [Determinant of vascular plants of Chelyabinsk region]. Ekaterinburg, 2010, 968 p. (In Russ.).
- Lakin G.F. *Biometrija* [Biometry]. Moscow, Vysshaja Shkola Publ., 1973, 343 p. (In Russ.).
- Lakin G.F. *Biometrija* [Biometry]. Moscow, Vysshaja Shkola Publ., 1990, 351 p. (In Russ.).
- Lavrenko E.M. [Province division of Central Asian subregion of steppe region of Eurasia]. *Botaničeskij žurnal* V. 55, N 12 (1970): pp. 1734-1747. (In Russ.).
- Menitskii Ju.L. [Supraspecific taxa of genus *Thymus* L. (Labiatae)]. *Botaničeskij žurnal* V. 58, N 6 (1973a): pp. 794-805. (In Russ.).
- Menitskii Ju.L. [Supraspecific taxa of genus *Thymus* L. (Labiatae)]. *Botaničeskij žurnal* V. 58, N 7 (1973b): pp. 988-994. (In Russ.).
- Menitskii Ju.L. [Genus *Thymus* L.]. *Flora Evropejskoj časti SSSR*. Leningrad, Nauka, V. 3 (1978): pp. 191-204. (In Russ.).
- Pausheva Z.P. *Praktikum po citologii rastenij* [Practicum in plant cytology]. Moscow, Kolos Publ., 1974, 288 p. (In Russ.).
- Ponomarev A.N. [Study of flowering and pollination of plants]. *Polevaja geobotanika* Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., V. 2 (1960): pp. 9-19. (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. [Excretion of nectar in dioecic and female flowers of gynodioecic plants] *Nauch. dok. vyssh. shkoly. Biologičeskije nauki*. N 9 (1975b): pp. 67-72. (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. *Konspekt flory Troitskogo lesostepnogo zakaznika* [Conspect of Flora of Troitsk forest-steppe reserve]. Perm, 1999, 51 p. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. [Methods of study of seed reproduction of herbaceous plants in populations]. *Polevaja geobotanika*. V. 2(1960): pp. 20-40. (In Russ.).
- Rozanova M.A. *Eksperimental'nye osnovy sistematiki rastenij* [Experimental base of plants systematic]. Moscow, Leningrad, AS SSSR Publ., 1946, 252 p. (In Russ.).
- Sinskaya E.N. *Dinamika vida* [Dynamics of species]. Moscow, Leningrad, Sel'hozgidz Publ., 1948, 525 p. (In Russ.).
- Sinskaya E.N. [Problem of population of Embryophyta]. *Vestnik Leningradskogo Universiteta*. N 9, Iss. 2 (1958): pp. 5-13. (In Russ.).
- Spravočnik po prorašivaniju pokojašichsja semjan* [Handbook of dormant seeds germination]. Leningrad, Nauka Publ., 1985, 346 p. (In Russ.).
- Vaynagii I.V. [Methods of statistical treatment of seed production data on the example of *Potentilla aurea* L.]. *Rastitel'nye resursy*. V. 9, Iss. 2 (1973): pp. 287-296. (In Russ.).
- Vaynagii I.V. [About methods of study of plant seed production]. *Botaničeskij žurnal* V. 59, N 6 (1974): pp. 825-831. (In Russ.).
- Zlobina L.M. [Flowering and fructification of *Thymus marshallianus* Willd.]. *Botanika. Issledovanija*. Minsk, 1967, pp. 111-117. (In Russ.).

Поступила в редакцию 24.05.2016

#### Об авторе

Демьянова Евгения Ивановна, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396229

#### About the author

Demyanova Evgenija Ivanovna, doctor of biology, professor of the Department of botany and plant genetics Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396229