

УДК 581.162

Е. И. Демьянова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ГИНОДИЭЦИЧНЫХ ВИДОВ *THYMUS* L. (*LAMIACEAE*)

Изучена половая структура популяций гинодиэцичных видов *Thymus* L. – *T. marschallianus* Willd., *T. dimorphus* Klok. et Shost., *T. czernjaevii* Klok. et Shost., *T. guberlinensis* Iljin. Она оказалась весьма неодинаковой. У первых трёх из перечисленных растений из секции *Verticillati* Klok., включающей степные или горностепные виды [Клоков, 1954], в составе природных популяций велика доля женских особей (40–60%), в отличие от *T. talievii* (секция *Euserpyllum* Klok., объединяющей виды, распространённые в лесной и тундровой зонах и связанных в своем распространении с хвойными лесами) и *T. guberlinensis* (секция *Kotschyani* Klok., виды которой приурочены к сухим и каменистым склонам). По нашему мнению, повышенная доля женских особей у *T. marschallianus*, *T. dimorphus* и *T. czernjaevii* тесно связана с большим разнообразием насекомых-опылителей из разных систематических групп именно в степных районах. Обилие опылителей способствует не только успешному перекрестному опылению андростерильных женских особей и эффективному завязыванию семян, но и поддерживает их высокий уровень в популяциях.

Ключевые слова: гинодиэция; половая структура популяций; опылители.

E. I. Demyanova

Perm State University, Perm, Russian Federation

SEXUAL STRUCTURE OF POPULATIONS OF SOME GYNODIOECIC *THYMUS* L. SPECIES (*LAMIACEAE*)

We studied the sexual structure of populations of gynodioecic *Thymus* L. species – *T. marschallianus* Willd., *T. dimorphus* Klok. et Shost., *T. czernjaevii* Klok. et Shost., *T. talievii* Klok. et Shost., *T. guberlinensis* Iljin. It was rather different. The first three species of the list are from the section *Verticillati* Klok., which includes steppe and mountain-steppe species. [Klokov, 1954]. These populations had a large rate of female plants (40 – 60 %) that differed from the populations of *T. talievii* (section *Euserpyllum* Klok., which includes forest, coniferous forest and tundra species) and *T. guberlinensis* (section *Kotschyani* Klok., which includes the species from dry and rocky slopes). We suppose that high rate of female plants of *T. marschallianus*, *T. dimorphus* and *T. czernjaevii* is closely connected with high variation of insects-pollinators in steppes. The plenty of pollinators not only promotes successful cross-pollination of androsteryle female plants and effective seed formation, but also maintains high quantity of such female plants in populations.

Key words gynodioecy; sexual structure of population; pollinators.

Половая структура (соотношение полов) в популяциях гинодиэцичных видов изучена явно недостаточно. Между тем именно соотношение полов определяет пыльцевой режим в их популяциях. Обоопольные цветки гермафродитных особей обеспечивают пыльцой не только себя, но и андростерильные цветки женских особей. Поскольку подавляющее число гинодиэцичных растений являются энтомофилами [Демьянова, 1985], успешное опыление и семенная продуктивность обеих половых форм полностью определяются активностью

посещений насекомых-опылителей. Для андростерильных цветков женских особей перекрестное опыление с помощью антофильных насекомых является единственно возможным. Семена завязываются у них только после перекрестного энтомофильного опыления.

Гинодиэция у тимьянов впервые отмечена Ч. Дарвином [Darwin, 1877]. В дальнейшем список гинодиэцичных видов *Thymus* L. значительно пополнился [Knuth, 1899; Злобина, 1967; Гогина, 1975, 1983; Пономарёв, Демьянова, 1975а; Демья-

нова, Пономарёв, 1979; Демьянова, 1985; Годин, Демьянова, 2013]. У губоцветных, где в семействе встречается дву- и трёхклеточная зрелая пыльца [Wunderlich, 1967], гинодиэцичные виды более всего отмечены в таксонах с трёхклеточной пыльцой [Демьянова, 1981, 2000]. Именно в этой группе, куда относятся и виды *Thymus L.*, сосредоточены важнейшие эфирно-масличные растения из губоцветных – виды *Lavandula*, *Mentha*, *Salvia* и др. Кроме того, виды тимьяна используются как лекарственные растения различного терапевтического действия, медоносные, декоративные, пряные [Полезные..., 1972; Дикорастущие..., 2001]. Эфирные масла известны способностью противодействовать растительоядным животным, препятствовать прорастанию семян и росту других видов. У тимьянов эта стратегия получила большое развитие [Thompson, Manicacci, Tarayre, 1998]. По мнению указанных авторов, эфирные масла тимьянов производят тормозящий эффект на соседние растения в процессе конкуренции. Среди тимьянов широко распространен химический полиморфизм [Thompson, Manicacci, Tarayre, 1998]. По данным этих авторов, в южной Франции природные популяции видов тимьяна содержат один или несколько из шести генетически отличных химических форм (хемотипов), которые можно отличить на основе доминирующего монотерпена. О химическом полиморфизме видов тимьяна сообщают В.И. Литвиненко и И.Г. Зоз [1969], исследовавшие 35 видов рода *Thymus L.* флоры УССР.

Обоеполые цветки гермафродитных особей видов тимьяна имеют типичное для губоцветных строение с нормально развитым пестиком и четырьмя тычинками. Андростерильные (пестичные) цветки с редуцированными тычинками по размеру меньше обоеполых. Согласно терминологии Е.Л. Кордюм и Г.И. Глушенко [1976], это потенциально обоеполые цветки. Ранние этапы органогенеза у них протекают сходно с обоеполыми. Различия в строении цветков обеих форм проявляются на дальнейших этапах формирования андроеца. В популяциях некоторых видов изредка отмечаются так называемые переходные цветки, у которых тычинки, хотя и имеются, но недоразвиты и стерильны. По размерам венчика такие цветки занимают промежуточное положение между обоеполыми и андростерильными цветками. Нередко гинодиэция у тимьянов сопровождается гиномоноэцией. В этом случае на гермафродитных особях встречаются немногочисленные андростерильные цветки среди обоеполых, последние явно преобладают по численности. На женских (пестичных) особях мы никогда не наблюдали появления обоеполых цветков ни в природных популяциях, ни в культуре. Наши наблюдения не совпадают с таковыми Е.Е. Гогиной [1975], сообщавшей о смене сексуализации у

некоторых тимьянов в культуре. Что касается гиномоноэции, то эта половая форма при полевых исследованиях часто не поддаётся регистрации: появление немногочисленных андростерильных цветков на гермафродитных особях предугадать не удастся. Они нередко остаются неучтёнными при полевых исследованиях.

Обоеполые и андростерильные цветки весьма неравноценны для антофильных насекомых в отношении кормовой базы: первые предоставляют им пыльцу и нектар, а вторые – только нектар. У большинства гинодиэцичных растений у андростерильных цветков понижено нектаровыделение [Пономарёв, Демьянова, 19756]. Однако, как показали наблюдения указанных авторов, в Троицком лесостепном заказнике у тимьяна Маршалла обе половые формы цветков по уровню нектаровыделения оказались примерно одинаковы. В этом районе исследования систематический состав опылителей у тимьяна Маршалла оказался многочисленным и разнообразным [Демьянов, Лыков, Вожакова, 1982]. Вопреки общепринятому мнению об опылении губоцветных преимущественно перепончатокрылыми [Фегри, Пэйл, 1982], большинство опылителей принадлежало к Diptera и Lepidoptera. Среди перепончатокрылых преобладали короткохоботные пчелиные, а длиннохоботные были немногочисленны. Мы полагаем, что такая ситуация связана с относительно небольшими размерами цветков у этого вида и короткой трубкой венчика, делающими нектар легко доступным для неспециализированных насекомых.

Организация исследований

Половая структура популяций (соотношение полов) у гинодиэцичных видов *Thymus L.* изучена в 4 ботанико-географических пунктах: в Троицком лесостепном заказнике (Челябинская обл.) в подзоне северной лесостепи в 1970–1982 гг., в заказнике «Предуралье» (Пермский край) в подзоне южной тайги в 1975–1979 гг., в Центрально-Черноземном заповеднике (Курская обл.) в подзоне луговых степей и остепненных лугов в 1979–1981 гг., в Хомутовской степи (Донецкая обл., отдел Украинского степного заповедника) в подзоне разнотравно-типчачково-ковыльных степей в 1978–1979 гг.

Половая структура популяций определялась во время массового цветения видов *Thymus L.* путём визуального просмотра цветков на всех одновременно цветущих особях. При такой методике исследования растения не травмируются, что даёт возможность проводить наблюдения даже в условиях самого строгого заповедного режима. Учёт растений с обоеполыми и андростерильными цветками проводился методом ходовых линий; при этом просматривались все растения подряд, неза-

висимо от их обилия. Подсчёты, осуществлённые в отдельных ценопопуляциях (обычно 5–7), затем суммировались для географической популяции в целом. По возможности подсчёты производились в разных местообитаниях для учёта специфики распространения обеих половых форм и достоверности полученных данных. В зависимости от обилия того или иного вида *Thymus* L., для каждого из них за один сезон просматривались от нескольких сотен до нескольких тысяч особей. Данные учёта представлены в таблицах.

Результаты и их обсуждение

Обратимся к результатам исследования половой структуры популяций у видов *Thymus* L. из секции *Verticillati* Klok. из 3 ботанико-географических районов. Пропорция особей с пестичными

цветками в составе их популяций была неизменно высокой в разные годы наблюдений и достигала 36.2–67.8%.

1. *Thymus marschallianus* Willd. (табл. 1 и 2).

Наиболее подробно соотношение полов изучено в Троицком лесостепном заказнике (табл. 1). Средний уровень женской формы за период 11-летних наблюдений достигал почти 50%. Погодные колебания зависели не только от складывающихся погодных условий, но и от количества просмотренных ценопопуляций с разным уровнем увлажнения. Замечено, что женские особи тяготеют к местообитаниям с лучшим почвенным увлажнением. Такая же ситуация наблюдалась и у других гинодиэичных видов [Демьянова, 1990]. В этом отношении они напоминают женские (пестичные) особи у двудомных растений.

Таблица 1

Численность женской формы в популяциях *Thymus marschallianus* Willd. (секция *Verticillati*) в Троицком лесостепном заказнике

Численность женской формы по годам											Число учтенных растений	Средний уровень женской формы, %
1970	1972	1973	1974	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982		
41.7	57.0	51.0	50.3	49.2	35.9	39.5	53.9	53.0	53.3	61.2	42596	49.6
583	1149	2113	4480	4895	4895	3534	4270	6577	6369	3731		

Примечание. В числителе процент женских особей, в знаменателе – число учтенных растений.

Таблица 2

Численность женской формы в популяциях видов *Thymus* L. из секции *Verticillati* в лесостепной и степной зонах

Численность женской формы по годам				Число учтенных растений	Число наблюдений	Средний уровень женской формы, %
1978	1979	1980	1981			
<i>Thymus marschallianus</i> Willd., Центрально-Черноземный заповедник						
-	56.6 3410	50.2 7847	78.4 4688	15945	3	61.7
<i>Thymus marschallianus</i> Willd., Хомутовская степь						
71.0 4524	64.5 3595	-	-	8119	2	67.8
<i>Thymus czernjaevii</i> Klok., Центрально-Черноземный заповедник						
-	60.4 621	44.1 2289	37.6 189	3099	3	47.4
<i>Thymus dimorphus</i> Klok., Хомутовская степь						
35.9 3033	36.4 2877	-	-	5910	2	36.2

Примечание. См. примечание к табл. 1.

Приведём примеры. Так, в Троицком заказнике в 1974 г. в луговой степи было просмотрено 794 особи, 58% которых составляли женские растения, а в солодково-солонечниковой ассоциации в этом же сезоне из учтенных 2 556 растений женские особи составляли только 43.8%. В 1975 г. в условиях жесточайшей засухи женские особи вообще не цвели, а гермафродитные растения цвели крайне скудно. Такую же приверженность женской формы к более влажным местообитаниям тимьян Маршалла проявил и в других ботанико-географических пунктах (табл. 2). Например, в 1981 г. в Центрально-Черноземном заповеднике в

луговой степи на Казацком участке обнаружено 63.1% женских особей (483♀ из просмотренных 765), а на некосимом участке близ Барыбина бора 76.2% (378♀ из учтенных 496). В Хомутовской степи в 1978 г. в разнотравно-типчаковой ассоциации отмечено 37.6% женских особей (172♀ из 458), а в абсолютно заповедной степи – 75.3% (2042♀ из учтенных 2712).

2. *Thymus czernjaevii* Klok. (табл. 2).

Соответственно М.С. Князеву [2015], следует называть *T. tchernjajevii* Klok. et Shost.

По мнению Ю.Л. Меницкого [1973а, б, 1978],

имеет гибридогенное происхождение (*T. marschallianus* × *T. pallasianus* Н. Вг.). В систематическом отношении близок к предыдущему виду. Имеет вполне замкнутый ареал в пределах лесостепной и севера степной полосы Европейской части России [Клоков, 1954]. В Центрально-Черноземном заповеднике встречается редко. Местообитание т. Черныяева, где находится самая крупная ценопопуляция этого вида и в которой производился ежегодный учёт, используется под выпас.

3. *Thymus dimorphus* Klok. (табл. 2).

Согласно исследованиям Ю.Л. Меницкого [1973а, б, 1978] так же, как и предыдущий вид, имеет гибридогенное происхождение и распространён в зоне совместного произрастания *T. calcareus* и *T. marschallianus*. Как и у двух ранее описанных видов, у т. двуформенного отмечена высо-

кая пропорция женских особей и отчетливо просматриваемая тенденция последних к лучшему почвенному увлажнению по сравнению с гермафродитными. Так, в разнотравно-типчаковой ассоциации из просмотренных 312 особей 73 оказались женскими (23.4%). На пастбище выявлено 954 особи, среди них 294 были женскими (30.8%), а на склоне Оболонской балки в азовскоклеистогиеново-двуформеннотимьяниковой ассоциации женских форм оказалось больше (из 1 767 учтённых особей 722 были женскими (40.9%).

4. *Thymus talievii* Klok. et Shost., секция *Euserphyllum* Klok. (табл. 3).

Соответственно Ю.Л. Меницкому (1973а, б, 1978) относится к секции *Camprodromi* (А. Kern) А. Kern.

Таблица 3

Численность женской формы в популяциях *Thymus talievii* Klok. et Shost. (секция *Euserphyllum* Klok.) в заказнике «Предуралье» и *Thymus guberlinensis* Pjin (секция *Kotschyani* Klok.) в Троицком заказнике

Численность женской формы, в %								Число учтенных растений	Число наблюдений	Средний уровень женской формы, %
1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982			
<i>Thymus talievii</i>										
1.1 952	1.0 641	0.8 767	1.53 1049	-	-	-	-	3409	4	1.1
<i>Thymus guberlinensis</i>										
-	9.7 547	9.5 1062	6.8 870	4.6 868	5.5 2268	18.6 1820	14.3 837	8272	7	9.9

Примечание. См. примечание к табл. 1.

Доля женских особей у т. Талиева значительно ниже, чем у предыдущих видов. В систематическом отношении близок к *T. serpyllum* L. Интересно, что в Московской области у названного вида гинодиэция не обнаружена [Гогина, 1975]. В природных популяциях и на коллекционном участке ГБС автором изучены лишь гермафродитные особи. Гинодиэция у этого вида также не выявлена в Ленинградской и Псковской областях [Гращенко, Буйко, 1983], хотя женская двудомность у т. ползучего отмечена ещё Ч. Дарвином [Darwin, 1877], Г. Мюллером [1881] и П. Кнудом [1899].

5. *Thymus guberlinensis* Pjin, секция *Kotschyani* Klok. (табл. 3).

Согласно Ю.Л. Меницкому [1973а, б, 1978], как и предыдущий вид, относится к секции *Camprodromi* (А. Kern) А. Kern. Т. губерлинский исследовался на скалистых обнажениях р. Уй (в 16 км от Троицкого лесостепного заказника). На территории заказника этот вид не встречается. Как и у предыдущего вида, доля женских особей в природных популяциях невелика. Более повышенная пропорция женских особей в 1981–1982 гг. связана с тем, что в эти годы были учтены не только растения скалистых обнажений, но и произрастающие на галечнике близ уреза воды в условиях лучшего увлажнения.

Выводы

1. Половая структура популяций 5 гинодиэцичных видов *Thymus L.*, изученная в 4 ботанико-географических районах, оказалась крайне неодинаковой. Не исключено, что такая ситуация не случайна. По нашему мнению, повышенная доля женских особей у трёх видов тимьяна (*T. marschallianus* Willd., *T. dimorphus* Klok. и *T. czernjaevii* Klok.), отмеченных в лесостепных и степных районах, связана с большим разнообразием антофильных насекомых из разных систематических групп именно в этих районах. Значительная пропорция женских особей и вероятность успешного завязывания семян у них возможны лишь в том случае, если осуществимо бесперебойное снабжение пылью от обоеполюх цветков к андростерильным женским. Успех опыления женских форм целиком определяется насекомыми-опылителями. Чем больше антофильных насекомых принимает участие в опылении андростерильных цветков, тем может быть выше доля женских особей в популяциях гинодиэцичных видов.

2. Широкая представленность женской двудомности в роде *Thymus L.* оказывает существенное влияние на внутри- и межпопуляционную измен-

чивость видов. Для женских растений перекрёстное опыление является единственным способом опыления, что значительно усиливает гибридационные процессы, часто “размывая” границы между близкими видами.

Выражаю искреннюю благодарность студентам-ботаникам Пермского университета Р.А. Касиной, Т.А. Кондаковой, В.В. Овсянниковой, Л.В. Попсуей, Л.А. Тарасовой, А.В. Титовой и другим, принимавшим участие в сборе материала при полевых исследованиях.

Библиографический список

- 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.: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1983. 48 с.
- Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодиэзии у цветковых растений // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
- Гращенков А.Е., Буйко Р.А. Продуктивность различных форм *Thymus serpyllum* L. s. str. в Ленинградской и Псковской областях // Растительные ресурсы. 1983. Т. 19, вып. 1. С. 11–20.
- Демьянова Е.И. Об особенностях распространения гинодиэзии в семействе губоцветных // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1981. № 9. С. 69–72.
- Демьянова Е.И. Распространение гинодиэзии у цветковых растений // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 34 с.
- Демьянова Е.И. Гинодиэзия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 78–82.
- Демьянова Е.И., Лыков В.А., Вожасова 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 гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Ботанический журнал. 1979. Т. 64, № 7. С. 1017–1024.
- Дикорастущие полезные растения России / под ред. А.Л. Буданцева, Е.Е. Лесиовской. СПб.: Изд-во СПХФА, 2001. 662 с.
- Злобина Л.М. Цветение и плодоношение тимьяна (*T. marschallianus* Willd.) // Ботаника. Исследования. Минск, 1967. С. 111–117.
- Клюков 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.
- Кордюм Е.Л., Глуценко Г.И. Цитоэмбиологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев: Наукова думка, 1976. 197 с.
- Литвиненко В.И., Зоз И.Г. Хемотаксономическое изучение видов *Thymus* L. с Украины // Растительные ресурсы, 1969. Т. 5, вып. 4. С. 481–494.
- 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.
- Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции. Новосибирск: Наука, 1972. 379 с.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодиэзии у растений // Ботанический журнал. 1975а. Т. 60, № 1. С. 3–15.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Выделение нектара в обоеполых и женских цветках гинодиэцичных растений // Научные доклады высшей школы. Биологические науки, 1975б. № 9. С. 67–72.
- Фегри К., Пэйл Л. ван дер. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 377 с.
- Darwin C. The different forms of flowers on plants on the same species. London: John Murray, 1877. 352 p.
- 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.
- 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.
- Wunderlich R. Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund Pollenkörner, Samenentwicklung und des reifen Samens // Österreichische Botanische Zeitschrift. 1967. Bd. 114, № 4–5. S. 383–483.

References

- Gogina E.E. [Genus *Thymus* L.] *Biologicheskaja 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.).
- Godin V.N., Demyanova E.I. [About extent of gynodioecy in Angiosperms]. *Botaničeskij žurnal* V. 98, N 12 (2013): pp. 1465–1487. (In Russ.).
- Grashenkov A.E., Buiko R.A. *Produktivnost' razlicnyh form Thymus serpyllum L. s.str. v Leningradskoj i Pskovskoj oblastjach* [Production of different forms of *Thymus serpyllum* L. s.str. in Leningrad and Pskov regions]. *Rastitel'nye resursy* V. 19, Iss. 1 (1983): pp. 11–20. (In Russ.).
- Demyanova E.I. *Ob osobennostjach rasprostraneniya gino-dičcii v semejstve gubocvetnyh* [About details of

- gynodioecy extention in *Lamiaceae* family] *Nauch. dok. vyssh. shkoly. Biologicheskie nauki*. N 9 (1981): pp. 69-72. (In Russ).
- Demyanova E.I. [The extent of gynodioecy in Angiosperms]. *Botaničeskij žurnal* V. 70, N 10 (1989): 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. 35 p.
- Demyanova E.I. [Ginodioecy] *Ėmbriologija cvetkovych rastenij. Terminologija I koncepcii* [Batygina T.B. ed. Embryology of Angiosperms. Terminology and concepts]. St. Petersburg, 2000, pp. 78-82. (In Russ.).
- Demyanova E.I., Lykov V.A., Vozhakova A.V. [Details of pollination of sexual forms of flowers of *Thymus marschallianus* Willd.]. *Ėkologija opylenija cvetkovych* [Ecology of pollination of Angiosperms]. Perm, 1987, pp. 78-89. (In Russ.).
- Demyanova E.I., Ponomarev A.N. *Polovaja struktura prirodnykh populjacyj ginodiëcičnykh i dvudomnykh 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.).
- Dikorastušije poleznye rastenija Rossii* [Budanceva A.L., Lesnovskaya E.E. ed. Wild-growing useful plants in Russia]. St. Petersburg, 2001. 662 p. (In Russ.).
- Zlobina L.M. *Cvetenije i plodonoshenije tim'jana (Thymus marshallianus Willd.)* [Flowering and fructification of *Thymus marshallianus* Willd.]. *Botanika. Issledovanija* Minsk, 1967, pp. 111-117. (In Russ.).
- Klokov M.V. *Rod tim'jan* [Genus *Thymus L.*] *Flora SSSR* Moscow, 1954. V. 28, pp 470-491. (In Russ.).
- Knyazev M.S. *Obzor vidov roda Thymus (Lamiaceae) v Vostočnoj Evrope i na Urale* [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.).
- Kordyum E.L., Glushenko G.I. *Citoëmbriologičeskie aspekty problem pola pokrytosemennykh* [Cytoembryological aspects of sex of Angiosperms]. Kiev, Naukova Dumka Publ., 1976. 197 p. (In Russ.).
- Litvinenko V.I., Zoz I.G. *Chemotaksonomičeskoje izučenje vidov Thymus L. s Ukrainy* [Chemotaxonomic study of *Thymus L.* species in Ukraine]. *Rastitel'nyje resursy* V. 6, Iss. 4 (1969), pp. 481-494.
- Menitskii Ju.L. *Nadvidovye taksony roda Thymus L. (Labiatae)* [Supraspecific taxa of genus *Thymus L. (Labiatae)*]. *Botaničeskij žurnal* V. 58, N 6 (1973a): pp. 794-805. (In Russ.).
- Menitskii Ju.L. *Nadvidovye taksony roda Thymus L. (Labiatae)* [Supraspecific taxa of genus *Thymus L. (Labiatae)*]. *Botaničeskij žurnal* V. 58, N 7 (1973b): pp. 988-994. (In Russ.).
- Menitskii Ju.L. *Rod tim'jan* [Genus *Thymus L.*]. *Flora Evropejskoj časti SSSR*. Leningrad, Nauka, V. 3 (1978): pp. 191-204. (In Russ.).
- Poleznye rastenija Zapadnoj Sibiri i perspektivy ich introdukcii* [Useful plants of West Siberia and prospects of their introduction]. Novosibirsk, Nauka, 1972. 379 p. (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. [To study of gynodioecy in plants] *Botaničeskij žurnal* V. 60, N 1 (1975a): pp. 3-15. (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. [Excretion of nectar in dioecic and female flowers of gynodioecic plants] *Nauch. dok. vyssh. shkoly. Biologicheskie nauki*. N 9 (1975b): pp. 67-72. (In Russ.).
- Fegri K., Pejl L. van der *Osnovy ekologii opylenija* [The principles of Pollination Ecology.] Moscow, Mir Publ., 1982. 377 p. (In Russ.).
- Darwin Ch. The different forms of flowers on plants on the same species. London, John Murray Publ., 1877. 352 p.
- Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig, Wilhelm Engelmann Publ., 1899. 705 p.
- Müller H. *Alpenblumen ihre Befruchtung durch Unsecten und ihre Anpassungen an dieselben*. Leipzig, Wilhelm Engelmann Publ., 1881. 611 p.
- Thompson J.D., Manicacci D., Garajre M. Thirty-five years of Thyme: Atlas of two polymorphisms. *Bioscience*. V. 48, N 10 (1998): pp. 805-815.
- Wunderlich R., *Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund Pollenkörner, Samenentwicklung und des reifen Samens*. *Osterreichische Botanische Zeitschrift*. V. 114, N 4-5 (1967): pp. 383-483.

Поступила в редакцию 21.03.2016

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