

СООБЩЕНИЯ

ГИНОДИЭЦИЯ У *NEPETA GONTSCHAROVII* (LAMIACEAE)© 2023 г. В. Н. Годин^{1,*}, А. Ю. Асташенков¹, В. А. Черемушкина¹¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 02.11.2022 г.

После доработки 20.11.2022 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

Впервые описана гинодиэция у *Nepeta gontscharovii* — эндемичного для гор Гиссаро-Дарваза (Республика Таджикистан) травянистого каудексообразующего поликарпического растения. Установлено, что *N. gontscharovii* образует два типа цветков: обоеполые и пестичные на разных особях. Оба типа цветков медианно зигоморфные, тетрациклические, гетеромерные: пентамерные в околоцветнике, тетрамерные в андрее и димерные в гинеее. В пестичных цветках тычинки представлены стаминодиями. Значения подавляющего большинства изученных морфологических параметров обоеполых цветков больше, чем у пестичных. Выявлено три критерия, позволяющие надежно различать цветки разных половых форм: размеры цветков и их частей, соотношение длины трубки венчика и чашечки, положение пыльников. Обоеполые цветки характеризуются строго выраженной протандрией. По соотношению числа пыльцевых зерен и семязачатков (от 1286 до 1657) *N. gontscharovii* относится к факультативно ксеногамным видам. В половом спектре проанализированной ценопопуляции женские особи встречаются редко (6.6%). Обсуждается наличие и распространение женской двудомности в пределах рода *Nepeta* и секции *Macronepeta* и ее адаптивное значение для существования популяции *N. gontscharovii*.

Ключевые слова: гинодиэция, *Nepeta gontscharovii*, половая структура

DOI: 10.31857/S0006813623020047, **EDN:** EXGEUC

Род *Nepeta* L. в настоящее время насчитывает 290 видов (по данным сайта The World Checklist of Vascular Plants). У видов рода *Nepeta* встречаются разные формы половой дифференциации: гинодиэция (14 видов), диэция (секция *Охунепета*, 11 видов и подвидов), гиномоноэция (3 вида) (Meehan, 1889; Knuth, 1898; Kokkini, Babalonas, 1982; Daskalova, 2005; Demyanova, 2019; Godin, 2009). В отличие от диэции, характерной только для представителей секции *Охунепета*, гинодиэция встречается в 9 секциях из 19 этого крупного рода (Budantsev, 1993). Многие исследователи рассматривают существование такого высокого разнообразия половых форм в пределах одного рода как доказательство эволюции от гермафродитизма к истинной двудомности, промежуточным этапом которой может быть женская двудомность (Lloyd, 1976; Webb, 1979, 1981; Maurice et al., 1993). Широкое распространение видов с гинодиэцией среди разных секций рода *Nepeta* позволяет предполагать, что и другие представители рода могут обладать этой формой половой дифференциации.

В качестве объекта наших исследований выбран *Nepeta gontscharovii* Kudrjasch. (котовник

Гончарова) — травянистое многолетнее поликарпическое растение из сем. Lamiaceae. Это узкокальный эндемик Гиссаро-Дарваза: к настоящему времени известно всего четыре точки мест сбора этого вида. *N. gontscharovii* произрастает в поясах чернолесья с фрагментами термофильных арчовников, субальпийских лугов, разнотравных степей, крупнотравных полусаванн, встречается в торонниках (заросли *Koenigia coriaria* (Grig.) T.M. Schust. & Reveal), юганниках (заросли с преобладанием *Prangos pabularia* Lindl.), на галечниках, на высотах от 1800 до 2900 м над ур. м. (Poyarkova, 1954; Kochkareva, 1986). Отсутствие в литературе каких-либо сведений о половой дифференциации этого вида определило цель нашей работы — выявление половой экспрессии цветков, особей и определение соотношения половых форм в популяции *Nepeta gontscharovii*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для изучения половой дифференциации *N. gontscharovii* собран в 2022 г. в окр. кишлака Гульхара (Республика Таджикистан), на восточном борту мелкоземистого берега р. Гульхара

в поясе чернолесья в розарии. В сообществе доминировали: *Rosa achburensis* Chrshan. (25%), *Nepeta gontscharovii* (15%); сопутствующие виды: *Nepeta podostachys* Benth. (3%), *Dactylis glomerata* L. (3%), *Lepidolopsis pseudoachillea* (C. Winkl.) Poljakov (1%). Особи *N. gontscharovii* распределены равномерно, площадь ценопопуляции составляла $50 \times 10 \text{ м}^2$. Половая дифференциация изучена у 65 особей этого вида.

В естественных условиях с каждой особи собирали по 5–7 цветков и фиксировали их в уксусном спирте. В камеральных условиях анализировали пол цветков и особей. Измерено 30 цветков каждой половой формы особей. Морфология цветков описана согласно “Atlas...” (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L.P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветка получены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 и 40 в зависимости от величины измеряемого органа. Произведены измерения основных частей цветка, характеризующих чашечку, венчик, андроцею и гинецею (табл. 1).

Для определения качества пыльцы использован метод микроскопирования в ацетокармине. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все четыре пыльника обоеполых цветков. Препарат изучен под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16×10 . Подсчет пыльцевых зерен проведен в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пыльцевых зерен. Изучена пыльца 30 обоеполых цветков 10 разных особей. Определение размеров пыльцевых зерен осуществлено на тех же препаратах, измерение проведено с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40 . Изучена пыльца по двум признакам: экваториальный диаметр пыльцевых зерен (мкм), фертильность пыльцы (%).

Подсчет пыльцевых зерен проводили по общепринятой методике (Студен, 1977). В каждом цветке определяли число пыльцевых зерен в одной из тек случайно выбранного невскрывшегося пыльника. Проводили подсчет всех пыльцевых зерен теки, для чего из всего ее содержимого готовили препарат для световой микроскопии. Для подсчета пыльцевых зерен в препаратах использовали микроскоп Биомед-5 с окуляр-микрометром с сеточкой. Количество пыльцы в пыльнике получали, удваивая ее численность в теке. Для оценки числа пыльцевых зерен, продуцируемых цветком, полученное содержание пыльцы в пыльнике умножали на 4 (число тычинок в цветке). Поскольку для всего сем. *Lamiaceae* характерно наличие единственного фертильного семязачатка в каждом гнезде завязи, отношение числа пыльцевых зерен к числу семязачатков оценивали для каждого цветка делением числа пыльцевых зерен в цветке на 4. Всего изучено соотношение

числа пыльцевых зерен и семязачатков в 10 обоеполых цветках.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены пределы его варьирования (min–max), среднее значение (M) и ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t-критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Жизненная форма и структура синфлоресценции. *Nepeta gontscharovii* — травянистый, каудексообразующий поликарпик, развивающийся по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования, образует моноцентрическую биоморфу. Главная ось синфлоресценции и все ее боковые ответвления (паракладии) у данного вида завершаются открытыми фрондулезно-брактеозными тирсами, образуя метелку из тирсов. Главная ось синфлоресценции заканчивается тирсом, включающим 7–10 раздвинутоузловых метамеров (длина междоузлий 3–5 см). Тирсы паракладиев I и II порядков включают 2–3 так же удлиненных метамеров. Субединицы тирса (цимиды) — обычно 9-цветковые дихазии из монохазиев (извилины), имеющие длинные (0.6–0.7 см) оси (рис. 1).

Половая дифференциация. Изучение половой экспрессии *N. gontscharovii* показало, что этот вид образует два типа цветков: обоеполые и пестичные.

Обоеполые цветки. Цветки полные, зигоморфные, гетеромерные: пятичленные в чашечке и венчике, четырехчленные в андроеце и двучленные в гинецеце.

Чашечка сростнолистная, трубчатая, с косым, почти двугубым зевом, слегка согнутая, фиолетовая, с 15 хорошо заметными жилками. Почкосложение чашечки створчатое. Трубка чашечки снаружи густо опушена очень мелкими коротко стебельчатыми железками, внутри без кольца из волосков. Верхняя губа чашечки до 2/3 рассечена на три треугольных, коротко заостренных зубца. Два зубца нижней губы чашечки в 1.5 раза короче ее трубки, узколанцетные, длинно и тонко заостренные. Все зубцы чашечки по краю имеют жесткие рассеянные реснички.

Венчик спайнолепестный, разделен на трубку и синий отгиб, снаружи опушенный рассеянными волосками. Почкосложение венчика черепитчатое. Трубка венчика тонкая, согнутая, узкая часть ее больше, чем наполовину выступает из чашечки, при этом резко расширяется к зеву в верхней части. Верхняя губа прямостоячая, почти плоская, надрезана на две широкие лопасти.

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполых и пестичных цветков *Nepeta gontscharovii*
Table 1. Values of morphological traits in bisexual and pistillate flowers of *Nepeta gontscharovii*

Признак Morphological trait	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
1	2	3	4	5
Длина трубки чашечки, мм Length of calyx tube, mm	b p	4.0–5.3 3.8–4.3	4.7 ± 0.2 4.0 ± 0.1	3.164
Высота зева чашечки, мм Height of calyx fauces, mm	b p	2.5–3.0 1.5–1.6	2.7 ± 0.09 1.6 ± 0.02	13.105
Длина свободной части верхних зубцов чашечки, мм Length of free part of upper calyx teeth, mm	b p	2.4–3.0 1.3–1.9	2.7 ± 0.1 1.6 ± 0.1	6.970
Ширина свободной части верхних зубцов чашечки, мм Width of free part of upper calyx teeth, mm	b p	1.1–1.6 0.9–1.0	1.3 ± 0.09 1.0 ± 0.01	4.139
Длина свободных частей нижних зубцов чашечки, мм Length of free parts of lower calyx teeth, mm	b p	2.5–3.0 1.9–2.2	2.8 ± 0.1 2.0 ± 0.1	7.560
Ширина свободных частей нижних зубцов чашечки, мм Width of free parts of calyx lower teeth, mm	b p	0.8–1.1 0.6–0.7	0.9 ± 0.05 0.7 ± 0.02	4.450
Длина трубки венчика, мм Length of corolla tube, mm	b p	16.0–17.5 9.5–10.8	17.0 ± 0.2 10.1 ± 0.3	17.732
Высота зева венчика, мм Height of corolla fauces, mm	b p	4.0–5.0 2.5–3.5	4.6 ± 0.2 3.0 ± 0.2	5.709
Длина верхней губы венчика, мм Length of upper corolla lip, mm	b p	4.5–5.5 2.7–3.0	5.1 ± 0.1 2.9 ± 0.1	12.870
Ширина верхней губы венчика, мм Width of upper corolla lip, mm	b p	5.2–6.5 2.4–3.8	5.8 ± 0.2 3.1 ± 0.3	6.971
Длина лопастей верхней губы венчика, мм Length of blades of upper corolla lip, mm	b p	2.0–3.0 1.3–1.8	2.4 ± 0.1 1.5 ± 0.1	4.764
Ширина лопастей верхней губы венчика, мм Width of blades of upper corolla lip, mm	b p	3.1–3.8 1.3–1.6	3.4 ± 0.1 1.5 ± 0.1	14.834
Длина нижней губы венчика, мм Length of lower corolla lip, mm	b p	6.0–7.8 3.5–4.5	7.2 ± 0.3 4.0 ± 0.2	8.575
Ширина нижней губы венчика, мм Width of lower corolla lip, mm	b p	6.8–7.8 3.5–4.0	7.2 ± 0.2 3.8 ± 0.1	15.702
Длина средней лопасти нижней губы венчика, мм Length of middle lobe of lower corolla lip, mm	b p	3.8–5.3 2.8–3.4	4.6 ± 0.2 3.1 ± 0.2	5.076
Ширина средней лопасти нижней губы венчика, мм Width of middle lobe of lower corolla lip, mm	b p	5.0–6.8 3.5–4.5	5.8 ± 0.3 4.0 ± 0.2	4.301
Длина боковых лопастей нижней губы венчика, мм Length of lateral lobe of lower corolla lip, mm	b p	1.6–2.4 1.0–1.2	1.8 ± 0.13 1.1 ± 0.03	5.594
Ширина боковых лопастей нижней губы венчика, мм Width of lateral lobe of lower corolla lip, mm	b p	2.0–2.6 1.0–1.5	2.3 ± 0.1 1.3 ± 0.1	6.817
Длина нижних тычинок, мм Length of lower stamens, mm	b p	20.0–22.3 10.5–10.8	20.9 ± 0.4 10.6 ± 0.1	25.985
Длина верхних тычинок, мм Length of upper stamens, mm	b p	21.0–24.0 11.5–12.5	22.3 ± 0.5 12.0 ± 0.2	20.101
Длина пыльника, мм Length of anther, mm	b p	0.7–0.9 0.2–0.3	0.8 ± 0.02 0.3 ± 0.01	16.992
Ширина пыльника, мм Width of anther, mm	b p	0.4–0.5 0.1–0.2	0.5 ± 0.01 0.1 ± 0.01	16.984

Таблица 1. Окончание

Признак Morphological trait	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
1	2	3	4	5
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, µm	b	30.0–37.5	34.8 ± 0.7	—
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b	78.9–94.2	91.6 ± 2.1	—
Длина столбика, мм Length of style, mm	b	21.0–24.3	22.2 ± 0.6	14.093
	p	14.3–14.5	14.3 ± 0.1	
Длина лопастей рыльца, мм Length of stigma lobes, mm	b	0.7–0.8	0.7 ± 0.02	8.609
	p	0.4–0.5	0.5 ± 0.01	
Ширина лопастей рыльца, мм Width of stigma lobes, mm	b	0.15–0.18	0.17 ± 0.01	2.159
	p	0.10–0.15	0.13 ± 0.01	
Длина долей завязи, мм Length of ovary lobes, mm	b	0.48–0.58	0.52 ± 0.01	1.736
	p	0.48–0.50	0.49 ± 0.01	
Ширина долей завязи, мм Width of ovary lobes, mm	b	0.3–0.4	0.35 ± 0.02	0.734
	p	0.3–0.4	0.37 ± 0.02	

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

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

Нижняя губа крупнее верхней, трехраздельная. Средняя лопасть нижней губы крупнее боковых, сердцевидная, почти плоская, цельнокрайняя, в средней части с длинными волосками, боковые лопасти значительно короче, яйцевидные, плоские, отогнутые.

Андроцей тетрамерный, гаплостемонный, двусильный. Отличительная особенность андроеца всех представителей рода *Nepeta* — передние (нижние) тычинки короче задних (верхних). Все четыре тычинки фертильные. Тычинки параллельные, восходящие под верхней губой венчика. Тычиночные нити на большей части прирастают к трубке венчика и лишь ближе к зеву свободные. Пыльники одинаковые, эллиптические, гнезда пыльников наверху соединенные, внизу расходятся под углом 90°. Пыльники интрорзные, гнезда их вскрываются продольной щелью.

Пыльцевые зерна 6-бороздные, 3-клеточные, широко эллипсоидальные, почти шаровидные. Фертильность пыльцы высокая (от 79 до 94%).

Гинецей состоит из двух плодolistиков, синкарпный, завязь верхняя, 4-лопастная, ложно 4-гнездная. Лопастии завязи сверху гладкие. Столбик один, гинобазический, выходящий из промежутка между лопастями завязи от их основания. На верхушке столбик двураздельный с неравными ветвями. При основании завязи развивается нектароносный диск с 4 лопастями, при этом передняя лопасть его крупнее, чем остальные.

Пестичные цветки. Структурных различий между обоеполыми и пестичными цветками в чашечке, венчике и гинецее не выявлено. Тычинки в пестичных цветках представлены стаминодиями, которые скрыты в расширенной части трубки венчика. Пыльники очень мелкие, полностью лишены пыльцы.

Пестичные цветки даже в полевых условиях легко отличимы от обоеполых по совокупности нескольких признаков. Во-первых, обоеполые цветки и их части всегда крупнее, чем у пестичных цветков (табл. 1). Исключение составляют только параметры долей завязи, по которым два половых типа цветков достоверно не различаются. Во-вторых, трубка венчика обоеполых цветков выдается из чашечки больше, чем наполовину. В пестичных цветках из-за общего уменьшения размеров цветков трубка венчика едва длиннее чашечки и лишь слегка выдается из нее. В-третьих, редукция тычинок в пестичных цветках и превращение их в стаминодии привела к значительному уменьшению (в три раза) размеров пыльников, которые располагаются в зеве венчика. В обоеполых цветках верхние и нижние тычинки значительно превышают зев венчика.

Биология цветения и опыления. Обоеполые цветки *N. gontscharovii* характеризуются ярко выраженной протандрией: пыльники начинают вскрываться на стадии рыхлых бутонов. В это время лопасти рыльца еще сложены вместе и не

готовы воспринимать пыльцу. Позже, после опустошения пыльников, они расходятся друг от друга под острым углом и покрываются сосочками, что свидетельствует об их созревании. К моменту увядания венчика рыльца имеют якоревидную форму и покрыты пыльцой.

Наши исследования показали, что соотношение числа пыльцевых зерен и числа семязачатков в обоеполых цветках *N. gontscharovii* варьирует от 1286 до 1657, позволяя отнести этот вид согласно представлениям R.W. Cruden (1977) к факультативно ксеногамным растениям.

Наблюдается одновременное цветение цветков тирса главной оси синфлоресценции и тирсов паракладиев I и II порядков. В результате в пределах синфлоресценции в одно и то же время функционируют множество цветков.

Половая структура ценопопуляции. Изучение особенностей распределения обоеполых и пестичных цветков у *N. gontscharovii* показало, что каждый тип цветка характерен строго для отдельной особи. Следовательно, этот вид относится к гинодиэичным растениям. В половом спектре изученной ценопопуляции *N. gontscharovii* преобладали обоеполые особи — их доля составляла 93.4%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаружение гинодиэции у *N. gontscharovii* вполне закономерно и ожидаемо. Дело в том, что род *Nepeta* характеризуется набором эколого-биологических признаков, тесно связанных с женской двудомностью. К таким признакам относятся следующие: присутствие в таксоне многолетних травянистых растений, большое число видов в составе рода, их широкое распространение в умеренной зоне северного полушария, образование трехклеточной пыльцы (Demyanova, 1985; Godin, 2019, 2020). Поэтому вполне логично ожидать существование гинодиэции как у других видов этого крупного рода, так и, с очень высокой вероятностью, у остальных представителей секции *Macronepeta*, к которой принадлежит *N. gontscharovii*. Такое предположение базируется на нескольких фактах. Во-первых, в настоящее время из 16 представителей этой секции известно два вида с гинодиэцией: *N. sibirica* L. (Demyanova, 1981) и *N. gontscharovii*. Во-вторых, обращает на себя внимание морфологическое описание цветков растений этой секции. По данным А.Л. Буданцева (Budantsev, 1993), виды секции *Macronepeta* характеризуются “трубкой венчика едва или значительно длиннее чашечки”. По нашему мнению, только наличием двух морфологических типов цветков у одного вида — крупных обоеполых с длинными трубками венчика и мелких пестичных с очень короткими трубками венчика —



Рис. 1. *Nepeta gontscharovii* (фото А.Ю. Асташенкова).

Fig. 1. *Nepeta gontscharovii* (photo by A.Yu. Astashenkov).

можно объяснить такое значительное разнообразие в соотношении длины трубки чашечки и венчика. Изучение распространения разных половых форм в таксонах разного уровня и морфологических особенностей их цветков крайне необходимо для составления корректных и объективных ключей для определения видов. Несомненно, это может и будет способствовать выявлению как многих новых интересных сведений по биологии видов, так и эволюционных тенденций в пределах разных таксономических групп.

Наличие женской двудомности у *N. gontscharovii* проявляется в образовании двух типов цветков: крупных обоеполых и мелких пестичных. Для всех в настоящее время изученных гинодиэичных видов сем. Lamiaceae характерна такая же размерная дифференциация цветков разных половых типов (Demyanova, 1985; Godin, 2019, 2020).

К сожалению, в литературе единичны сведения о половой структуре популяций видов рода *Nepeta* несмотря на то, что известна гинодиэция у 14 его видов. Так, в популяциях *Nepeta nuda* ssp.

nuda (= *Nepeta pannonica* L.) доля женских особей варьировала в разные годы от 17.9 до 32.7% (Демьянова, 2013), а в популяциях *N. multifida* L. (= *Schizonepeta multifida* (L.) Briq.) в более широких пределах — от 29.8 до 68.2% (Godin, 2014). Пока сложно обоснованно предполагать, с чем связана довольно низкая частота встречаемости женских особей у *N. gontscharovii*. По нашему мнению, одна из возможных причин этого — географическое распространение видов. Дело в том, что оба представителя с более высокой долей женских особей в популяциях (*N. nuda* ssp. *nuda* и *N. multifida*) характеризуются широкими ареалами, охватывающими почти половину Евразии. *N. gontscharovii*, наоборот, обладает крайне узким ареалом, произрастая лишь в Таджикистане. Однако для обоснования и подкрепления данного предположения необходимо популяционное изучение других видов рода *Nepeta* с женской двудомностью.

В сем. Lamiaceae, с одной стороны, широко распространена самосовместимость (Owens, Ubera-Jiménez, 1992), а, с другой стороны, до сих пор не выявлено подтвержденных случаев самонесовместимости. Тем не менее, в процессе эволюции у многих видов семейства выработались разные механизмы, предотвращающие или значительно сокращающие вероятность автогамии. К ним относятся половая дифференциация, диогогамия (чаще в форме протандрии), геркогамия (пространственное разделение одновременно функционирующих андроеца и гинецея), боковое изгибание тычинок после опорожнения пыльников, интенсивный рост столбика и быстрое созревание рылец и некоторые другие (Демьянова, 1981, 1985; Lloyd, Webb, 1986; Huck, 1992). Кроме того, недавно у единичных представителей семейства выявлена также гетеростилия, в целом не характерная для зигоморфных цветков (Barrett et al., 2000; Moon, 2021). Поэтому наличие гинодиэзии, резко выраженной протандрии обоеполых цветков и факультативной ксеногамии можно рассматривать как адаптации узколокального эндемика *N. gontscharovii* для поддержания его популяций. С одной стороны, за счет более раннего созревания пыльников и разного времени функционирования андроеца и гинецея в обоеполых цветках невозможно формирование семян за счет автогамии. Однако одновременное цветение обоеполых цветков в пределах одной особи полностью не исключает гейтоногамного опыления, которое можно считать своеобразным пугающим механизмом. Формирование достаточного числа пыльцевых зерен и посещение насекомыми растений *N. gontscharovii* обеспечивает высокую вероятность завязывания семян обоеполыми особями в результате ксеногамного опыления. С другой стороны, существование женских особей, хотя и в очень небольшом числе, способствует образованию ими гетерозиготных

семян, формирующихся исключительно в результате перекрестного опыления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Узколокальный эндемик Гиссаро-Дарваза *Nepeta gontscharovii* характеризуется наличием гинодиэзии: обоеполые и пестичные цветки формируются на разных особях. Оба типа цветков медианно зигоморфные, тетрациклические, гетеромерные: пентамерные в околоцветнике, тетрамерные в андроеце и димерные в гинецеце. В пестичных цветках тычинки редуцированы до стаминодиев, не образующих пыльцу. Размеры изученных морфологических параметров (кроме длины и ширины долей завязи) всегда больше у обоеполых цветков, чем у пестичных. Выявлено три критерия, позволяющие надежно различать цветки разных половых форм: размеры цветков и их частей, соотношение длины трубки венчика и чашечки, положение пыльников. Обоеполые цветки *N. gontscharovii* обладают строго выраженной протандрией. По соотношению числа пыльцевых зерен и семязачатков (от 1286 до 1657) *N. gontscharovii* относится к факультативно ксеногамным видам. В половом спектре изученной ценопопуляции доминировали обоеполые особи (93.4%). Наличие гинодиэзии, строго выраженной протандрии обоеполых цветков и факультативной ксеногамии имеет адаптивное значение для успешного поддержания небольшой по численности ценопопуляции *N. gontscharovii*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barrett S.C.H., Wilken D.H., Cole W.W. 2000. Heterostyly in the Lamiaceae: the case of *Salvia brandegeei*. — Plant Syst. Evol. 223 (3–4): 211–219.
<https://doi.org/10.1007/BF00985280>
- [Budantsev] Буданцев А.Л. 1993. Конспект рода *Nepeta* (Lamiaceae). — Бот. журн. 78(1): 93–107.
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — Evolution. 31 (1): 32–46.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
- Daskalova T. 2005. Polygamy in some species of *Nepeta* (Lamiaceae). — Phytologia Balcanica. 11(1): 79–88.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 1981. Об особенностях распространения гинодиэзии в семействе губоцветных. — Биол. науки. 9: 69–73.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. — Бот. журн. 70 (10): 1289–1301.

- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2013. Половой полиморфизм некоторых степных растений Центрально-Черноземного заповедника. — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 2: 11–18.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2019. О половом полиморфизме в роде *Nepeta* L. — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 1: 12–20.
<https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-1-12-20>
- [Fedorov, Artyushenko] Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- [Godin] Годин В.Н. 2009. Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в связи с половой дифференциацией. — Бот. журн. 94 (12): 1784–1790.
- [Godin] Годин В.Н. 2014. Половая структура ценопопуляций *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в Кузнецком нагорье. — Растительный мир Азиатской России. 3 (15): 39–43.
- [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэции в системе APG IV. — Бот. журн. 104 (5): 345–356.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- [Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — Бот. журн. 105 (3): 236–252.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Huck R.B. 1992. Overview of pollination biology in the Labiatae. — In: Harley R.M., Reynolds T. (eds.). *Advances in Labiate science*. Kew. P. 167–181.
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- [Kochkareva] Кочкарева Т.Ф. 1986. Род 739. Котовник — *Nepeta* L. — В кн.: Флора Таджикской ССР. Т. 8. Л. С. 104–142.
- Kokkini S., Babalonas D. 1982. Morphological variation in *Nepeta nuda* L. — Fedd. Repert. 93 (1–2): 71–76.
<https://doi.org/10.1002/fedr.19820930110>
- Lloyd D.G. 1976. The transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms. — Theor. Popul. Biol. 9 (3): 299–316.
[https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90050-2](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90050-2)
- Lloyd D.G., Webb C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. — N. Z. J. Bot. 24 (1): 135–162.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1986.10409725>
- Maurice S., Charlesworth D., Desfeux C., Couvet D., Gouyon P.-H. 1993. Evolution of gender in hermaphrodites of gynodioecious populations with nucleo-cytoplasmic male-sterility. — Proc. R. Soc. Lond. B. 251 (1332): 253–261.
<https://doi.org/10.2307/49859>
- Meehan T. 1889. On Gyno-Dioecious Labiatae. — Bull. Torr. Bot. Club 16 (2): 49–51.
<https://doi.org/10.2307/2476539>
- Moon H.-K. 2021. Confirmation of distyly in *Perovskia* and floral dimorphism of *P. abrotanoides* (Salvinae: Lamiaceae). — Flora. 283. 151905.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151905>
- Owens S.J., Uberta-Jiménez J.L. 1992. Breeding systems in Labiatae. — In: *Advances in Labiate science*. Kew. P. 257–280.
- [Poyarkova] Пояркова А.И. 1954. Род 1254. Котовник — *Nepeta* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 20. С. 286–437.
- Ronse de Craene L.P. 2010. *Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution*. Cambridge University Press. 441 p.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 4th edition. New York. 937 p.
- Webb C.J. 1979. Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand apoid Umbelliferae. — Evolution. 33 (2): 662–672.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1979.tb04719.x>
- Webb C.J. 1981. Test of a model predicting equilibrium frequencies of females in populations of gynodioecious angiosperms. — Heredity. 46 (3): 397–405.
<https://doi.org/10.1038/hdy.1981.48>

GYNODIOECY IN *NEPETA GONTSCCHAROVII* (LAMIACEAE)

V. N. Godin^{a, #}, A. Yu. Astashenkov^a, and V. A. Cheryomushkina^a

^aCentral Siberian Botanical Garden SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

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

Gynodioecy is described for the first time in *Nepeta gontscharovii*, an endemic herbaceous polycarpic plant from the Hissar Darvaz mountains (Tajikistan). *N. gontscharovii* forms the flowers of two types: perfect and pistillate, on different plants. Both types of flowers are median zygomorphic, tetracyclic, and heteromeric: pentamerous in the perianth, tetramerous in the androecium, and dimerous in the gynoecium. The stamens in pistillate flowers have transformed into staminodes. We have observed that the values of the vast majority of the studied morphological traits in perfect flowers are larger than in the pistillate ones. Three criteria have been identified which allow to distinguish reliably the flowers of different sexual forms: the size of flowers and their parts, the ratio of the length of corolla tube and calyx, and the position of anthers. The perfect flowers are characterized by pronounced protandry. According to the determined pollen/ovules ratio (from 1286 to 1657), *N. gontscharovii* is to be considered as a facultative xenogamous species. Females were rare (6.6%) in the studied population. We discuss the presence and distribution of gynodioecy within the genus *Nepeta* and section *Macronepeta* and its adaptive significance for the *N. gontscharovii* population.

Keywords: gynodioecy, *Nepeta gontscharovii*, sex ratio

ACKNOWLEDGEMENTS

The work is carried out within the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS № AAAA-A21-121011290026-9.

REFERENCES

- Barrett S.C.H., Wilken D.H., Cole W.W. 2000. Heterostyly in the Lamiaceae: the case of *Salvia brandegeei*. — Plant Syst. Evol. 223 (3–4): 211–219.
<https://doi.org/10.1007/BF00985280>
- Budantsev A.L. 1993. A synopsis of the genus *Nepeta* (Lamiaceae). — Bot. Zhurn. 78 (1): 93–107 (In Russ.).
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — Evolution. 31 (1): 32–46.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
- Daskalova T. 2005. Polygamy in some species of *Nepeta* (Lamiaceae). — Phytologia Balcanica. 11 (1): 79–88.
- Demyanova E.I. 1981. About the features of the extent of gynodioecy in Lamiaceae. — Biol. Nauki. 9: 69–73 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 70 (10): 1289–1301 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2013. Sexual polymorphism of some steppe plants of Central Chernozymnii Reserve. — Bulletin of Perm University. Biology. 2: 11–18 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2019. Concerning sexual polymorphism in *Nepeta* L. — Bulletin of Perm University. Biology. 1: 12–20 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-1-12-20>
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Godin V.N. 2009. Flower morphology of *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) in the context of their sex differentiation. — Bot. Zhurn. 94 (12): 1784–1790 (In Russ.).
- Godin V.N. 2014. Sexual structure of coenopopulations of *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) in Kuznetsk Highland. — Flora and Vegetation of Asian Russia. 3 (15): 39–43 (In Russ.).
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — Bot. Zhurn. 104 (5): 345–356 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 105 (3): 236–252 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Huck R.B. 1992. Overview of pollination biology in the Labiatae. — In: Advances in Labiate science. Kew. P. 167–181.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Kochkareva T.F. 1986. Genus 739. *Nepeta* L. — In: Flora Tadzhikskoy SSR. Leningrad. P. 104–142 (In Russ.).
- Kokkini S., Babalonas D. 1982. Morphological variation in *Nepeta nuda* L. — Fedd. Repert. 93 (1–2): 71–76.
<https://doi.org/10.1002/fedr.19820930110>
- Lloyd D.G. 1976. The transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms. — Theor. Popul. Biol. 9 (3): 299–316.
[https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90050-2](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90050-2)
- Lloyd D.G., Webb C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. — N. Z. J. Bot. 24 (1): 135–162.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1986.10409725>
- Maurice S., Charlesworth D., Desfeux C., Couvet D., Gouyon P.-H. 1993. Evolution of gender in hermaphrodites of gynodioecious populations with nucleo-cytoplasmic male-sterility. — Proc. R. Soc. Lond. B. 251 (1332): 253–261.
<https://doi.org/10.2307/49859>
- Meehan T. 1889. On Gyno-Dioecious Labiatae. — Bull. Torr. Bot. Club 16 (2): 49–51.
<https://doi.org/10.2307/2476539>
- Moon H.-K. 2021. Confirmation of distyly in *Perovskia* and floral dimorphism of *P. abrotanoides* (Salviinae: Lamiaceae). — Flora. 283. 151905.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151905>
- Owens S.J., Uberta-Jiménez J.L. 1992. Breeding systems in Labiatae. — In: Advances in Labiate science. Kew. P. 257–280.
- Poyarkova A.I. 1954. Genus 1254. *Nepeta* L. — In: Flora USSR. Vol. 20. Moscow–Leningrad. P. 286–437.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Webb C.J. 1979. Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand apioid Umbelliferae. — Evolution. 33 (2): 662–672.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1979.tb04719.x>
- Webb C.J. 1981. Test of a model predicting equilibrium frequencies of females in populations of gynodioecious angiosperms. — Heredity. 46 (3): 397–405.
<https://doi.org/10.1038/hdy.1981.48>