

СООБЩЕНИЯ

ГИНОДИЭЦИЯ *THYMUS PANNONICUS* (LAMIACEAE)
В АЛТАЙСКОМ КРАЕ

© 2024 г. Н. И. Гордеева^{1,*}, Е. К. Комаревцева^{1,**}

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

**e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.04.2024 г.

Получена после доработки 04.09.2024 г.

Принята к публикации 08.10.2024 г.

Изучена гинодиэция у *Thymus pannonicus* All. в 5 ценопопуляциях в степных и остепненных луговых сообществах Алтайского края. В ценопопуляции 1 установлены статистически значимые различия по длине нижних тычинок и стаминодиев и их пыльников (в стаминодиях пыльники могут отсутствовать) между обоеполыми и пестичными цветками ($p < 0.05$). Обнаружено, что 11% женских особей в этой ценопопуляции формируют исключительно цветки с короткими стаминодиями 0.1–0.3 мм дл. без пыльников. Выявлен высокий коэффициент вариации размеров стаминодиев у пестичных цветков: 44.2 и 42.7% (соответственно, для длины стаминодиев и стерильных пыльников) и низкий коэффициент вариации размеров тычинок у обоеполых цветков: 7.8 и 3.1% (соответственно, для длины тычинок и пыльников). Во всех 5 исследованных ценопопуляциях женские особи составляют подавляющее большинство: 69–90% от всех генеративных особей. Анализ собственных исследований и литературных данных показывает, что для *T. pannonicus* характерна высокая частота встречаемости женских особей в степных и лесостепных местообитаниях как в европейской, так и азиатской частях ареала вида: от 38 до 90%.

Ключевые слова: *Thymus pannonicus* All., гинодиэция, соотношение половых форм особей, ценопопуляция

DOI: 10.31857/S0006813624100041, EDN: OLCJYU

Для многих видов рода *Thymus* L. (Lamiaceae) характерна гинодиэция – система размножения, при которой в популяциях совместно произрастают особи с обоеполыми цветками (гермафродитные особи) и особи с пестичными цветками (женские особи) (Darwin, 1877; Dem'yanova, 1985; Gogina, 1990; Manicacci et al., 1998; Godin, 2011, 2020). По литературным данным во флоре Азиатской России 17 видов (31%) *Thymus* из 55 относятся к гинодиэчным видам (Godin, 2011; Doron'kin, 2012). Основные вопросы при исследовании гинодиэции в настоящее время – возникновение, поддержание и распространение женских особей в популяциях. Известно, что встречаемость женских особей в популяциях одного вида в разных местообитаниях может значительно различаться: либо быть относительно постоянной, либо варьировать в широком диапа-

зоне от 0 до 90% (Dommée et al., 1978; Dem'yanova, Ronomarev, 1979; Bailey, Delph, 2007). К настоящему времени выявлены две главные генетические системы, лежащие в основе возникновения гинодиэции, которые связаны с генами, вызывающими мужскую стерильность: 1) мутации ядерных генов и 2) мутации митохондриальных и хлоропластных генов (гены цитоплазматической мужской стерильности) (Couvet et al., 1990, 1998; Charlesworth, Laporte, 1998; Chase, 2007; Dufay, Billard, 2012). Гены мужской стерильности нарушают процесс образования пыльников с фертильной пылью, в результате чего формируются пестичные цветки. Исследованиями показано, что гены цитоплазматической мужской стерильности могут взаимодействовать с ядерными генами-реставраторами, что приводит к восстановлению мужской функции, т. е. производству

фертильной пыльцы и, соответственно, формированию обоеполого цветка (Couvret et al., 1990, 1998; Chase, 2007). Один из основных механизмов, позволяющих женским особям сохраняться в популяциях, — их более высокая семенная продуктивность по сравнению с гермафродитными особями (так называемая женская компенсация), что наблюдается у ряда гинодиэцичных видов: *Origanum vulgare* L., *Thymus vulgaris* L. (Lamiaceae); *Geranium asiaticum* Serg., *G. maculatum* L. (Geraniaceae); *Silene vulgaris* (Moench) Garcke (Caryophyllaceae) (Darwin, 1877; Charlesworth, Charlesworth, 1978; McCauley, Brock, 1998; Chang, 2006; Dufay, Billard, 2012; Gordeeva, 2022). Следует отметить, что любой фактор, влияющий на приспособленность женских особей, может способствовать их сохранению в популяции (Dufay, Billard, 2012). Например, установлено, что в условиях с низким содержанием минеральных веществ в субстрате преимущество получают женские особи *Geranium sylvaticum* L. (Asikainen, Mutikainen, 2005). Обнаружено, что на поддержание женских особей *Silene vulgaris* оказывает влияние значительная инбредная депрессия гермафродитных особей вида (Glaettli, Goudet, 2006).

К гинодиэцичным видам *Thymus* относится евроазиатский *Thymus pannonicus* All. (= *Thymus marschallianus* Willd.). Половая дифференциация вида исследована, в основном, в популяциях европейской части ареала (Zlobina, 1967; Dem'yanova, Ponomarev, 1979; Gogina, 1990; Gordeeva, Pshenichkina, 2013; Dem'yanova, 2016a, b). Установлено, что пестичные цветки *T. pannonicus* отличаются меньшими размерами венчика по сравнению с обоеполыми цветками; тычинки пестичных цветков недоразвиты и представлены стаминодиями, иногда очень короткими, полностью без пыльников (Zlobina, 1967; Gogina, 1990). Женские особи имеют более высокую семенную продуктивность по сравнению с гермафродитными (Gordeeva, Pshenichkina, 2013; Dem'yanova, 2016b). В разных местообитаниях европейской части ареала вида доля женских особей в популяциях варьирует от 38 до 76% (Zlobina, 1967; Dem'yanova, 2016a).

Цель работы — выявление особенностей гинодиэции *Thymus pannonicus* в Алтайском крае. Для этого проведен анализ варьирования частей андроеца в цветках разных половых форм особей и соотношения женских и гермафродитных особей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Thymus pannonicus — неподвижный полукустарничек с несколькими или многочисленными моно- и дициклическими генеративными побегами. Взрослое растение представляет собой первичный куст или компактный клон, состоящий из первичного куста и близко расположенных парциальных кустов (Kolegova et al., 2013). Ареал вида — Восточная и Южная Европа, Северный Кавказ, Западная и Средняя Сибирь, Средняя Азия (Klokov, 1954; Doron'kin, 1997). Вид произрастает в луговых, настоящих равнинных и горных степях (Klokov, 1954; Doron'kin, 1997). Соцветие *T. pannonicus* представляет собой открытый тирс с несколькими супротивно расположенными дихазиями, в которых оси более высоких порядков ветвятся по типу монохазия (Gordeeva, Pshenichkina, 2013). Размножение *T. pannonicus* происходит семенами (Kolegova et al., 2013).

Исследования проведены в 5 ценопопуляциях *T. pannonicus* в степных и остепненных луговых сообществах Алтайского края в 2023 г.

1. Злаково-разнотравная луговая степь, по обочине дороги (53°18'17.8" с.ш.; 80°57'30.8" в.д.): общее проективное покрытие фитоценоза составляет (ОПП) 60%, проективное покрытие (ПП) *T. pannonicus* 30% (доминанты фитоценоза: *T. pannonicus*, *Stipa pennata* subsp. *zalesskii* (Wilensky) Freitag, *Artemisia glauca* Krylov, *Helictotrichon desertorum* subsp. *altaicum* (Tzvelev) Holub).

2. Злаково-разнотравная луговая степь, по обочине дороги (53°18'29.5" с.ш.; 80°58'06.1" в.д.): ОПП 80%, ПП *T. pannonicus* 30% (доминанты: *T. pannonicus*, *Stipa capillata* L., *Helictotrichon desertorum* subsp. *altaicum*, *Peucedanum morisonii* Besser ex Schult.).

3. Разнотравно-злаковый остепненный луг на опушке сосняка (52°55'49.9" с.ш.; 81°07'19.3" в.д.): ОПП 60%, ПП *T. pannonicus* 3%. (доминанты: *Poa angustifolia* L., *Bromus inermis* Leyss., *Gelasia ensifolia* (M.Bieb.) Zaika, Sukhor. & N.Kilian, *Fragaria viridis* Weston).

4. Закустаренная разнотравно-злаковая луговая степь (50°49'49.7" с.ш.; 82°10'02.4" в.д.): ОПП 70%, ПП *T. pannonicus* 8%. (доминанты: *Caragana frutex* (L.) K.Koch, *Stipa pennata* subsp. *zalesskii*, *Sibbaldianthe bifurca* (L.) Kurtto & T.Erikss., *T. pannonicus*, *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin).

5. Выпасаемый закустаренный злаково-разнотравный луг (50°51'08.5" с.ш.; 82°09'28.1" в.д.): ОПП 80%, ПП *T. pannonicus* 5% (доминанты: *Caragana frutex* (L.) K.Koch, *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult., *Medicago falcata* L., *Fragaria viridis* Weston, *Spiraea hypericifolia* L.).

Для определения степени развития андроеца у особей *T. pannonicus* исследовали варьирование длины тычинок у обоеполых цветков и стаминодиев у пестичных цветков. Изучение проводили в период массового цветения растений в ценопопуляции ЦП1. Обоеполые цветки протандричные. Андроец обоеполого цветка представлен двумя парами тычинок: коротких верхних и длинных нижних, пыльники содержат визуально хорошо различимую пыльцу. Андроец пестичного цветка представлен стаминодиями, которые имеют короткие стерильные пыльники без пыльцы или пыльники отсутствуют полностью. Выбраны два морфометрических параметра андроеца: длина нижней тычинки или стаминодия (тычиночная нить вместе с пыльником) и длина пыльника или стерильного пыльника. Выбор этих параметров обусловлен тем, что нижние тычинки цветков более длинные и удоб-

нее для учета. Измерение параметров проводили с помощью бинокля МБС-1 при увеличении 8×2 . Выборка составляла 101 особь: 11 гермафродитных (все обнаруженные особи этой половой формы в выборке) и 90 женских особей. У каждой особи исследовали по 5–10 цветков (всего около 700 цветков). Просматривались полностью раскрытые цветки, расположенные в средней части соцветия на оси главного порядка у нескольких генеративных побегов каждой особи. Данные по цветкам одной особи усреднялись. Для анализа вариабельности длины тычинок и стаминодиев мы разделили исследуемую выборку особей по этому показателю на 10 групп с шагом 0.2 мм (рис. 1). Степень варьирования размеров тычинок и стаминодиев у разных типов цветков определяли с использованием коэффициента вариации C_v , % (отношение стандартного отклонения к среднему значению признака). Статистическую значимость различий морфометрических параметров оценивали по t-критерию Стьюдента ($p < 0.05$) (Zaitsev, 1991).

Половую структуру (соотношение половых форм особей) *T. pannonicus* определяли путем подсчета гермафродитных и женских осо-

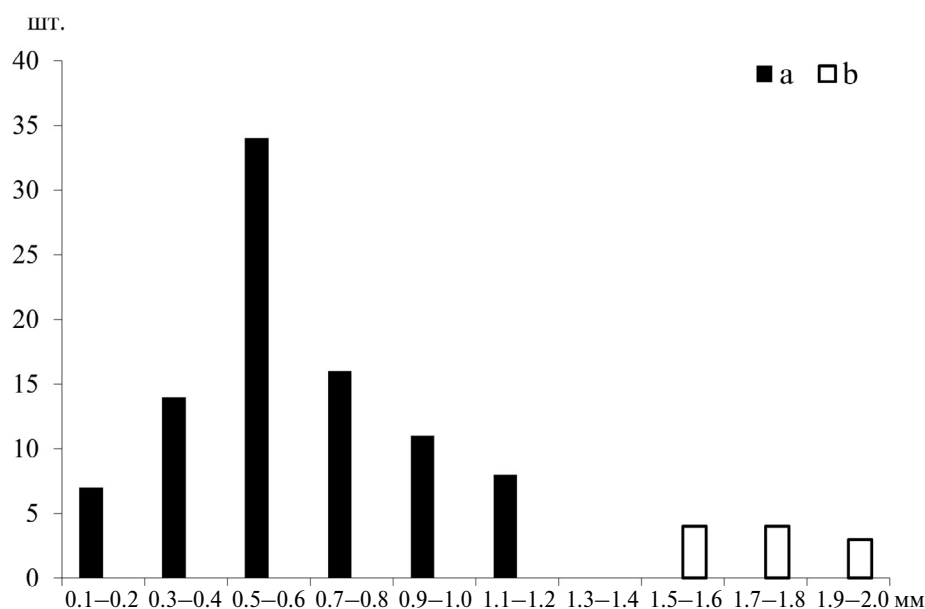


Рис. 1. Распределение особей *Thymus pannonicus* по признаку длины стаминодиев и тычинок. Вертикальная ось — число особей, шт.; горизонтальная ось — длина нижних стаминодиев или тычинок, мм.
а — женские особи; б — гермафродитные особи

Fig. 1. Distribution of individuals of *Thymus pannonicus* according to the length of staminodes and stamens. Vertical axis — number of individuals, pcs; horizontal axis — length of lower staminodes or stamens, mm.
a — females; b — hermaphrodites.

бей в исследуемых ценопопуляциях (Asikainen, Mutikainen, 2003). Для этого в 5 ценопопуляциях в начале массового цветения растений подсчитывали все генеративные особи на площадях размером от 40 до 500 м², которые в зависимости от проективного покрытия *T. pannonicus* в отдельных сообществах разбивали на трансекты шириной от 1 до 2 м. Счетной единицей был первичный куст или компактный клон генеративных особей; число учитываемых особей в разных ценопопуляциях составило 106–227 ед.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение морфометрических параметров частей андроеца у разных половых форм *Thymus pannonicus* в ценопопуляции 1 показало статистически значимые различия по длине нижних тычинок и стаминодиев и их пыльников между обоеполыми и пестичными цветками (табл. 1). Обнаружено, что 11% женских особей выборки имеют цветки с очень короткими стаминодиями 0.1–0.3 мм длиной, у которых полностью отсутствуют пыльники. Все особи выборки отличались между собой значительной вариабельностью по длине тычинок обоеполых цветков и стаминодиев пестичных цветков. При анализе варьирования особей по параметрам тычинок и стаминодиев цветков женские особи были распределены на 6 групп, а гермафродитные только на 3 группы (см. рис. 1). Наибольшая часть женских особей (38% от женских особей выборки) имела диапазон длины стаминодиев цветков 0.5–0.6 мм; меньше всего особей с самыми короткими (4% от жен-

ских особей) и самыми длинными стаминодиями (6% от женских особей). Параметры длины тычинок у обоеполых цветков изменялись в значительно меньшем диапазоне по сравнению с пестичными (см. рис. 1). Использование коэффициента вариации позволило выявить сильную вариабельность длины стаминодиев и стерильных пыльников у пестичных цветков (44.2 и 42.7%) и низкую вариабельность длины тычинок и пыльников у обоеполых цветков (7.8 и 3.1%) (см. табл. 1).

Исследование половой структуры *T. pannonicus* показало, что женские особи составляют подавляющее большинство во всех 5 изученных ценопопуляциях в Алтайском крае: 69–90% (табл. 2). Высокая частота женских особей обнаружена как в местообитаниях, в которых вид доминирует и содоминирует (в ЦП1, ЦП2 и ЦП4 проективное покрытие вида составляет 8–30%), так и в местообитаниях с небольшим проективным покрытием вида (в ЦП3 и ЦП5 проективное покрытие вида 3 и 5%). Анализ половой структуры *T. pannonicus* из европейской части ареала по данным Е.И. Демьяновой (Dem'yanova, 2016a) также показывает большую долю женских особей: от 38 до 75% от всех генеративных особей. Это позволяет сделать вывод, что для *T. pannonicus* характерна высокая встречаемость женских особей (до 90% от всех генеративных особей) в степных и лесостепных местообитаниях как в европейской, так и азиатской частях ареала вида.

Анализ литературных и собственных данных позволяет предположить, что высокая встречаемость женских особей *T. pannonicus* в природных

Таблица 1. Морфометрические параметры тычинок обоеполых цветков и стаминодиев пестичных цветков *Thymus pannonicus*

Table 1. Morphometric parameters of stamens in bisexual flowers and of staminodes in pistillate flowers of *Thymus pannonicus*

Признак, мм Traits, mm	Тип цветка Type of flower	Min–Max	$M \pm m$	C_v , %
Длина нижней тычинки / стаминодия* (Length of lower stamen / staminode)*	1	1.60–2.00	1.85 ± 0.043	7.8
	2	0.10–1.30	0.63 ± 0.029	44.2
Длина пыльника нижней тычинки / стаминодия* (Length of anther of lower stamen / staminode)*	1	0.39–0.41	0.39 ± 0.004	3.1
	2	0.00–0.35	0.22 ± 0.010	42.7

Примечание. Тип цветка: 1 – обоеполый, 2 – пестичный. Min–Max – минимальное и максимальное значение признака, $M \pm m$ – среднее значение и ошибка среднего, C_v – коэффициент вариации. * – различия статистически значимы ($p < 0.05$).

Note. Type of flower: 1 – bisexual, 2 – pistillate. Min–Max – minimum and maximum values of traits, $M \pm m$ – mean and error of mean, C_v – coefficient of variation. * – statistically significant differences ($p < 0.05$).

популяциях обусловлена, в первую очередь, более высокой семенной продуктивностью женских особей по сравнению с гермафродитными особями (Gordeeva, Pshenichkina, 2013; Dem'yanova, 2016a, b). Нами обнаружено доминирование и содоминирование вида в нарушенных местообитаниях по обочинам дорог (ЦП1 и ЦП2), в которых женские особи составляют подавляющее большинство. Возможно, особенности системы размножения *T. pannonicus*, такие как более высокая семенная продуктивность женских особей, могут способствовать распространению и закреплению в биотопе этого вида при подходящих эколого-ценотических условиях, например, связанных с антропогенными нарушениями (обочины дорог).

В литературе давно обсуждаются механизмы поддержания гинодиэции. Один из главных — более высокая семенная продуктивность у женских особей по сравнению с гермафродитными. Однако наличие только женской компенсации не может объяснить все разнообразие частот женских особей в популяциях гинодиэционных видов (Charlesworth, Laporte, 1998; Couvet et al., 1998; Bailey, Delph, 2007; Mollion et al., 2018). Среди видов *Thymus* наиболее детально исследована гинодиэция средиземноморского *Thymus vulgaris*, который размножается исключительно семенами и характеризуется более высокой семенной продуктивностью женских особей (Gogina, 1990; Couvet et al., 1990; Charlesworth, Laporte, 1998). J.D. Thompson et al. (2002) обнаружили, что ширина отгиба венчика у пестичных цветков коррелирует со степенью недоразвития их стаминодиев. Так, наименьшая ширина отгиба венчика отмечалась у пестичных цветков без стерильных пыльников, наибольшая ширина — у пестичных цветков со стерильными пыльниками; при этом, ни один из типов пестичных цветков не производил жизнеспособной пыльцы (Thompson et al., 2002). Эти различия обусловлены генетическими причинами: взаимодействием генов цитоплазматической мужской стерильности и ядерных генов-восстановителей (Frank, 1989; Couvet et al., 1990; Charlesworth, Laporte, 1998; Thompson et al., 2002; Chase, 2007). Ядерно-цитоплазматические взаимодействия генов также, возможно, влияют на частоты женских особей *T. vulgaris* в естественных популяциях вида, что проявляется в варьировании их встречаемости в разных местообитаниях от 5 до 95% (Dommée et al., 1978; Couvet et al.,

Таблица 2. Встречаемость женских особей *Thymus pannonicus* в ценопопуляциях Алтайского края

Table 2. Frequency of females of *Thymus pannonicus* in populations of the Altai Territory

ЦП CP	Женские особи, шт. (%) Females, pcs (%)	Генеративные особи, шт. Generative individuals, pcs
1	97 (90%)	108
2	86 (81%)	106
3	94 (69%)	137
4	201 (89%)	227
5	134 (71%)	188

Примечание. ЦП — ценопопуляция. В скобках — % от общего числа генеративных особей.

Note. CP — population. In parentheses — % of the total number of generative individuals.

1990; 1998; Belhassen et al., 1991). Высокая частота встречаемости женских особей *T. vulgaris* в этом случае обусловлена процессом эффекта основателя, при котором в небольших популяциях вида происходит накопление в поколениях частот генов цитоплазматической мужской стерильности (а следовательно, увеличение числа женских особей); накопление совершается до тех пор, пока в популяциях не возникают вследствие мутации и/или миграции ядерные гены-восстановители и происходит снижение числа женских особей (Couvet et al., 1998; Bailey, Delph, 2007).

Наши исследования выявили заметную вариабельность длины стаминодиев и стерильных пыльников у пестичных цветков *T. pannonicus*. Степень недоразвитости стаминодиев может сильно варьировать от наличия стерильных пыльников у одних женских особей до их полного отсутствия у других. Мы предполагаем, что высокая частота нарушений в развитии андроеца у особей *T. pannonicus*, т. е. разная степень редукции тычинок, связана с действием цитоплазматических генов мужской стерильности и ядерных генов-восстановителей.

Для выяснения механизмов поддержания гинодиэции на молекулярно-генетическом уровне *T. vulgaris* M. Mollion et al. (2018) исследовали полногеномное нуклеотидное разнообразие с помощью секвенирования транскриптома. В результате установлено значительное генетическое разнообразие нуклеотидов в ядерном геноме, но сниженное разнообразие и избы-

ток редко встречающихся полиморфизмов нуклеотидов в цитоплазматическом (хлоропластном и митохондриальном) геноме. M. Mollion et al. (2018) предположили, что новые гены цитоплазматической мужской стерильности и соответствующие им ядерные гены-восстановители регулярно проникают в популяции *T. vulgaris* посредством мутации и/или миграции и закрепляются в ней. В будущем необходимы дальнейшие молекулярно-генетические исследования такой системы размножения как гинодиэция. Особый интерес в этом отношении представляют виды *Thymus*, так как гинодиэция в этом роде, по предположению D. Manicacci et al. (1998), может быть не столько переходной стадией в эволюции к двудомности, а стабильной половой системой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При исследовании гинодиэции *Thymus rannonicus* установлены статистически значимые различия по длине нижних тычинок и стаминодиев и их пыльников между обоеполыми и пестичными цветками. Диапазон длины стаминодиев у пестичных цветков составляет 0.1–1.2 мм; для тычинок обоеполых цветков 1.5–2.0 мм; диапазон длины пыльников 0.00–0.35 мм и 0.39–0.41 мм, соответственно для пестичных и обоеполых цветков. 11% женских особей ценопопуляции 1 формируют только цветки с короткими стаминодиями 0.1–0.3 мм дл. без пыльников. Обнаружена высокая вариабельность длины стаминодиев и стерильных пыльников пестичных цветков: коэффициент вариации составляет 44.2 и 42.7%, соответственно, для стаминодиев и пыльников. Вариабельность длины тычинок и фертильных пыльников у обоеполых цветков значительно ниже: коэффициент вариации составляет 7.8 и 3.1%, соответственно, для тычинок и пыльников.

Исследование соотношения половых форм особей *T. rannonicus* в ценопопуляциях показало, что женские особи составляют подавляющее большинство во всех 5 изученных местообитаниях Алтайского края: 69–90% от всех генеративных особей. Анализ собственных и литературных данных позволяет сделать вывод, что для *T. rannonicus* характерна высокая частота встречаемости женских особей в степных и лесостепных местообитаниях как в европейской, так и азиатской частях ареала вида: от 38 до 90%.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). — American Journal of Botany. 90(2): 226–234. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226>
- Asikainen E., Mutikainen P. 2005. Pollen and resource limitation in a gynodioecious species. — American Journal of Botany. 92(3): 487–494. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.3.487>
- Bailey M.F., Delph L.F. 2007. A field guide to models of sex-ratio evolution in gynodioecious species. — Oikos. 116(10): 1609–1617. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15315.x>
- Belhassen E., Dommée B., Atlan A., Gouyon P.H., Pomette D., Assouad M.W., Couvet D. 1991. Complex determination of male sterility in *Thymus vulgaris* L.: genetic and molecular analysis. — Theoretical and Applied Genetics. 82(2): 137–143. <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/BF00226204.pdf>
- Chang S.M. 2006. Female compensation through the quantity and quality of progeny in a gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). — American Journal of Botany. 93(2): 263–270. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.2.263>
- Charlesworth D., Laporte V. 1998. The male-sterility polymorphism of *Silene vulgaris*: analysis of genetic data from two populations and comparison with *Thymus vulgaris*. — Genetics. 150(3): 1267–1282. <https://doi.org/10.1093/genetics/150.3.1267>
- Chase C.D. 2007. Cytoplasmic male sterility: a window to the world of plant mitochondrial–nuclear interactions. — TRENDS in Genetics. 23(2): 81–90. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2006.12.004>
- Couvet D., Atlan A., Belhassen E., Gliddon C., Gouyon P.H., Kjellberg F. 1990. Co-evolution between two symbionts: the case of cytoplasmic male-sterility in higher plants. — Oxford surveys in evolutionary biology. 7: 225–249.
- Couvet D., Ronce O., Gliddon C. 1998. The maintenance of nucleocytoplasmic polymorphism in a metapopulation: the case of gynodioecy. — The American Naturalist. 152(1): 59–70. <https://doi.org/10.1086/286149>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. D. Appleton.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — Бот. журн. 70(10): 1289–1301.

- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2016a. Половая структура популяций некоторых гинодиэичных видов *Thymus* L. (Lamiaceae). — Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 2: 96–101.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2016b. К изучению гинодиэции у тимьянов (*Thymus* L., Lamiaceae). — Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 3: 193–204.
- [Dem'yanova, Ponomarev] Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. 1979. Половая структура природных популяций гинодиэичных и двудомных растений лесостепи Зауралья. — Бот. журн. 64(7): 1017–1024.
- Dommeé B., Assouad M.W., Valdeyron G. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. — Botanical Journal of the Linnean Society. 77(1): 17–28. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01369.x>
- [Doron'kin] Доронькин В.М. 1997. *Thymus* L. — тимьян, богородская трава. Флора Сибири. *Pyrolaceae-Lamiaceae* (Labiatae). Новосибирск. Т. 11. С. 205–220.
- [Doron'kin] Доронькин В.М. 2012. Семейство Lamiaceae Martinov или Labiatae Juss. Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения. Новосибирск. С. 413–428.
- Dufay M., Billard E. 2012. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. — Annals of Botany. 109(3): 505–519. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr062>
- Frank S.A. 1989. The evolutionary dynamics of cytoplasmic male sterility. — The American Naturalist. 133(3): 345–376. <https://doi.org/10.1086/284923>
- Glaettli M., Goudet J. 2006. Variation in the intensity of inbreeding depression among successive life-cycle stages and generations in gynodioecious *Silene vulgaris* (Caryophyllaceae). — Journal of Evolutionary Biology. 19(6): 1995–2005. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01147.x>
- [Godin] Годин В.Н. 2011. Половой полиморфизм видов растений подкласса LAMIAEAE в Сибири. Обзор литературы. — Растительный мир Азиатской России. 2(8): 49–53.
- [Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — Бот. журн. 105(3): 236–252. DOI: 10.31857/S0006813620030023.
- [Gogina] Гогина Е.Е. 1990. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М. 208 с.
- [Gordeeva, Pshenichkina] Гордеева Н.И., Пшеничкина Ю.А. 2013. Особенности половой дифференциации *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) в условиях лесостепи Новосибирской области. — Раст. ресурсы. 49(3): 297–303.
- Gordeeva N.I. 2022. Mating systems and seed reproduction in gynodioecious *Geranium asiaticum* (Geraniaceae). — Dokl. Biol. Sciences. 506: 179–183. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050039>
- [Klokov] Клоков М.В. 1954. Род *Thymus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 21. М.; Л. С. 470–591.
- [Kolegova et al.] Колегова Е.Б., Черёмушкина В.А., Макунина Н.И., Быструшкин А.Г. 2013. Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляции *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) на Южном Урале и на Алтае. — Раст. ресурсы. 49(3): 341–352.
- Manicacci D., Atlan A., Elena Rossello J.A., Couvet D. 1998. Gynodioecy and reproductive trait variation in three *Thymus* species (Lamiaceae). — International Journal of Plant Sciences. 159(6): 948–957. <https://doi.org/10.1086/314085>
- McCauley D.E., Brock M.T. 1998. Frequency-dependent fitness in *Silene vulgaris*, a gynodioecious plant. — Evolution 52(1): 30–36. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb05135.x>
- Mollion M., Ehlers B.K., Figuet E., Santoni S., Lenormand T., Maurice S., Galtier N., Bataillon T. 2018. Patterns of genome-wide nucleotide diversity in the gynodioecious plant *Thymus vulgaris* are compatible with recent sweeps of cytoplasmic genes. — Genome Biology and Evolution. 10(1): 239–248. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx272>
- Thompson J.D., Rolland A.G., Prugnolle F. 2002. Genetic variation for sexual dimorphism in flower size within and between populations of gynodioecious *Thymus vulgaris*. — Journal of Evolutionary Biology. 15(3): 362–372. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00407.x>
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1991. Математический анализ биологических данных. М. 184 с.
- [Zlobina] Злобина Л.М. 1967. Цветение и плодоношение тимьяна (*Thymus marschallianus* Willd.). Ботаника. Исследования. Белорусское отделение ВБО. Минск. Вып. 6. С. 111–117.

GYNODIOECY OF *THYMUS PANNONICUS* (LAMIACEAE) IN THE ALTAI TERRITORY

N. I. Gordeeva^{1,*}, E. K. Komarevceva^{1,**}

¹Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

*e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

**e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

The research of gynodioecy of *Thymus pannonicus* All. was conducted in 5 populations (CPs) in steppe and meadow-steppe communities of the Altai Territory. Statistically significant differences between bisexual and pistillate flowers in the length of lower stamens or staminodes and their anthers ($p < 0.05$) were revealed in the population CP1. The range of staminode length in pistillate flowers is 0.1–1.2 mm; the range of stamen length in bisexual flowers is 1.5–2.0 mm; the range of anthers length was 0.00–0.35 mm and 0.39–0.41 mm, respectively, for pistillate and bisexual flowers. 11% of females in the sample develop exclusively flowers with small (0.1–0.3 mm long) staminodes without anthers. A high coefficient of variation of staminode parameters in the females was detected: 44.2 and 42.7% (for staminodes and anthers, respectively), and a low coefficient of variation of stamen parameters in hermaphrodites: 7.8 and 3.1% (for stamens and anthers, respectively). A high frequency of androecium developmental disorders may indicate the instability of the genome of *T. pannonicus*. The females were found to make a prevailing majority in all 5 studied coenopopulations of the Altai Territory: 69–90% of all generative individuals. In general, *T. pannonicus* is characterized by a high frequency of females in steppe and forest-steppe habitats in both the European and Asian parts of the species range: 38–90%.

Keywords: *Thymus pannonicus* All., gynodioecy, sex ratio, population

ACKNOWLEDGEMENTS

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

REFERENCES

- Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). — American Journal of Botany. 90(2): 226–234.
<https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226>
- Asikainen E., Mutikainen P. 2005. Pollen and resource limitation in a gynodioecious species. — American Journal of Botany. 92(3): 487–494.
<https://doi.org/10.3732/ajb.92.3.487>
- Bailey M.F., Delph L.F. 2007. A field guide to models of sex-ratio evolution in gynodioecious species. — Oikos. 116(10): 1609–1617.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15315.x>
- Belhassen E., Dommée B., Atlan A., Gouyon P.H., Pomente D., Assouad M.W., Couvet D. 1991. Complex determination of male sterility in *Thymus vulgaris* L.: genetic and molecular analysis. — Theoretical and Applied Genetics. 82(2): 137–143.
<https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/BF00226204.pdf>
- Charlesworth D., Laporte V. 1998. The male-sterility polymorphism of *Silene vulgaris*: analysis of genetic data from two populations and comparison with *Thymus vulgaris* — Genetics. 150(3): 1267–1282.
<https://doi.org/10.1093/genetics/150.3.1267>
- Chase C.D. 2007. Cytoplasmic male sterility: a window to the world of plant mitochondrial–nuclear interactions. — TRENDS in Genetics. 23(2): 81–90.
<https://doi.org/10.1016/j.tig.2006.12.004>
- Chang S.M. 2006. Female compensation through the quantity and quality of progeny in a gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). — American Journal of Botany. 93(2): 263–270.
<https://doi.org/10.3732/ajb.93.2.263>
- Couvet D., Atlan A., Belhassen E., Gliddon C., Gouyon P.H., Kjellberg F. 1990. Co-evolution between two symbionts: the case of cytoplasmic male-sterility in higher plants. — Oxford surveys in evolutionary biology. 7: 225–249.
- Couvet D., Ronce O., Gliddon C. 1998. The maintenance of nucleocytoplasmic polymorphism in a metapopulation: the case of gynodioecy. — The American Naturalist. 152(1): 59–70.
<https://doi.org/10.1086/286149>
- Darwin C. 1897. The different forms of flowers on plants of the same species. D. Appleton.
- Dem'yanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Botanicheskii Zhurnal. 70(10): 1289–1301 (In Russ.).

- Dem'janova E.I. 2016a. Sexual structure of populations of some gynodioecious species of *Thymus* L. (Lamiaceae). — Vestnik Permskogo Universiteta. Seriya: Biologia. 2: 96–101 (In Russ.).
- Dem'janova E.I. 2016b. To the study of gynodioecy in thymes (*Thymus* L., Lamiaceae). — Vestnik Permskogo Universiteta. Seriya: Biologia. 3: 193–204 (In Russ.).
- Dem'yanova E.I., Ponomarev A.N. 1979. The sex structure of natural populations gynodioecious and dioecious plants of forest-steppe of Zauralye. — Botanicheskii Zhurnal. 64(7): 1017–1024 (In Russ.).
- Domme B., Assouad M.W., Valdeyron G. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. — Botanical Journal of the Linnean Society. 77(1): 17–28. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01369.x>
- Doron'kin V.M. 1997. *Thymus* L. — In: Flora of Siberia. *Pyrolaceae-Lamiaceae (Labiatae)*. Novosibirsk: Vol. 11. P. 205–220 (In Russ.).
- Doron'kin V.M. 2012. Family Lamiaceae Martinov or Labiatae Juss. — In: Synopsis of the flora of Asian Russia: vascular plants. Novosibirsk. P. 413–428 (In Russ.).
- Dufay M., Billard E. 2012. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. — Annals of Botany. 109(3): 505–519. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr062>
- Frank S.A. 1989. The evolutionary dynamics of cytoplasmic male sterility. — The American Naturalist. 133(3): 345–376. <https://doi.org/10.1086/284923>
- Glaettli M., Goudet J. 2006. Variation in the intensity of inbreeding depression among successive life-cycle stages and generations in gynodioecious *Silene vulgaris* (Caryophyllaceae). — Journal of Evolutionary Biology. 19(6): 1995–2005. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01147.x>
- Godin V.N. 2011. Sexual polymorphism in LAMIIDAE in Siberia. Review publications. — Rastitelnyi mir Aziatskoi Rossii. 2(8): 49–53 (In Russ.).
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Botanicheskii Zhurnal. 105(3): 236–252. DOI: 10.31857/S0006813620030023 (In Russ.).
- Gogina E.E. 1990. [Variability and morphogenesis in the genus Thyme.] Moscow. 208 p. (In Russ.).
- Gordeeva N.I., Pshenichkina Yu.A. 2013. Features of sexual differentiation of *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) in the conditions of forest-steppe of the Novosibirsk region. — Rastitelnye resursy. 49(3): 297–303 (In Russ.).
- Gordeeva N.I. 2022. Mating systems and seed reproduction in gynodioecious *Geranium asiaticum* (Geraniaceae). — Dokl. Biol. Sciences. 506: 179–183. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050039>
- Klokov M.V. 1954. Genus *Thymus* L. — In: Flora SSSR. T. 21. Moscow; Leningrad Vol. 21. P. 470–591 (In Russ.).
- Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A., Makunina N.I., Bystrushkin A.G. Ontogenetic structure and estimate of state of coenopopulation of *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) in the Southern Urals and Altai. — Rastitelnye resursy. 49(3): 341–352 (In Russ.).
- Manicacci D., Atlan A., Elena Rossello J. A., Couvet D. 1998. Gynodioecy and reproductive trait variation in three *Thymus* species (Lamiaceae). — International Journal of Plant Sciences. 159(6): 948–957. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/314085>
- McCauley D. E., Brock M. T. 1998. Frequency-dependent fitness in *Silene vulgaris*, a gynodioecious plant. — Evolution 52(1): 30–36. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb05135.x>
- Mollion M., Ehlers B.K., Figuet E., Santoni S., Lenormand T., Maurice S., Galtier N., Bataillon T. 2018. Patterns of genome-wide nucleotide diversity in the gynodioecious plant *Thymus vulgaris* are compatible with recent sweeps of cytoplasmic genes. — Genome Biology and Evolution. 10(1): 239–248. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx272>
- Thompson J.D., Rolland A.G., Prugnolle F. 2002. Genetic variation for sexual dimorphism in flower size within and between populations of gynodioecious *Thymus vulgaris*. — Journal of Evolutionary Biology. 15(3): 362–372. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00407.x>
- Zaitsev G.N. 1991. Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of the biological data]. Moscow. 184 p. (In Russ.).
- Zlobina L.M. 1967. Tsvetenie i plodonoshenie tim'yana (*Thymus marschallianus* Willd.) [Flowering and fruiting of thyme (*Thymus marschallianus* Willd.)]. — In: Botanica. Issledovaniya. Belorusskoe otdelenie VBO. Minsk. T. 6. P. 111–117 (In Russ.).