

СООБЩЕНИЯ

ГИНОДИЭЦИЯ У *KNAUTIA ARVENSIS* (CAPRIFOLIACEAE)

© 2025 г. Г. К. Ботов<sup>1</sup>, \*, В. Н. Годин<sup>2</sup>, \*\*

<sup>1</sup>Московский педагогический государственный университет

ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164, Россия

<sup>2</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

\*e-mail: grishenka.botov@mail.ru

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

Поступила в редакцию 04.10.2024 г.

Получена после доработки 09.11.2024 г.

Принята к публикации 17.12.2024 г.

Изучена гинодиэция у поликарпического травянистого растения *Knautia arvensis* в Московской области. Исследования проведены с 2020 по 2024 г. в восьми ценопопуляциях. Установлено, что *Knautia arvensis* образует две формы цветков — обоеполые и пестичные, встречающиеся на трех типах особей: гермафродитные (только обоеполые цветки), женские (только пестичные цветки) и гиномоноэичные (обоеполые и пестичные цветки). Обоеполые цветки полные, тетрациклические, тетрамерные в околоцветнике и андроее и димерные в гинеце. Краевые цветки флоральных единиц неправильные (трансверсально зигоморфные), срединные — почти правильные (актиноморфные). В пестичных цветках сохраняются рудименты андроея, представленные стаминодиями, которые не образуют пыльники. Выявлены три критерия, позволяющие различать цветки разных половых форм: размерные различия (обоеполые цветки крупнее пестичных), соотношение длины трубки венчика и тычиночных нитей и степень сохранности андроея после отцветания цветка. В половом спектре восьми изученных ценопопуляций преобладали гермафродитные особи — от 61.5 до 68.8%. Самый редкий вариант — гиномоноэичные особи: от 2.0 до 6.3%. Не выявлено изменений полового спектра ценопопуляций в течение пяти лет наблюдений. Обсуждаются причины размерного диморфизма обоеполых и пестичных цветков и наличия гиномоноэичных особей у гинодиэичных видов.

**Ключевые слова:** гинодиэция, гиномоноэия, *Knautia arvensis*, половой спектр

**DOI:** 10.31857/S0006813625010049, **EDN:** EMIWDX

Гинодиэция — половая форма покрытосеменных растений, когда на одних особях образуются обоеполые цветки, а на других — пестичные (Darwin, 1877). Семейство Caprifoliaceae Juss. занимает первое место по относительной и четвертое место по абсолютной численности гинодиэичных видов у цветковых растений (Godin, 2020). К настоящему времени выявлен 101 гинодиэичный вид в этом семействе, что составляет 11.4% от всего его видового состава (Godin, 2019, 2020). Гинодиэция распределена крайне неравномерно внутри семейства: выявлена только в двух подсемействах — Dipsacoideae и Valerianoideae — из семи признаваемых (Wang et al., 2020). *Knautia* L. — один из крупных родов подсемейства Dipsacoideae, у ряда

представителей которого выявлена гинодиэция (Godin, 2019). В качестве объекта наших исследований выбран *Knautia arvensis* (L.) Coult. (короставник полевой).

*K. arvensis* — евразийский вид, ареал которого охватывает почти все районы европейской части России (за исключением крайне северных широт и Арктики), Предкавказье, запад Западной Сибири и Средней Азии, Среднюю и Атлантическую Европу, Иран (как заносное) (Bobrov, 1978). Как декоративное растение вид интродуцирован в Канаде, США, Аргентине, Новой Зеландии, Чили, Исландии и Пакистане (Varga et al., 2022). Это многолетнее каудексовое поликарпическое травянистое растение. Произрастает преимущественно

на суходольных лугах и по опушкам светлых лесов. В основной европейской части своего ареала *K. arvensis* связан с четырьмя классами сообществ: **Festuco-Brometea** (степная растительность), **Molinio-Arrhenatheretea** (луговая растительность), **Artemisietea vulgaris** и **Stellarietea mediae** (синантропная растительность) (Mucina et al., 2016).

Впервые наличие гинодиэзии у *K. arvensis* выявил Н. Леско (1857) во Франции. Он сообщил, что встречаются три типа особей у этого вида: с обоеполами, пестичными и тычиночными цветками. Позднее Ч. Дарвин (Darwin, 1877) высказал предположение, что Н. Леско принял за мужские те растения, все цветки которых находились в тычиночной стадии своего развития. Впоследствии наличие гинодиэзии у *K. arvensis* было подтверждено и в других частях ареала: в Германии (Müller, 1873), Англии (Darwin, 1877). По данным разных авторов (Knuth, 1898; Larsson, 2005; Franzén, Larsson, 2009) в пестичных цветках тычинки более или менее редуцированы. Половая структура популяций *K. arvensis* известна для разных частей ареала. Ч. Дарвин (Darwin, 1877) сообщает, что в окрестностях Кента (Англия) преобладают гермафродитные особи. Р. Knuth (1898) отмечает, что в Кембриджшире (Англия) чаще встречались женские особи, чем гермафродитные. А. Schulz (1890) в Германии выявил наличие гиномоноэцичных особей, а частота встречаемости женских особей обычно не превышает 20%. А. Н. Пономарев и Е. И. Демьянова (Ponomarev, Demyanova, 1975a) на Урале выявили высокую степень варьирования полового спектра популяций: от преобладания гермафродитных особей до доминирования женских особей в разных эколого-фитоценотических условиях. В популяциях на территории Швеции (Franzén, Larsson, 2009) частота женских особей варьировала от 2 до 68% (в среднем 24%). Однако последние авторы изучали выборки небольшого объема (не более 30 особей в популяции), что может сильно исказить результаты. Детальные исследования соотношения половых форм в трех популяциях на территории Германии (Naghiloo, Claßen-Bockhoff, 2016) показали, что встречаются единичные гиномоноэцичные особи, а частота женских особей варьирует от 20 до 60%. Тем не менее число особей, проанализированных последними авторами

в популяциях, было невелико — от 20 до 30 шт. Отсутствие сведений о размерных различиях обоеполых и пестичных цветков и соотношении половых форм у данного вида на территории европейской части России предопределили цель настоящей работы — изучение гинодиэзии у *K. arvensis* на организменном и популяционном уровнях в Московской области.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в фазу массового цветения *Knautia arvensis* в течение вегетационного периода 2020–2024 гг. Изучена половая структура восьми ценопопуляций в разных эколого-фитоценотических условиях Московской области.

Ценопопуляция 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода (координаты 55°48'09.2" с. ш. 37°04'12.2" в. д.). Злаково-разнотравный закустаренный настоящий луг. Общее проективное покрытие травостоя (ОПП) — 95%, проективное покрытие вида (ППВ) — 2%. Доминанты: *Fragaria vesca* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb., *Prunella vulgaris* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Rumex acetosella* L.

Ценопопуляция 2. МО, Ленинский р-н, окр. д. Лопатино (координаты 55°31'13.5" с. ш. 37°37'44.2" в. д.). Разреженный березняк лешиновый лугово-разнотравный. ОПП — 95%, ППВ — 1%. Доминанты: *Betula pendula* Roth, *Quercus robur* L., *Corylus avellana* L., *Carex pilosa* Scop., *Ajuga reptans* L., *Angelica sylvestris* L., *Lolium giganteum* (L.) Darbysh., *Deschampsia caespitosa* P. Beauv., *Prunella vulgaris*, *Geranium sylvaticum* L.

Ценопопуляция 3. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода (координаты 55°47'17.4" с. ш. 37°04'10.4" в. д.). Кострецовый злаково-разнотравный настоящий луг. ОПП — 100%, ППВ — 3%. Доминанты: *Bromus inermis* Leyss., *Calamagrostis arundinacea*, *Festuca rubra* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Galium mollugo* L.

Ценопопуляция 4. МО, Ленинский р-н, окр. д. Боброво (координаты 55°31'02.7"N 37°36'04.2"E). Редкостойный дубняк снытево-волосисто-осоково-разнотравный. ОПП — 90%, ППВ — 1%. Доминанты: *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Deschampsia caespitosa*, *Geranium sylvaticum*,

*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lysimachia vulgaris* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth.

Ценопопуляция 5. МО, городской округ Балашиха, окр. г. Балашиха (координаты 55°48'26.7" с. ш. 37°53'54.8" в. д.). Сосняк разнотравно-брусничный. ОПП — 80%, ППВ — 2%. Доминанты: *Pinus sylvestris* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Calamagrostis arundinacea*, *Achillea millefolium* L., *Fragaria vesca*, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Melampyrum pratense* L.

Ценопопуляция 6. МО, городской округ Красногорск, окр. д. Захарково (координаты 55°45'51.7" с. ш. 37°20'30.4" в. д.). Сосняк редкостойный разнотравно-брусничный. ОПП — 90%, ППВ — 1%. Доминанты: *Pinus sylvestris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca ovina* L., *Calamagrostis arundinacea*, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Carex pediformis* C. A. Mey.

Ценопопуляция 7. МО, городской округ Красногорск, окр. г. Красногорск (координаты 55°49'29.4" с. ш. 37°19'26.9" в. д.). Ельник волохатоосоково-кисличный. ОПП — 60%, ППВ — 1%. Доминанты: *Picea abies* (L.) H. Karst., *Oxalis acetosella* L., *Carex pilosa*, *C. digitata* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt.

Ценопопуляция 8. МО, Истринский р-н, окр. д. Тимошкино (координаты 55°46'26.5" с. ш. 37°04'47.1" в. д.). Разнотравно-злаковый остепненный луг. ОПП — 90%, ППВ — 1%. Доминанты: *Poa angustifolia* L., *Lolium pratense* (Huds.) Darbysh., *Fragaria viridis*, *Origanum vulgare* L., *Centaurea scabiosa* L., *Agrimonia eupatoria* L.

Для выявления полового спектра в ценопопуляциях закладывали площадки 1 × 1 м, расположенные в виде трансекты. На каждой площадке подсчитывали число особей с разными типами цветков. Число площадок зависело от численности особей и варьировало от 20 до 50. В каждой ценопопуляции учитывали не менее 10 генеративных особей. На основе этих данных определяли частоту встречаемости разных половых форм особей в ценопопуляции (ЦП).

Для выявления изменений половой структуры в двух ЦП (№ 1, 3) проведен анализ полового спектра в течение пяти лет (с 2020 по 2024 г.). Кроме того, поставлен опыт по выяснению возможности смены половой дифференциации цветков у особей. Для этого в ЦП 1 в 2020 г.

этикетированы по пять особей разных половых форм и в дальнейшем каждый год проанализирован их тип цветков.

Материал для изучения половой дифференциации цветков *K. arvensis* собран в 2020 г. в естественных условиях Московской области. Всего изучено по 100 цветков каждой половой формы особей из ЦП 1. Цветки агрегированы в плотные цимоиды, представляющие собой два зеркально сросшихся многоярусных дихазия (Szabo, 1923; Glazunova, Dlusskiy, 2007). Синфлоресценция — закрытый тирс, параклади которого образованы дихазиями из цимоидов. Поскольку обоеполые цветки этого вида характеризуются строго выраженной протандрией (более ранним созреванием андроеца в сравнении с гинецеом), сбор цветков осуществляли следующим образом. В одной части цимоида во время тычиночной стадии цветения фиксировали 5 обоеполых краевых и срединных цветков. Во время рыльцевой стадии цветения в другой части этого же цимоида собирали по 5 обоеполых цветков, занимающих разное положение. Пестичные цветки фиксировали в фазу максимального развития гинецея. Всего в ЦП 1 таким образом изучено 10 обоеполых и 10 женских особей. Обоеполые и пестичные цветки для анализа собраны только в цимоидах, занимающих терминальное положение на главной оси синфлоресценции. Морфология цветков описана согласно "Атласу... (Fedorov, Artyushenko, 1975). Размеры частей цветка измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении ×20 и ×40 в зависимости от величины элемента цветка. Произведены измерения частей цветка, характеризующие чашечку, венчик, андроцей и гинецей.

Для определения качества пыльцы использован метод окрашивания ацетокармином. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все пыльники из обоеполого цветка. 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. Всего изучена пыльца 100 обоеполых цветков 20 гермафродитных особей и 100 обоеполых цветков 20 гиномоноэичных особей. Определение размеров пыльцевых зерен осуществлено

на тех же препаратах, измерение проведено с помощью окуляр-микрометра при увеличении  $16 \times 40$ . Изучена пыльца по трем признакам: экваториальный диаметр и полярная ось пыльцевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %.

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 и 2.

Ординация обоеполых и пестичных цветков по изученным параметрам проведена с использованием метода главных компонент в пакете программы Statistica 10.0. Перед определением главных компонент проводили нормировку морфологических признаков путем центрирования их значений к средним арифметическим. В анализ включены все признаки цветков за исключением параметров пыльцы, которая не образуется у пестичных цветков. Использованы значения признаков цветков, усредненные для каждой из 10 изученных особей обеих половых форм.

**Таблица 1.** Значения морфологических параметров обоеполых и пестичных цветков, занимающих краевое положение в цимоидах *Knautia arvensis*

**Table 1.** Values of morphological parameters of bisexual and pistillate flowers in marginal position in cymoids of *Knautia arvensis*

Признак / Trait	Цветок Flower	Min—Max	$M \pm m$	$P$
Длина остей чашечки, мм	b	2.8–3.0	$2.9 \pm 0.05$	<b>0.004</b>
Length of calyx spines, mm	f	2.5–2.9	$2.7 \pm 0.07$	
Ширина остей чашечки, мм	b	0.4–0.5	$0.43 \pm 0.02$	0.088
Width of calyx spines, mm	f	0.3–0.5	$0.38 \pm 0.02$	
Длина трубки венчика, мм	b	8.4–9.8	$9.1 \pm 0.20$	<b>0.000</b>
Length of corolla tube, mm	f	6.3–7.0	$6.5 \pm 0.12$	
Диаметр зева венчика, мм	b	3.8–4.3	$4.0 \pm 0.06$	<b>0.009</b>
Diameter of corolla fauces, mm	f	3.1–4.0	$3.6 \pm 0.14$	
Длина адаксиальной доли отгиба венчика, мм	b	7.0–9.7	$8.4 \pm 0.46$	0.092
Length of adaxial lobe of corolla limb, mm	f	7.2–8.0	$7.6 \pm 0.14$	
Ширина адаксиальной доли отгиба венчика, мм	b	2.7–4.5	$3.5 \pm 0.30$	<b>0.000</b>
Width of adaxial lobe of corolla limb, mm	f	4.8–6.4	$5.5 \pm 0.23$	
Длина боковой доли отгиба венчика, мм	b	6.6–9.8	$8.1 \pm 0.47$	<b>0.036</b>
Length of lateral lobe of corolla limb, mm	f	6.3–7.5	$7.0 \pm 0.19$	
Ширина боковой доли отгиба венчика, мм	b	2.3–3.3	$2.9 \pm 0.16$	<b>0.001</b>
Width of lateral lobe of corolla limb, mm	f	3.3–4.9	$3.8 \pm 0.24$	
Длина абаксиальной доли отгиба венчика, мм	b	3.9–6.0	$4.9 \pm 0.41$	0.205
Length of abaxial lobe of corolla limb, mm	f	4.3–4.5	$4.4 \pm 0.03$	
Ширина абаксиальной доли отгиба венчика, мм	b	2.0–2.7	$2.2 \pm 0.10$	0.216
Width of abaxial lobe of corolla limb, mm	f	2.2–2.8	$2.4 \pm 0.10$	
Длина тычиночных нитей, мм	b	12.4–14.8	$13.4 \pm 0.37$	<b>0.000</b>
Filament length, mm	f	6.0–6.8	$6.3 \pm 0.12$	
Длина пыльника, мм	b	2.9–3.0	$2.95 \pm 0.02$	<b>0.000</b>
Anther length, mm	f	1.4–1.5	$1.38 \pm 0.02$	
Ширина пыльника, мм	b	0.9–1.0	$0.98 \pm 0.02$	<b>0.000</b>
Anther width, mm	f	0.5–0.6	$0.54 \pm 0.02$	
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм	b	106.8–125.0	$118.4 \pm 2.1$	—
Equatorial diameter of pollen grains, $\mu\text{m}$	b	91.2–115.3	$104.6 \pm 2.7$	—
Длина полярной оси пыльцевых зерен, мкм	b	90.4–95.3	$92.8 \pm 3.1$	—
Фертильность пыльцы, %	b	15.9–17.7	$16.8 \pm 0.27$	<b>0.000</b>
Pollen fertility, %	f	13.3–14.2	$13.7 \pm 0.16$	
Длина столбика, мм	b	15.9–17.7	$16.8 \pm 0.27$	<b>0.000</b>
Style length, mm	f	13.3–14.2	$13.7 \pm 0.16$	

Таблица 1. Окончание

Признак / Trait	Цветок Flower	Min—Max	$M \pm m$	<i>P</i>
Диаметр рыльца, мм Stigma diameter, mm	b f	1.0—1.3 0.8—0.9	$1.1 \pm 0.04$ $0.8 \pm 0.02$	<b>0.000</b>
Длина завязи, мм Ovary length, mm	b f	2.9—3.2 1.8—1.9	$3.0 \pm 0.05$ $1.8 \pm 0.01$	<b>0.000</b>
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	b f	2.0—2.3 1.6—1.7	$2.1 \pm 0.05$ $1.6 \pm 0.02$	<b>0.000</b>

**Примечание.** Минимальное (Min) и максимальное (Max) значение признака, *M* — среднее арифметическое значение признака, *m* — его ошибка, *P* — достоверность различий, полужирным шрифтом выделены достоверные отличия, b — обоеполые и f — пестичные цветки.

**Note.** Min — Max — minimum and maximum values of a trait, *M* — mean value; *m* — standard error, *P* — significance of differences, bold font indicates the values of the Student's t-test showing significant differences, b — bisexual, f — pistillate flowers.

Таблица 2. Значения морфологических параметров обоеполых и пестичных цветков, занимающих центральное положение в цимоидах *Knautia arvensis*Table 2. Values of morphological parameters of bisexual and pistillate flowers in central position in cymoids of *Knautia arvensis*

Признак / Trait	Цветок Flower	Min—Max	$M \pm m$	<i>P</i>
Длина щетинок чашечки, мм Length of calyx spines, mm	b f	3.0—3.3 2.8—3.0	$3.2 \pm 0.05$ $2.8 \pm 0.04$	<b>0.000</b>
Ширина щетинок чашечки, мм Width of calyx spines, mm	b f	0.5—0.7 0.3—0.4	$0.6 \pm 0.02$ $0.4 \pm 0.02$	<b>0.000</b>
Длина трубки венчика, мм Length of corolla tube, mm	b f	5.0—6.0 4.0—5.0	$5.6 \pm 0.15$ $4.4 \pm 0.17$	<b>0.000</b>
Диаметр зева венчика, мм Diameter of corolla fauces, mm	b f	2.9—3.5 2.7—3.1	$3.1 \pm 0.10$ $2.9 \pm 0.06$	0.056
Длина доли отгиба венчика, мм Length of lobe of corolla limb, mm	b f	2.9—3.6 2.7—2.9	$3.2 \pm 0.12$ $2.8 \pm 0.03$	<b>0.001</b>
Ширина доли отгиба венчика, мм Width of lobe of corolla limb, mm	b f	1.8—2.1 1.8—2.1	$2.0 \pm 0.05$ $1.9 \pm 0.04$	0.772
Длина тычиночных нитей, мм Filament length, mm	b f	9.1—10.5 3.8—4.8	$9.6 \pm 0.22$ $4.1 \pm 0.17$	<b>0.000</b>
Длина пыльника, мм Anther length, mm	b f	2.9—3.0 1.1—1.5	$3.0 \pm 0.02$ $1.3 \pm 0.06$	<b>0.000</b>
Ширина пыльника, мм Anther width, mm	b f	0.9—1.0 0.5—0.7	$1.0 \pm 0.02$ $0.6 \pm 0.03$	<b>0.000</b>
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, $\mu\text{m}$	b	107.1—124.6	$117.9 \pm 2.2$	—
Длина полярной оси пыльцевых зерен, мкм Length of polar axis of pollen grains, $\mu\text{m}$	b	91.8—116.1	$105.1 \pm 2.8$	—
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b	90.9—94.7	$92.1 \pm 3.0$	—
Длина столбика, мм Style length, mm	b f	12.0—14.3 9.3—10.5	$13.2 \pm 0.39$ $9.8 \pm 0.19$	<b>0.000</b>
Диаметр рыльца, мм Stigma diameter, mm	b f	0.9—1.2 0.6—0.8	$1.0 \pm 0.04$ $0.7 \pm 0.03$	<b>0.000</b>
Длина завязи, мм Ovary length, mm	b f	2.8—3.3 1.7—1.8	$3.1 \pm 0.09$ $1.7 \pm 0.02$	<b>0.000</b>
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	b f	2.1—2.4 1.5—1.8	$2.2 \pm 0.05$ $1.6 \pm 0.05$	<b>0.000</b>

**Примечание.** Условные обозначения, как в табл. 1.

**Note.** For the legend, see Tab. 1.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Наши исследования показали, что *Knaulia arvensis* образует два типа цветков — обоеполые и пестичные, расположенные на разных особях. Рассмотрим особенности их строения.

**Обоеполые цветки.** Обоеполые цветки полные, тетрациклические, гетеромерные: тетрамерные в околоцветнике и андроее и димерные в гинецее. Краевые цветки в цимоидах неправильные (трансверсально зигоморфные), срединные — почти правильные (актиноморфные).

В покрывах цветков выделяются две структуры: оберточка и собственно чашечка. Оберточка (эпикаликс, подчашие, покрывальце, внешняя или наружная чашечка) образована в результате срастания четырех накрест расположенных прицветников (Szabo, 1923), сидячая, трубчато-воронковидная, продольно четырехребристая, опушенная длинными, белыми, мягкими, равномерно расположенными волосками. На верхушке оберточка заканчивается мелкими многочисленными зубчиками. Оберточка не опадает и принимает участие в образовании плода.

Чашечка (собственно чашечка) имеет короткую ножку и расположена на верхушке завязи, блюдцевидная, опушенная, по краю с 8 щетинистыми остями, резко расширяющимися к основанию, опадающая при плодах.

Венчик спайнолепестный, розовый, сиреневый, синевато-лиловый, лиловый, редко красноватый или желтоватый. Почкосложение венчика — черепитчатое, когда наружные члены покровов прикрывают оба края внутренних. Венчик четырехгранный, в отгибе четырехлопастный, опадающий. Трубка венчика прямая, длинная, узкая, кувшинчатая, у краевых цветков длиннее, чем у срединных, снаружи немного опушенная. Отгиб венчика свободный, отклоненный. Зев расширенный, голый, доли неравные. Самая крупная доля — адаксиальная, две боковые доли немного меньших размеров, самая мелкая — абаксиальная доля. Доли цельные, плоские, продолговато-яйцевидные, на верхушке с неравными краями, слегка отклоненные от вертикальной оси цветка, голые и гладкие, у наружных цветков более крупные, чем у срединных (см. табл. 1, 2).

Андроцей свободный, тетрамерный, гапlostемонный. Тычиночные нити тонкие, сросшиеся с трубкой венчика почти до зева, отогнутые, равные, короче столбика, но длиннее венчика, голые и гладкие. Тычинки чередуются с лопастями отгиба венчика. Пыльники 4-гнездные, гнезда объединены попарно в две теки, вскрывающиеся продольно щелью. Пыльники удлинённой формы, симметричные, голые и гладкие, тычиночная нить прикреплена к спинке пыльника по середине, теки сближенные, разделены очень узким связником. В раскрывшемся цветке пыльники находятся вначале внутри трубки венчика, а тычиночная нить изогнута в виде петли, затем она распрямляется, выносит пыльники далеко за пределы отгиба венчика, где они вскрываются. В бутоне все четыре микроспорангия адаксиальные, которые вскрываются интрорзно. После выноса пыльников из венчика вскрывшиеся микроспорангии могут оставаться адаксиальными или они поворачиваются на 90° или 180°, при этом меняется пространственная ориентация места вскрывания на латрорзное или экстрорзное соответственно. Следовательно, в одном цветке могут встречаться все три варианта расположения мест вскрывания микроспорангиев. После высыпания пыльцы пыльники облетают, отрываясь от тычиночных нитей, которые подсыхают и долго сохраняются в обоеполых цветках.

Зрелые пыльцевые зерна одиночные, 3-клеточные, 3-бороздные, в очертании с полюсов округло-треугольные, с экватора — округлые, эллиптические. Длина полярной оси варьирует от 91 до 115 мкм, экваториальный диаметр — от 107 до 125 мкм. Фертильность варьирует от 90.4 до 95.3%.

Гинецей синкарпный, димерный, псевдомономерный, с 2—3 семязачатками (Kamelina, Plisko, 2000). Завязь нижняя, состоит из двух плодолистиков, только один из которых фертильный (передний). Столбик нитевидный, при созревании далеко выступающий из отгиба венчика. Плод — специализированный орех в эпикаликсе.

Нектарники внутрицветковые, представлены одноклеточными железистыми волосками, расположенными внутри трубки венчика от ее основания примерно до половины длины.

**Пестичные цветки.** По строению околоцветника и гинецея пестичные цветки не отличаются от обоеполых цветков. В них сохраняются рудименты андроеца, представленные стаминодиями, которые не образуют пыльники. Тем не менее оба типа цветков различаются по размерам своих частей.

**Размерные различия обоеполых и пестичных цветков.** Сравнение размеров обоеполых и пестичных цветков, занимающих разное положение в цимоидах *K. arvensis* (см. табл. 1, 2) показало, что выделяются три группы признаков. В первую группу входят признаки, значения которых у обоеполых цветков статистически значимо больше, чем в пестичных. Например, у краевых цветков к таким признакам относятся: длина щетинок чашечки, длина трубки венчика и диаметр зева венчика, длина боковой доли отгиба венчика, все параметры андроеца и гинецея. У цветков, занимающих центральное положение в цимоидах, это все изученные признаки, за исключением двух — диаметр зева венчика и ширина доли отгиба венчика. Во вторую группу объединены признаки, по значениям которых не выявлено статистически значимых различий между двумя типами цветков. У краевых цветков к таким относятся следующие: ширина щетинок чашечки, длина адаксиальной и абаксиальной доли отгиба венчика, ширина абаксиальной доли отгиба венчика. У центральных цветков только

два — диаметр зева венчика и ширина доли отгиба венчика. Третью группу составляют признаки, значения которых у пестичных цветков статистически значимо больше, чем у обоеполых. У краевых цветков выявлено два таких признака — ширина адаксиальной и боковой доли отгиба венчика.

В полевых условиях обоеполые и пестичные цветки легко различить по следующим критериям. 1. Обоеполые цветки крупнее пестичных. 2. В обоеполых цветках во время тычиночной стадии развития хорошо заметны пыльники, выступающие за пределы отгиба венчика. В пестичных цветках редуцированные пыльники расположены чуть ниже зева венчика и не заметны при осмотре цветка сбоку. 3. В обоеполых цветках до опадения венчиков сохраняются в подсохшем состоянии скрученные тычиночные нити, хорошо заметные при визуальном осмотре. В пестичных цветках после подсыхания редуцированного андроеца он едва заметен в трубке венчика.

**Ординация обоеполых и пестичных цветков.** По результатам факторного анализа выделены две главные компоненты, имеющие наибольшие значения собственных чисел и объясняющие наибольший процент дисперсии, как по отдельности (относительно других компонент), так и по общей сумме объясненной дисперсии (табл. 3, 4).

**Таблица 3.** Факторный анализ морфологических показателей обоеполых и пестичных цветков, занимающих краевое положение в цимоидах *Knautia arvensis*

**Table 3.** Factor analysis of morphological parameters of bisexual and pistillate flowers in marginal position in cymoids of *Knautia arvensis*

Признак / Trait	Компоненты / Components	
	ГК1 / PC1	ГК2 / PC2
Длина щетинок чашечки / Length of calyx spines	0.65	0.41
Ширина щетинок чашечки / Width of calyx spines	0.65	0.21
Длина трубки венчика / Length of corolla tube	0.96	0.20
Диаметр зева венчика / Diameter of corolla fauces	<b>0.78</b>	0.22
Длина адаксиальной доли отгиба / Length of adaxial lobe of corolla limb	0.32	<b>0.89</b>
Ширина адаксиальной доли отгиба / Width of adaxial lobe of corolla limb	<b>−0.95</b>	0.04
Длина боковой доли отгиба / Length of lateral lobe of corolla limb	0.37	<b>0.81</b>
Ширина боковой доли отгиба / Width of lateral lobe of corolla limb	<b>−0.82</b>	0.01
Длина абаксиальной доли отгиба / Length of abaxial lobe of corolla limb	0.15	<b>0.92</b>

Таблица 3. Окончание

Признак / Trait	Компоненты / Components	
	ГК1 / PC1	ГК2 / PC2
Длина тычиночных нитей / Filament length	<b>0.97</b>	0.22
Длина пыльника / Anther length	<b>0.92</b>	0.35
Ширина пыльника / Anther width	<b>0.95</b>	0.26
Длина столбика / Style length	<b>0.85</b>	0.49
Диаметр рыльца / Stigma diameter	<b>0.80</b>	0.45
Длина завязи / Ovary length	<b>0.89</b>	0.44
Ширина завязи / Ovary width	<b>0.95</b>	0.14
Свойства компонент / Component properties		
Собственное значение / Eigenvalue	10.24	3.76
Дисперсия, % / Total variance, %	60.3	22.1

**Примечание.** Полужирным шрифтом выделены значения факторных нагрузок  $\geq 0.70$  и соответствующих признаков. ГК1 и ГК2 — первая и вторая главные компоненты соответственно.

**Note.** The values of factor loadings  $\geq 0.70$  and of corresponding traits are highlighted in bold. PC1 and PC2 — 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> principal components, respectively.

**Таблица 4.** Факторный анализ морфологических показателей обоеполых и пестичных цветков, занимающих центральное положение в цимоидах *Knautia arvensis*

**Table 4.** Factor analysis of morphological parameters of bisexual and pistillate flowers in central position in cymoids of *Knautia arvensis*

Признак / Trait	Компоненты / Components	
	ГК1 / PC1	ГК2 / PC2
Длина щетинок чашечки / Length of calyx spines	<b>0.84</b>	0.25
Ширина щетинок чашечки / Width of calyx spines	0.95	0.02
Длина трубки венчика / Length of corolla tube	<b>0.90</b>	0.09
Диаметр зева венчика / Diameter of corolla fauces	0.58	0.34
Длина доли отгиба / Length of corolla limb lobe	<b>0.70</b>	0.55
Ширина доли отгиба / Width of corolla limb lobe	−0.01	<b>0.96</b>
Длина тычиночных нитей / Filament length	<b>0.96</b>	0.20
Длина пыльника / Anther length	<b>0.97</b>	0.15
Ширина пыльника / Anther width	<b>0.96</b>	0.09
Длина столбика / Style length	<b>0.95</b>	0.09
Диаметр рыльца / Stigma diameter	<b>0.94</b>	−0.01
Длина завязи / Ovary length	<b>0.95</b>	0.14
Ширина завязи / Ovary width	<b>0.94</b>	0.12
Свойства компонент / Component properties		
Собственное значение / Eigenvalue	9.62	1.53
Дисперсия, % / Total variance, %	74.0	11.8

**Примечание.** Условные обозначения, как в табл. 3.

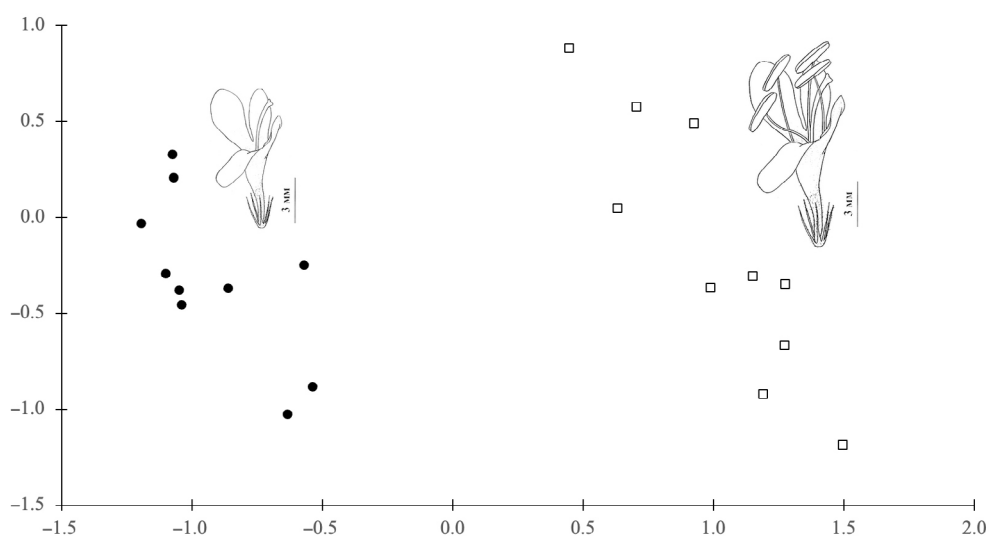
**Note.** For the legend, see Tab. 3.



У цветков, занимающих краевое положение в цимоидах, первая главная компонента объясняет 60.3% дисперсии. С ней тесно связаны следующие параметры цветков: положительно — длина трубки венчика и диаметр зева венчика, все изученные параметры андрцея и гинецея, отрицательно — ширина адаксиальной и боковой доли отгиба венчика (см. табл. 3). Отмечается большое сходство в перечисленном составе признаков (с положительной связью с первой главной компонентой) с первой группой параметров цветков, по которым наблюдаются статистически значимые различия обоеполых и пестичных цветков (см. табл. 1). Первая главная компонента представляет собой результат эффектов, сопряженных с интеркалярным удлинением венчика, приводящим в свою очередь к росту тычинок и плодолистиков. Вторая главная компонента объясняет 22.1% дисперсии. С ней наиболее тесно связаны следующие параметры цветков — длина адаксиальной, боковой и абаксиальной доли отгиба венчика. Как было показано ранее, по значениям данных признаков не выявлено статистически значимых различий между обоеполыми и пестичными цветками. Вторая главная компонента отражает рост примордиев

лепестков, независимый от их интеркалярного роста (главная компонента 1). При ординации в пространстве первых двух главных компонент (рис. 1) хорошо заметно разделение обоеполых и пестичных цветков по горизонтальной оси, характеризующей первую главную компоненту. Наоборот, обособление точек и облаков рассеивания не выражено по вертикальной оси, характеризующей вторую главную компоненту.

У срединных цветков цимоида первая главная компонента объясняет 74.0% дисперсии (см. табл. 4). С ней положительно связаны все изученные параметры цветков, за исключением двух — диаметр зева венчика и ширина доли отгиба венчика. Именно по этим двум признакам не выявлено статистически значимое различие между обоеполыми и пестичными цветками. Следовательно, первая главная компонента и у срединных цветков отражает интеркалярное удлинение венчика, тычинок и плодолистиков. Вторая главная компонента включает 11.8% дисперсии и тесно связана только с одним признаком — ширина доли отгиба венчика. Таким образом, вторая главная компонента связана с ростом примордиев лепестков. Поскольку именно рост отдельных примордиев, дающих начало долям венчика, определяет



**Рис. 1.** Обоеполые и пестичные цветки, занимающие краевое положение в цимоидах *Knautia arvensis*, в плоскости первых двух главных компонент.

По оси  $X$  — первая главная компонента, по оси  $Y$  — вторая главная компонента. Белые квадратики — обоеполые цветки, черные кружки — пестичные цветки.

**Fig. 1.** Bisexual and pistillate flowers taking the marginal position in the cymoids of *Knautia arvensis*, in the plane of the first two principal components.

$X$ -axis — the first principal component,  $Y$ -axis — the second principal component. White squares — bisexual flowers, black circles — pistillate flowers.

зигоморфность цветка *K. arvensis*, процент дисперсии, объясняемый второй главной компонентой, для краевых цветков выше (22.1%), чем для срединных (11.8%). При ординации в пространстве первых двух главных компонент (рис. 2) хорошо заметно разделение обоеполых и пестичных цветков по горизонтальной оси, характеризующей первую главную компоненту. Наоборот, обособление точек и облаков рассеивания не выражено по вертикальной оси, характеризующей вторую главную компоненту.

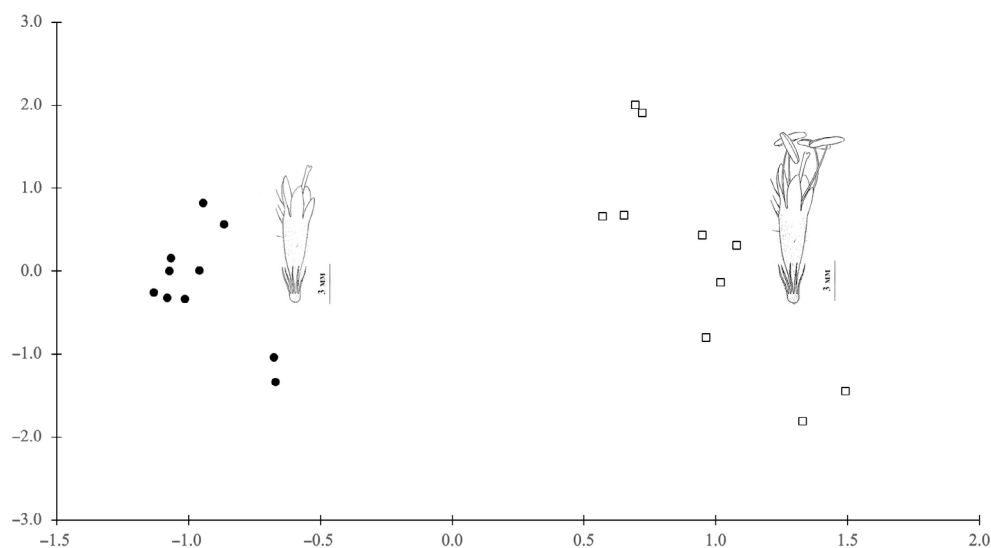
**Половая структура ценопопуляций.** В результате проведенных исследований выявлено, что ценопопуляции *K. arvensis* в Московской области включают три типа особей: гермафродитные (образуют только обоеполые цветки), женские (формируют только пестичные цветки) и гиномоноэичные (в цимоидах присутствуют краевые пестичные и срединные обоеполые цветки).

В половом спектре всех исследованных ценопопуляций преобладали гермафродитные особи, частота которых варьировала от 61.5

до 68.8% (табл. 5). Самый редкий вариант — гиномоноэичные особи — их встречаемость варьировала от 2.0 до 6.3%. Следовательно, в условиях Московской области у *K. arvensis* гинодиэция сопровождается гиномоноэией с преобладанием обоеполых особей в половом спектре ценопопуляций.

Наблюдения за флуктуацией полового спектра в двух ценопопуляциях в течение пяти лет выявили постоянство в соотношении особей с разными типами цветков (табл. 6). Следовательно, половой спектр ценопопуляций *K. arvensis* достаточно стабилен и может служить одним из маркеров, характеризующих данный вид на популяционном уровне.

У маркированных гермафродитных, женских и гиномоноэичных особей *K. arvensis* за весь период наблюдений (5 лет) не выявлено смены пола цветков особей разных половых форм. Иными словами, для этого вида не характерно изменение полового статуса цветков и, соответственно, особей в целом.



**Рис. 2.** Обоеполые и пестичные цветки, занимающие срединное положение в цимоидах *Knautia arvensis*, в плоскости первых двух главных компонент.

По оси *X* — первая главная компонента, по оси *Y* — вторая главная компонента. Белые квадратики — обоеполые цветки, черные кружки — пестичные цветки.

**Fig. 2.** Bisexual and pistillate flowers taking the middle position in the cymoids of *Knautia arvensis*, in the plane of the first two principal components.

*X*-axis — the first principal component, *Y*-axis — the second principal component. White squares — bisexual flowers, black circles — pistillate flowers.

**Таблица 5.** Половой спектр ценопопуляций (ЦП) *Knautia arvensis* в Московской области**Table 5.** Sex ratio in populations (P) of *Knautia arvensis* in Moscow Region

№ ЦП No. of P	Число особей, шт. Number of plants	Соотношение особей (%) / Sex ratio (%)		
		гермафродитных hermaphrodite	гиномоноэцичных gynomonoeocious	женских female
1	112	66.0 ± 4.5	6.3 ± 2.3	27.7 ± 4.2
2	101	64.3 ± 4.8	2.0 ± 1.4	33.7 ± 4.7
3	103	68.0 ± 4.6	2.9 ± 1.7	29.1 ± 4.5
4	125	63.2 ± 4.3	4.8 ± 1.9	32.0 ± 4.2
5	116	67.2 ± 4.4	5.2 ± 2.1	27.6 ± 4.1
6	108	63.0 ± 4.6	2.8 ± 1.6	34.2 ± 4.6
7	109	68.8 ± 4.4	3.7 ± 1.8	27.5 ± 4.3
8	122	61.5 ± 4.4	5.7 ± 2.1	32.8 ± 4.3

**Примечание.** Участие половых форм представлено в виде  $M \pm m$ , где  $M$  — среднее арифметическое значение признака;  $m$  — ошибка.

**Note.** The sex ratio is presented as  $M \pm m$ :  $M$  — mean value;  $m$  — mean error.

**Таблица 6.** Половая структура ценопопуляций *Knautia arvensis* в разные годы исследования**Table 6.** Sex ratio in populations of *Knautia arvensis* in different years

Год / Year	Число особей, шт. / No individuals, pcs.	Соотношение особей (%) / Sex ratio (%)			G	P
		гермафродитных / hermaphrodites	гиномоноэцичных / gynomonoeicious	женских / female		
ЦП 1 / Population 1						
2020	114	66.7 ± 4.4	5.3 ± 2.1	28.0 ± 4.2	0.397	0.999
2021	120	65.8 ± 4.3	6.7 ± 2.3	27.5 ± 4.1		
2022	115	67.0 ± 4.4	5.2 ± 2.1	27.8 ± 4.2		
2023	112	65.2 ± 4.5	6.3 ± 2.3	28.5 ± 4.3		
2024	118	66.8 ± 4.4	5.0 ± 2.1	28.2 ± 4.2		
ЦП 3 / Population 3						
2020	107	68.2 ± 4.5	2.8 ± 1.6	29.0 ± 4.4	11.276	0.187
2021	107	64.5 ± 4.6	2.8 ± 1.6	32.7 ± 4.5		
2022	116	67.2 ± 4.4	3.4 ± 1.7	29.3 ± 4.2		
2023	104	66.3 ± 4.6	2.9 ± 1.6	30.8 ± 4.5		
2024	108	64.1 ± 4.6	2.7 ± 1.6	33.2 ± 4.5		

**Примечание.** Участие половых форм представлено в виде  $M \pm m$ , где  $M$  — среднее арифметическое значение признака;  $m$  — ошибка;  $G$  — коэффициент достоверности различий соотношения половых форм;  $P$  — достоверность различий.

**Note.**  $M$  — mean value,  $m$  — mean error,  $G$  —  $G$ -test,  $P$  — significance of differences.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование выявило наличие размерной дифференциации обоеполых и пестичных цветков у *Knautia arvensis*. В литературе для объяснения различий по размерам околоцветника и его частей у однополых цветков растений с половым ди- или полиморфизмом существуют разные гипотезы: “коррелятивного развития”, “защитной функции” и др. (Barrett, Nough, 2013).

Гипотеза “коррелятивного развития” исходит из предположения, что между лепестками и тычинками наблюдается согласованный рост и/или генетическая корреляция (Stanton, Young, 1994; Niu et al., 2015). Ряд исследователей показали (Baker, 1948; Plack, 1957), что на рост венчика влияют гормоны, выделяемые тычинками. Многочисленные последующие исследования (Demyanova, 1985; Etten, Chang, 2014; Oak et al., 2018) установили, что на размеры венчика пестичных цветков у гинодиэичных видов более губительно влияет редукция пыльников и пыльцы, осуществляющаяся на ранней стадии развития цветка, в сравнении с дегенерацией их на более поздних стадиях. Окончательное подтверждение взаимного влияния формирующихся венчика и тычинок в цветке убедительно продемонстрировала ABC, а в дальнейшем ABCDE молекулярно-биологическая модель развития цветка (Haughn, Somerville, 1988; Theißen, 2001). Согласно ABCDE-модели развитие чашечки, венчика, андроеца и гинецея в цветках определяется генами, относящимися к пяти классам (A, B, C, D и E). При этом показано, что продукты генов A + B + E необходимы для образования лепестков, а B + C + E — тычинок (Liu et al., 2018). Другими словами, существуют как минимум две группы генов (B и E), которые обуславливают развитие лепестков и тычинок. С другой стороны, в пестичных цветках *K. arvensis* не наблюдается какой-либо согласованной с уменьшением размеров венчика редукции женских генеративных органов. Это, по-видимому, связано с тем, что формирование плодolistиков и семязачатков контролируется иным комплексом генов — C, D и E.

Гипотеза “защитной функции” предполагает, что более крупные околоцветники пестичных цветков у диэичных видов появились

в процессе эволюции не в результате полового отбора, а только для защиты генеративных органов цветка и развивающихся плодов. Подтверждение этой гипотезы — наличие видов, опыляемых как биотически, так и абиотически, пестичные цветки которых крупнее тычиночных (Delph et al., 1996).

Все гипотезы, касающиеся объяснения полового диморфизма по размеру околоцветника и его частей, сходятся в одном: обоеполые цветки у гинодиэичных растений должны быть более крупными, чем пестичные. Так, обоеполые цветки образуют жизнеспособную пыльцу, тогда как пестичные ее полностью лишены; околоцветник обоеполых цветков должен защищать и андроец и гинецей, в то время как у пестичных цветков он защищает только гинецей; успех пыльцеобразующих растений (в случае гинодиэичных видов — обоеполые особи) напрямую связан с их способностью образовывать и воспринимать пыльцу, тогда как успех женских особей зависит только от их способности воспринимать пыльцу. Следовательно, лепестки обоеполых цветков должны быть более крупными, чем у женских цветков. Это необходимо, чтобы защищать больший объем генеративных органов (андроец и гинецей) или быть привлекательней для опылителей по сравнению с пестичными цветками (Delph et al., 1996).

Хотя непосредственной причиной размерного диморфизма цветков может быть гормональный сигнал, производимый тычинками и пыльцой, конечной причиной может быть естественный отбор, способствующий созданию большей привлекательности обоеполых растений у гинодиэичных видов. Анализ влияния размерного диморфизма цветков на частоту посещения опылителями и семенную продуктивность у гинодиэичных видов показал следующее. Во многих исследованиях убедительно продемонстрировано, что опылители чаще посещают крупные обоеполые цветки, чем мелкие пестичные (Ashman, Stanton, 1991; Lobo et al., 2016; Sletvold, Agren, 2016; Kamath et al., 2017; Tsuji, Ohgushi, 2018). Однако формирование крупных цветков ограничивается имеющимися ресурсами. Следовательно, у гинодиэичных растений существует потенциальный конфликт: образовывать более крупные

цветки, но в меньшем числе, или более мелкие цветки, но в большем числе. Экспериментально было показано (Etten, Chang, 2014; Oskay, 2017), что образование меньшего числа более крупных цветков — наиболее выгодная стратегия для обоеполых особей гинодиэцичных растений, поскольку процесс формирования дополнительных цветков требует затраты довольно многочисленных энергетических ресурсов. Что касается женских особей гинодиэцичных растений, установлено, что особи с более мелкими цветками могут производить больше семян, чем особи с более крупными цветками. Следовательно, как полагают большинство исследователей — относительные размеры цветков являются адаптивными признаками. Другими словами, размер цветков часто используется опылителями в качестве подсказки, насколько полезным может быть цветок. Этот сигнал, вероятно, будет довольно надежным у гинодиэцичных растений, поскольку обоеполые цветки обычно содержат больше нектара, чем пестичные того же вида (Ponomarev, Demyanova, 1975b; Etten, Chang, 2014; Cervantes et al., 2018).

Мужская стерильность в пестичных цветках — результат подавления развития андрогцея. Фенотипическое проявление мужской стерильности варьирует от нераскрывающихся пыльников с фертильной пылью до отсутствия мужских генеративных органов в цветках. У большинства гинодиэцичных видов мужская стерильность возникает в результате недоразвития пыльцы, которое обычно происходит во время или после стадии тетрад и часто связано с преждевременной дегенерацией тапетума. Например, изменение в степени редукции тычинок было выявлено в цветках *Thymus vulgaris* (Dommée et al., 1978): от полного отсутствия пыльников или тычиночных нитей к наличию небольшого рудиментарного пыльника, прикрепленного к трубке венчика или образованию очень короткой тычиночной нити, до наличия хорошо развитых пыльников, формирующихся на длинных тычиночных нитях. Dommée et al. (1978) обнаружили, что растения с определенным типом мужской стерильности в большинстве производят потомство с точно такой же степенью мужской стерильности, что позволяет предположить, что у этого явления есть генетическая основа. У *K. arvensis* мужская стерильность связана с торможением развития

пыльников и тычиночных нитей (Naghiloo, Claßen-Bockhoff, 2016). Данные авторы показали, что пыльники первыми подвергаются недоразвитию, позже это происходит с тычиночными нитями.

Количественные исследования мужской стерильности у гинодиэцичных видов выявили различия в соотношении половых форм в популяциях у разных видов, что объясняется как генетическими, так и экологическими факторами. По данным разных авторов частота женских особей у гинодиэцичных видов варьирует в широком диапазоне: от единичных особей до преобладания над обоеполыми (Ponomarev, Demyanova, 1975a; McCauley, Taylor, 1997; Wolf, Shmida 1997; Taylor et al., 2001; Landergott et al., 2009; Godin, Akhmetgarieva, 2019; Godin, 2023; Godin et al., 2023, 2024; Jeon et al., 2024). С одной стороны, ведущий фактор, определяющий половую структуру популяций, — генетический контроль мужской стерильности. Однако к большому сожалению для гинодиэцичных растений имеются немногочисленные сведения по характеру наследования мужской стерильности: *Austroderia richardii* (Endl.) N.P. Barker & H.P. Linder (Connor, 1965), *Origanum vulgare* L. (Lewis, Crowe, 1956), *Plantago lanceolata* L. (Ross, 1969), *Salvia nemorosa* L. (Linnert, 1958) и некоторые другие. Согласно этим исследованиям женских особей в популяциях должно быть всегда меньше, чем обоеполых. В половой структуре популяций многих гинодиэцичных видов наблюдается именно такое генетически предопределенное соотношение половых форм, когда частота женских особей варьирует от 20 до 40% (Dufay, Billard, 2012). С другой стороны, выявлены разные причины, способные заметно изменять частоты половых форм: среднегодовая температура воздуха, степень увлажненности почвы, уровень жизненности особей, дифференциальная степень повреждения гермафродитных и женских особей травоядными животными, размер популяции, высокая семенная продуктивность женских особей и др. (Ponomarev, Demyanova, 1975a; Dommée et al., 1978; Ashman, Stanton, 1991; Charlesworth, Laporte, 1998; Oak et al., 2018; Gordeeva, Komarevtseva, 2020; Godin et al., 2024).

Помимо гермафродитных и женских особей, у *K. arvensis* в ценопопуляциях встречаются

гиномоноэичные растения. Наличие таких особей отмечено и у других гинодиэичных видов: *Silene littorea* (Casimiro-Soriguer et al., 2013), *Plantago coronopus* (Koelewijn, Van Damme, 1996), *Stellaria nemorum*, *Nepeta pannonica*, *Silene noctiflora* (Demyanova, 1985). Benevides et al. (2013) интерпретировали это как проявление постепенного перехода от гермафродитных особей к женским в ходе эволюции гинодиэии.

Учитывая редкую встречаемость гиномоноэичных особей в популяциях, они часто упускаются из виду при анализе половой дифференциации растений. Тем не менее они дают некоторые интересные сведения, потому что их частота, по-видимому, тесно связана с наличием в популяции различных цитоплазматических факторов мужской стерильности и варьирующими условиями окружающей среды.

У многих гинодиэичных видов пол определяется взаимодействием митохондриальных генов мужской стерильности (которые препятствуют успешному производству пыльцы) с ядерными генами (которые могут восстановить мужскую функцию у особей, имеющих в цитоплазме аллели мужской стерильности; Charlesworth, Laporte, 1998; Dudle et al., 2001; Bailey, Delph, 2007). Генетический механизм развития гиномоноэичных особей у *Plantago coronopus* изучался Koelewijn и Van Damme (1996). Они утверждают, что гиномоноэичный фенотип вызван неполным восстановлением в ядерных локусах мужской фертильности. Соответственно, вероятность обнаружения таких фенотипов увеличивается, когда многие ядерные гены участвуют в восстановлении мужской фертильности. Можно предположить, что генетическая сложность определения мужской стерильности может объяснить редкое появление, а иногда и полное отсутствие гиномоноэичных особей в разных популяциях.

Гиномоноэичные фенотипы также могут подвергаться влиянию факторов окружающей среды, таких как температура. Ряд исследований выявил явное влияние температуры на экспрессию пола, продемонстрировав, что при более высоких температурах у гиномоноэичных особей увеличивается степень мужской стерильности (Van Marrewijk, 1969; Koelewijn, Van Damme, 1996). Напротив, половая экспрессия женских и обоеполюх особей оказалась более стабильной. Следовательно, лабильная

экспрессия гиномоноэичных особей может указывать на приспособление к условиям окружающей среды.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

*Knautia arvensis* образует два типа цветков — обоеполюе и пестичные, встречающиеся на трех вариантах особей — гермафродитные (только обоеполюе цветки), женские (только пестичные цветки) и гиномоноэичные (обоеполюе и пестичные цветки). Обоеполюе цветки полные, тетрациклические, гетеромерные: тетрамерные в околоцветнике и андроее и димерные в гинеце. Краевые цветки флоральных единиц неправильные (трансверсально зигоморфные), срединные — почти правильные (актиноморфные). В пестичных цветках сохраняются рудименты андроеа, представленного стаминодиями, которые не образуют пыльцы. Выявлено три критерия, позволяющие надежно различать цветки разных половых форм: обоеполюе цветки крупнее пестичных; в обоеполюх цветках во время тычиночной стадии развития хорошо заметны пыльники, выступающие за пределы отгиба венчика, в пестичных цветках редуцированные пыльники расположены чуть ниже зева венчика; в обоеполюх цветках до опадания венчиков сохраняются в подсохшем состоянии скрученные тычиночные нити, в пестичных цветках после подсыхания редуцированного андроеа он едва заметен в трубке венчика. В половом спектре восьми изученных ценополюций преобладали обоеполюе особи — от 61.5 до 68.8%. Самый редкий вариант — гиномоноэичные особи: от 2.0 до 6.3%. Не выявлено изменений полового спектра ценополюций в течение пяти лет наблюдений.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-1210112900269.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ashman T.-L., Stanton M.L. 1991. Seasonal variation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae). — Ecology. 72(3): 993–1003.  
<https://doi.org/10.2307/1940599>

- Bailey M.F., Delph L.F. 2007. Sex-ratio evolution in nuclear-cytoplasmic gynodioecy when restoration is a threshold trait. — *Genetics*. 176(4): 2465–2476. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.076554>
- Baker H.G. 1948. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants. — *Proc. Leeds Philos. Literary Soc.* 5(1): 136–139.
- Barrett S.C.H., Hough J. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants. — *J. Exp. Bot.* 64(1): 67–82. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers308>
- Benevides C.R., Haddad I.V.N., Barreira N.P., de Rodarte A.A.T., Galetto L., de Santiago-Fernandes L.D.R., de Lima H.A. 2013. *Maytenus obtusifolia* Mart. (Celastraceae): a tropical woody species in a transitional evolutionary stage of the gynodioecy-dioecy pathway. — *Plant Syst. Evol.* 299(9): 1693–1707. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0826-6>
- [Bobrov] Бобров Е.Г. 1978. Сем. 130. Dipsacaceae Lindl. — Ворсянковые. — В кн.: Флора Европейской части СССР. Т. 3. Л. С. 37–46.
- Casimiro-Soriguer I., Buide M.L., Narbona E. 2013. The roles of female and hermaphroditic flowers in the gynodioecious — gynomonoecious *Silene littorea*: insights into the phenology of sex expression. — *Plant Biol. J.* 15(6): 941–947. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00697.x>
- Cervantes C., Alvarez A., Cuevas E. 2018. Small but attractive: female-biased nectar production and floral visitors in a dimorphic shrub. — *Plant Biol.* 20(1): 160–164. <https://doi.org/10.1111/plb.12653>
- 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>
- Connor H.E. 1965. Breeding systems in New Zealand grasses. VI. Control of Gynodioecism in *Cortaderia richardii* (Endl.) Zotov. — *N. Z. J. Bot.* 3(4): 233–242. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1965.10429017>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — *Amer. Nat.* 148(2): 299–320. <https://doi.org/10.1086/285926>
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — *Бот. журн.* 70(10): 1289–1301.
- Dommeé B., Assouad M.W., Valdeyron G. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. — *Bot. J. Linn. Soc.* 77(1): 17–28. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01369.x>
- Dudle D.A., Mutikainen P., Delph L.F. 2001. Genetics of sex determination in the gynodioecious species *Lobelia siphilitica*: evidence from two populations. — *Heredity*. 86(3): 265–276. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00833.x>
- 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. — *Ann. Bot.* 109(3): 505–519. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr062>
- Etten Van M.L., Chang S.M. 2014. Frequency-dependent pollinator discrimination acts against female plants in the gynodioecious *Geranium maculatum*. — *Ann. Bot.* 114(8): 1769–1778. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu204>
- [Fedorov, Artyushenko] Фёдоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- Franzén M., Larsson M. 2009. Seed set differs in relation to pollen and nectar foraging flower visitors in an insect-pollinated herb. — *Nord. J. Bot.* 27(4): 274–283. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2009.00348.x>
- [Glazunova, Dlusskiy] Глазунова К.П., Длусский Г.М. 2007. Связь между строением цветков и составом опылителей у некоторых ворсянковых (Dipsacaceae) и сложноцветных (Asteraceae) с внешне сходными соцветиями-антодиями. — *Журн. общ. биол.* 68(5): 361–378.
- [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэции в системе APG IV. — *Бот. журн.* 104(5): 669–683. <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>
- [Godin] Годин В.Н. 2023. Половой полиморфизм *Ranunculus acris* (Ranunculaceae) в Московской области. — *Бот. журн.* 108(1): 13–22. <https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- [Godin, Akhmetgarieva] Годин В.Н., Ахметгариева Л.Р. 2019. Гинодиэция *Ajuga reptans* (Lamiaceae) в Московской области. — *Бот. журн.* 104(8): 1211–1227. <https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- [Godin et al.] Годин В.Н., Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. 2023. Гинодиэция у *Nepeta gontscharovii* (Lamiaceae). — *Бот. журн.* 108(2): 155–162. <https://doi.org/10.31857/S0006813623020047>
- Godin V.N., Astashenkov A.Y., Cheryomushkina V.A., Bobokalonov K.A. 2024. Gynodioecy of *Origanum vulgare* ssp. *gracile* (Lamiaceae) in Tajikistan. — *Nord. J. Bot.* 2024(1): e04148. <https://doi.org/10.1111/njb.04148>
- Gordeeva N.I., Komarevtseva E.K. 2020. Variability of the gender spectrum in *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida). — *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 47: 1277–1280. <https://doi.org/10.1134/S1062359020100076>
- Haughn G.W., Somerville C.R. 1988. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. *Dev. Genet.* 9(2): 73–89. <https://doi.org/10.1002/dvg.1020090202>

- Jeon Y.-Ch., Moon H.-K., Kong M.-J., Hong S.-P. 2024. Floral dimorphism of *Elsholtzia angustifolia* (Loes.) Kitag. (Lamiaceae).— *Flora*. 319: 152583. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2024.152583>
- Kamath A., Levin R.A., Miller J.S. 2017. Floral size and shape evolution following the transition to gender dimorphism.— *Amer. J. Bot.* 104(3): 451–460. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600442>
- [Kamelina, Plisko] Камелина О.П., Плиско М.А. 2000. Сем. Dipsacaceae.— В кн.: Сравнительная анатомия семян. Т. 6. СПб. С. 400–407.
- Koelewijn H.P., Van Damme J.M.M. 1996. Gender variation, partial male sterility and labile sex expression in gynodioecious *Plantago coronopus*.— *New Phytol.* 132(1): 67–76. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04510.x>
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Landergott U., Schneller J.J., Holdregger R., Thompson J.D. 2009. Sex ratio variation and spatial distribution of nuclear and cytoplasmic sex determining genes in gynodioecious *Thymus praecox* across altitudinal gradients.— *Evol. Ecol. Res.* 11(1): 23–42.
- Larsson M. 2005. Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae).— *Oecologia*. 146(3): 394–403. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0217-y>
- Lecoq H. 1857. Étude sur la géographie botanique de l'Europe et, en particulier, sur la végétation du plateau central de la France. T. 6. Paris. 480 p.
- Lewis D., Crowe L.K. 1956. The genetics and evolution of gynodioecy.— *Evolution*. 10(2): 115–125. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1956.tb02838.x>
- Linnert G. 1958. Kerngesteuerte Gynodiözie bei *Salvia nemorosa*.— *Z. Indukt. Abstamm. Vererbungslehre*. 89: 36–51. <https://doi.org/10.1007/BF00888499>
- Liu J., Li C.-Q., Dong Y., Yang X., Wang Y.-Z. 2018. Dosage imbalance of B- and C-class genes causes petaloid-stamen relating to F1 hybrid variation.— *BMC Plant Biol.* 18(1): 341. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1562-4>
- Lobo J.A., Ramos D.D.L., Braga A.C. 2016. Visitation rate of pollinators and nectar robbers to the flowers and inflorescences of *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae): effects of floral display size and habitat fragmentation.— *Bot. J. Linn. Soc.* 181(4): 667–681. <https://doi.org/10.1111/boj.12435>
- McCauley D.E., Taylor D.R. 1997. Local population structure and sex ratio: evolution in gynodioecious plants.— *Amer. Nat.* 150(3): 406–420. <https://doi.org/10.1086/286072>
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P. et al. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities.— *Appl. Veg. Sci.* 19(S1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Müller H. 1873. Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig. 478 S.
- Naghiloo S., Claßen-Bockhoff R. 2016. Gradual inhibition of staminate structures results in various degrees of male sterility in *Knautia arvensis*.— *Int. J. Plant Sci.* 177(7): 608–617. <https://doi.org/10.1086/687511>
- Niu Y., Zhang Z.-Q., Liu C.-Q., Li Z.-M., Sun H. 2015. A sexually dimorphic corolla appendage affects pollen removal and floral longevity in gynodioecious *Cyananthus delavayi* (Campanulaceae).— *PLoS ONE*. 10(1): e0117149. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117149>
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae).— *Plant Syst. Evol.* 304(4): 473–484. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4>
- Oskay D. 2017. Reproductive biology of the critically endangered endemic plant *Erodium somanum* in Turkey.— *Turk. J. Bot.* 41(2): 171–179. <https://doi.org/10.3906/bot-1603-9>
- Plack A. 1957. Sexual dimorphism in Labiatae.— *Nature*. 180(4596): 1218–1219. <https://doi.org/10.1038/1801218a0>
- [Ponomarev, Demyanova] Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. 1975а. К изучению гинодиэзии у растений.— *Бот. журн.* 60(1): 3–15.
- [Ponomarev, Demyanova] Пономарев А.П., Демьянова Е.И. 1975b. Выделение нектара в обоеполюх и женских цветках гинодиэцичных растений.— *Биол. науки*. 9: 67–72.
- Ross M.D. 1969. Digenic inheritance of male sterility in *Plantago lanceolata*.— *Can. J. Genet. Cytol.* 11(3): 739–744. <https://doi.org/10.1139/g69-086>
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. II.— *Bibl. Bot.* 17: 1–224.
- Sletvold N., Agren J. 2016. Experimental reduction in interaction intensity strongly affects biotic selection.— *Ecology*. 97(11): 3091–3098. <https://doi.org/10.1002/ecy.1554>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4<sup>th</sup> edition. New York. 937 p.
- Stanton M.L., Young H.J. 1994. Selection for floral character associations in wild radish, *Raphanus sativus* L.— *J. Evol. Biol.* 7(3): 271–285. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1994.7030271.x>
- Szabo Z. 1923. The development of the flower of the Dipsacaceae.— *Ann. Bot.* 37(146): 325–334. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089848>



- Taylor D.R., Olson M.S., McCauley D.E. 2001. A quantitative genetic analysis of nuclear-cytoplasmic male sterility in structured populations of *Silene vulgaris*.— *Genetics*. 158(2): 833–841.  
https://doi.org/10.1093/genetics/158.2.833
- Theißen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house.— *Curr. Opin. Plant Biol.* 4(1): 75–85.  
https://doi.org/10.1016/s1369-5266(00)00139-4
- Tsuji K., Ohgushi T. 2018. Florivory indirectly decreases the plant reproductive output through changes in pollinator attraction.— *Ecol. Evol.* 8(5): 2993–3001.  
https://doi.org/10.1002/ece3.3921
- Van Marrewijk G.A.M. 1969. Cytoplasmic male sterility in *Petunia*. I. Restoration of fertility with special reference to the influence of environment.— *Euphytica*. 18(1): 1–20.  
https://doi.org/10.1007/BF00021977
- Varga S., Soulsbury C.D., John E.A. 2022. Biological Flora of Britain and Ireland: *Knautia arvensis*.— *J. Ecol.* 110(8): 1970–1992.  
https://doi.org/10.1111/1365-2745.13938
- Wang H.-X., Liu H., Moore M.J., Landrein S., Liu B., Zhu Z.-H., Wang, H.-F. 2020. Plastid phylogenomic insights into the evolution of the Caprifoliaceae s.l. (Dipsacales).— *Molec. Phyl. Evol.* 142: 106641.  
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106641

## GYNODIOECY IN *KNAUTIA ARVENSIS* (CAPRIFOLIACEAE)

G. K. Botov<sup>a, #</sup>, V. N. Godin<sup>b, ##</sup>

<sup>a</sup>Moscow Pedagogical State University

Kibalchicha Str., 6, Bldg. 3, Moscow, 129164, Russia

<sup>b</sup>Central Siberian Botanical Garden SB RAS

Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia,

<sup>#</sup>e-mail: grishenka.botov@mail.ru

<sup>##</sup>e-mail: vn.godin@mpgu.su

The gynodioecy of the herbaceous polycarpic *Knautia arvensis* was studied in the Moscow Region. Eight populations were examined from 2020 to 2024. The plants form two types of flowers, bisexual and pistillate, on three types of individuals: hermaphrodite (only bisexual flowers), female (only pistillate flowers), and gynomonoeious (bisexual and pistillate flowers). The bisexual flowers are complete, tetracyclic, with tetramerous perianth and androecium, and dimerous gynoecium. The marginal flowers of the floral units are irregular (transversely zygomorphic), the median ones are nearly regular (actinomorphic). In the pistillate flowers, rudiments of the androecium are preserved, represented by staminodes that do not produce pollen. Three criteria were revealed to distinguish the flowers of different sexual types: size differences (bisexual flowers are larger than pistillate ones); the ratio of the length of corolla tube to stamen filaments, and the degree of the androecium preservation after the flower fading. In the sex ratio of the eight populations, the hermaphrodite plants prevailed, from 61.5 to 68.8%. The gynomonoeious variant was the rarest, from 2.0 to 6.3%. No changes in the sex ratio in the populations were found over the five years of observation. The size dimorphism of bisexual and pistillate flowers and the presence of gynomonoeious individuals in gynodioecious species are discussed.

**Keywords:** gynodioecy, gynomonoeicy, *Knautia arvensis*, sex ratio

### ACKNOWLEDGEMENTS

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

### REFERENCES

- Ashman T.-L., Stanton M.L. 1991. Seasonal variation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae).— *Ecology*. 72(3): 993–1003.  
https://doi.org/10.2307/1940599
- Bailey M.F., Delph L.F. 2007. Sex-ratio evolution in nuclear-cytoplasmic gynodioecy when restoration is a threshold trait.— *Genetics*. 176(4): 2465–2476.  
https://doi.org/10.1534/genetics.107.076554
- Baker H.G. 1948. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoeious species of flowering plants.— *Proc. Leeds Philos. Literary Soc.* 5(1): 136–139.
- Barrett S.C.H., Hough J. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants.— *J. Exp. Bot.* 64(1): 67–82.  
https://doi.org/10.1093/jxb/ers308
- Benevides C.R., Haddad I.V.N., Barreira N.P., de Roldarte A.A.T., Galetto L., de Santiago-Fernandes L.D.R., de Lima H.A. 2013. *Maytenus obtusifolia*

- Mart. (Celastraceae): a tropical woody species in a transitional evolutionary stage of the gynodioecy-dioecy pathway.— *Plant Syst. Evol.* 299(9): 1693–1707. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0826-6>
- Bobrov E.G. 1978. Fam. 130. Dipsacaceae Lindl.— In: *Flora of the European part of the USSR*. Vol. 3. Leningrad. P. 37–46 (In Russ.).
- Casimiro-Soriguer I., Buide M.L., Narbona E. 2013. The roles of female and hermaphroditic flowers in the gynodioecious — gynomonoecious *Silene littorea*: insights into the phenology of sex expression.— *Plant Biol. J.* 15(6): 941–947. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00697.x>
- Cervantes C., Alvarez A., Cuevas E. 2018. Small but attractive: female-biased nectar production and floral visitors in a dimorphic shrub.— *Plant Biol.* 20(1): 160–164. <https://doi.org/10.1111/plb.12653>
- 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>
- Connor H.E. 1965. Breeding systems in New Zealand grasses. VI. Control of Gynodioecism in *Cortaderia richardii* (Endl.) Zotov.— *N. Z.J. Bot.* 3(4): 233–242. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1965.10429017>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size.— *Amer. Nat.* 148(2): 299–320. <https://doi.org/10.1086/285926>
- Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants.— *Bot. Zhurn.* 70(10): 1289–1301 (In Russ.).
- Dommeé B., Assouad M.W., Valdeyron G. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L.— *Bot. J. Linn. Soc.* 77(1): 17–28. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01369.x>
- Dudle D.A., Mutikainen P., Delph L.F. 2001. Genetics of sex determination in the gynodioecious species *Lobelia siphilitica*: evidence from two populations.— *Heredity*. 86(3): 265–276. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00833.x>
- 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.— *Ann. Bot.* 109(3): 505–519. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr062>
- Etten Van M.L., Chang S.M. 2014. Frequency-dependent pollinator discrimination acts against female plants in the gynodioecious *Geranium maculatum*.— *Ann. Bot.* 114(8): 1769–1778. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu204>
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1975. *Organographia illustrata plantarum vascularum*. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Franzén M., Larsson M. 2009. Seed set differs in relation to pollen and nectar foraging flower visitors in an insect-pollinated herb.— *Nord. J. Bot.* 27(4): 274–283. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2009.00348.x>
- Glazunova K.P., Dlusskiy G.M. 2007. Interrelation between flower structure and pollen vector composition in some Dipsacaceae and Asteraceae with externally similar anthodia.— *Zhurn. Obsh. Biol.* 68(5): 361–378 (In Russ.).
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system.— *Bot. Zhurn.* 104(5): 669–683 (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>
- Godin V.N., Akhmetgarieva L.R. Gynodioecy of *Ajuga reptans* (Lamiaceae) in Moscow region.— *Bot. Zhurn.* 104(8): 1211–1227 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- Godin V.N., Astashenkov A.Y., Cheryomushkina V.A. 2023. Gynodioecy in *Nepeta gontscharovii* (Lamiaceae).— *Bot. Zhurn.* 108(2): 155–162 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813623020047>
- Godin V.N., Astashenkov A.Y., Cheryomushkina V.A., Bobokalonov K.A. 2024. Gynodioecy of *Origanum vulgare* ssp. *gracile* (Lamiaceae) in Tajikistan.— *Nord. J. Bot.* 2024(1): e04148. <https://doi.org/10.1111/njb.04148>
- Godin V.N. 2023. Sexual polymorphism of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae) in the Moscow region.— *Bot. Zhurn.* 108(1): 13–22 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- Gordeeva N.I., Komarevtseva E.K. 2020. Variability of the gender spectrum in *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida).— *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 47: 1277–1280. <https://doi.org/10.1134/S1062359020100076>
- Haughn G.W., Somerville C.R. 1988. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. *Dev. Genet.* 9(2): 73–89. <https://doi.org/10.1002/dvg.1020090202>
- Jeon Y.-Ch., Moon H.-K., Kong M.-J., Hong S.-P. 2024. Floral dimorphism of *Elsholtzia angustifolia* (Loes.) Kitag. (Lamiaceae).— *Flora*. 319: 152583. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2024.152583>
- Kamath A., Levin R.A., Miller J.S. 2017. Floral size and shape evolution following the transition to gender dimorphism.— *Am. J. Bot.* 104(3): 451–460. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600442>
- Kamelina O.P., Plisko M.A. 2000. Fam. Dipsacaceae.— In: *Comparative anatomy of seeds*. Vol. 6. Saint-Petersburg. P. 400–407.
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.

- Koelewijn H.P., Van Damme J.M.M. 1996. Gender variation, partial male sterility and labile sex expression in gynodioecious *Plantago coronopus*.— *New Phytol.* 132(1): 67–76.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04510.x>
- Larsson M. 2005. Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae).— *Oecologia.* 146(3): 394–403.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0217-y>
- Landergott U., Schneller J.J., Holdregger R., Thompson J.D. 2009. Sex ratio variation and spatial distribution of nuclear and cytoplasmic sex determining genes in gynodioecious *Thymus praecox* across altitudinal gradients. — *Evol. Ecol. Res.* 11(1): 23–42.
- Lecoq H. 1857. Étude sur la géographie botanique de l'Europe et, en particulier, sur la végétation du plateau central de la France. T. 6. Paris. 480 p.
- Lewis D., Crowe L.K. 1956. The genetics and evolution of gynodioecy. — *Evolution.* 10(2): 115–125.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1956.tb02838.x>
- Linnert G. 1958. Kerngesteuerte Gynodiözie bei *Salvia nemorosa*. — *Z. Indukt. Abstamm. Vererbungs.* 89: 36–51.  
<https://doi.org/10.1007/BF00888499>
- Liu J., Li C.-Q., Dong Y., Yang X., Wang Y.-Z. 2018. Dosage imbalance of B- and C-class genes causes petaloid-stamen relating to F1 hybrid variation. — *BMC Plant Biol.* 18(1): 341.  
<https://doi.org/10.1186/s12870-018-1562-4>
- Lobo J.A., Ramos D.D.L., Braga A.C. 2016. Visitation rate of pollinators and nectar robbers to the flowers and inflorescences of *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae): effects of floral display size and habitat fragmentation. — *Bot. J. Linn. Soc.* 181(4): 667–681.  
<https://doi.org/10.1111/boj.12435>
- McCauley D.E., Taylor D.R. 1997. Local population structure and sex ratio: evolution in gynodioecious plants. — *Amer. Nat.* 150(3): 406–420.  
<https://doi.org/10.1086/286072>
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P. et al. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. — *Appl. Veg. Sci.* 19(S1): 3–264.  
<https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Müller H. 1873. Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig. 478 S.
- Naghiloo S., Claßen-Bockhoff R. 2016. Gradual inhibition of staminate structures results in various degrees of male sterility in *Knautia arvensis*. — *Int. J. Plant Sci.* 177(7): 608–617.  
<https://doi.org/10.1086/687511>
- Niu Y., Zhang Z.-Q., Liu C.-Q., Li Z.-M., Sun H. 2015. A sexually dimorphic corolla appendage affects pollen removal and floral longevity in gynodioecious *Cyananthus delavayi* (Campanulaceae). — *PLoS ONE.* 10(1): e0117149.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117149>
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae). — *Plant Syst. Evol.* 304(4): 473–484.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4>
- Oskay D. 2017. Reproductive biology of the critically endangered endemic plant *Erodium somanum* in Turkey. — *Turk. J. Bot.* 41(2): 171–179.  
<https://doi.org/10.3906/bot-1603-9>
- Plack A. 1957. Sexual dimorphism in Labiatae. — *Nature.* 180(4596): 1218–1219.  
<https://doi.org/10.1038/1801218a0>
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. 1975a. To the study of gynodioecy in plants. — *Bot. Zhurn.* 60(1): 3–15 (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. 1975b. Nectar secretion in perfect and female flowers of gynodioecious plants. — *Biol. nauki.* 9: 67–72 (In Russ.).
- Ross M.D. 1969. Digenic inheritance of male sterility in *Plantago lanceolata*. — *Can. J. Genet. Cytol.* 11(3): 739–744.  
<https://doi.org/10.1139/g69-086>
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. II. — *Bibl. Bot.* 17: 1–224.
- Sletvold N., Agren J. 2016. Experimental reduction in interaction intensity strongly affects biotic selection. — *Ecology.* 97(11): 3091–3098.  
<https://doi.org/10.1002/ecy.1554>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Stanton M.L., Young H.J. 1994. Selection for floral character associations in wild radish, *Raphanus sativus* L. — *J. Evol. Biol.* 7(3): 271–285.  
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1994.7030271.x>
- Szabo Z. 1923. The development of the flower of the Dipsacaceae. — *Ann. Bot.* 37(146): 325–334.  
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089848>
- Taylor D.R., Olson M.S., McCauley D.E. 2001. A quantitative genetic analysis of nuclear-cytoplasmic male sterility in structured populations of *Silene vulgaris*. — *Genetics.* 158(2): 833–841.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/158.2.833>
- Theißen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. — *Curr. Opin. Plant Biol.* 4(1): 75–85.  
[https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(00\)00139-4](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(00)00139-4)
- Tsuji K., Ohgushi T. 2018. Florivory indirectly decreases the plant reproductive output through changes in pollinator attraction. — *Ecol. Evol.* 8(5): 2993–3001.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.3921>

- Van Marrewijk G.A.M. 1969. Cytoplasmic male sterility in *Petunia*. I. Restoration of fertility with special reference to the influence of environment. — *Euphytica*. 18(1): 1–20.  
<https://doi.org/10.1007/BF00021977>
- Varga S., Soulsbury C.D., John E.A. 2022. Biological Flora of Britain and Ireland: *Knautia arvensis*. — *J. Ecol.* 110(8): 1970–1992.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13938>
- Wang H.-X., Liu H., Moore M.J., Landrein S., Liu B., Zhu Z.-H., Wang H.-F. 2020. Plastid phylogenomic insights into the evolution of the Caprifoliaceae s.l. (Dipsacales). — *Molec. Phyl. Evol.* 142: 106641.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106641>