

ПОЛОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ *THYMUS ELEGANS* SERG. (LAMIACEAE JUSS.) В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

Ю.А. БАНАЕВА, Н.И. ГОРДЕЕВА

SEX DIFFERENTIATION OF *THYMUS ELEGANS* SERG. (LAMIACEAE JUSS.) IN THE FOREST-STEPPE ZONE OF NOVOSIBIRSK OBLAST

YU.A. BANAEVA, N.I. GORDEYEVA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7 (383) 330–19–86; e-mail: banaeva@csbg.nsc.ru, hed@academ.org

Изучена половая дифференциация эндемика Сибири *Thymus elegans* Serg. в условиях лесостепной зоны Новосибирской области. Установлено, что основным типом половой дифференциации вида является гиномоноэция. Выделены три типа цветков: обоеполые, женские и частично андростерильные.

Ключевые слова: половая дифференциация, гиномоноэция, *Thymus elegans*.

Sex differentiation of the Siberian endemic *Thymus elegans* Serg. was studied in the forest-steppe zone of Novosibirsk Oblast. The main type of sex differentiation of the species is gynomonoeicy. Three types of flowers were determined: hermaphroditic, female and partly androsterile.

Key words: sex differentiation, gynomonoeicy, *Thymus elegans*.

ВВЕДЕНИЕ

Под половой дифференциацией понимается совокупность половых различий на разных структурных уровнях организации биологических систем как следствие механизмов детерминации пола (Старшова, 2000). Формы выражения пола у растений чрезвычайно разнообразны. Почти всем половым типам свойственен полиморфизм цветков. Широкое распространение полиморфных цветков обусловлено, прежде всего, наличием двух основных типов цветков — однополых и обоеполых, и значительным распространением в случае обоеполости явлений стерильности. Мужская стерильность изменяет свободный генетический обмен, тем самым, влияя на распределение признаков в популяциях. Большинство ботаников считают исходным типом для многих таксонов покрытосеменных растений обоеполый тип цветка, от него произошли однополые цветки (Тахтаджян, 1966). Изучение половой дифференциации позволит лучше понять механизмы микроэволюционных процессов, происходящих в родах с разнообразием трудно дифференцируемых форм, которым

придается различное систематическое значение. В связи с этим, представляют интерес виды, характеризующиеся наличием и обоеполых, и раздельнополых цветков.

Для большинства видов рода *Thymus* L. характерно явление гинодиэтии, или женской двудомности (Верецагина, 1980; Демьянова, 1990; Кордюм, Глущенко, 1976; Domme, et al., 1978; Plack, 1957) — половой тип, при котором в популяции одного вида присутствуют гермафродитные особи и особи с функционально женскими цветками (Демьянова, 2000). Еще Ч. Дарвин (Darwin, 1877) при исследовании популяций *Th. serpyllum* L. и *Th. vulgaris* L. в Англии установил морфологические различия цветков и различие в весе семян у разных половых типов цветков. Огромная работа по изучению биологических особенностей видов рода *Thymus* была проведена в свое время Е.Е. Гогиной, обобщенная впоследствии в монографию «Изменчивость и формообразование в роде Тимьян» (1990). Особенности половой дифференциации сибирских видов рода *Thymus* до сих пор недостаточно исследованы.

Целью нашей работы было изучение специфики половой дифференциации эндемика Сибири *Th. elegans* Serg. в условиях лесостепной зоны Новосибирской области. В природе вид встречается в Горном Алтае, Хакасии, Тыве на скалах, закустаренных долинных лугах, по степным склонам

(Сергиевская, 1964; Флора..., 1997). Это небольшой слабо одревесневший полукустарничек с 5–40 ортогрозными репродуктивными побегами до 20–30 см высоты. Соцветия рыхловатые, в нижней части расставленные. Чашечки зеленые до 4 мм длины. Венчики розовые до 5 мм длины.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Популяция *Th. elegans* была обнаружена на участках каменисто-щебнистой злаково-разнотравно-тимянниковой степи в Горном Алтае в окрестностях пос. Иня. Затем растения были размножены вегетативно путем деления куста и высажены на экспериментальном участке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск). Ранее были изучены особенности морфологии, сезонного развития, динамика продуктивности и содержания эфирного масла у данного вида в условиях лесостепной зоны Новосибирской области (Калинкина и др., 1994; Банаева и др., 2006; Cheryomushkina et al., 2007). Особенности сексуализации определяли в течение вегетационного периода начиная с фазы бутонизации в 2006–2008 гг. на 30–40 модельных побегах разных особей, выбранных случайно. Изучение ритма цветения модельных побегов и определение пола цветков производили визуально через каждые 3–4 дня. При этом на схемах соцветий отмечалось число бутонизирующих, цветущих и отцветших цветков в каждом дихазии. При описании морфологии цветков и названии половых типов цветков использовали классические источники и последние методические рекомендации (Федоров, Артющенко, 1975; Старшова, 1993; Эмбриология..., 1994; Gender, 1999;

Эмбриология..., 2000; Годин, 2007). Специальной терминологии для обозначения сочетаний разных половых типов цветков на отдельных побегах не существует. Для обозначения побегов, несущих цветки разной половой формы мы использовали терминологию, аналогичную с терминологией половой дифференциации особи в целом (Старшова, Баранникова, 1998). Частично андростерильными цветками мы считаем те, у которых имеется от одной до нескольких тычинок с укороченной тычиночной нитью и редуцированным пыльником (Старшова, 1996). Морфометрический анализ разных половых форм был сделан на 500 экземплярах цветков. Параметры цветков измеряли под биноклем с помощью окулярмикронметра при увеличении 8 × 2. Фотографии сделаны на микроскопе Discovery с программным обеспечением AxioVision. Для каждого цветка учитывались 13 показателей: длина, ширина верхней и нижней губы чашечки; длина, ширина верхней губы венчика; длина нижней губы венчика; ширина средней доли нижней губы венчика, длина верхней и нижней тычинок; длина столбика и рыльца пестика; диаметр завязи. Для каждого изучаемого показателя определяли среднее значение, ошибку, коэффициент вариации (Зайцев, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование половой дифференциации *Th. elegans* показало, что у данного вида в условиях лесостепной зоны Новосибирской области наблюдается явление гиномоноэпии, т.е. когда на одной особи одновременно присутствуют как полноценно развитые обоеполые цветки, так и пестичные цветки (Меликян, 2000). На органном уровне нами было выделено три типа цветков – обоеполые, пестичные и частично андростерильные цветки (рис. 1). Как показывают исследования, морфометрические параметры цветков разных половых типов *Th. elegans* варьируют от 2.48 до 21.98 % (табл. 1). Наименее переменными признаками оказались длина верхней и нижней губы чашечки и диаметр завязи.

Обоеполые цветки зигоморфные. Цветоножка короткая, тонкая, опушенная, боковая. Цветоложе плоское, голое. Чашечка двучленная 3.55 мм длиной, подпестичная, сросшаяся, трехзубчато-лопастная с отстающими от венчика чашелистиками, колокольчатой формы, непадающая и увядающая после цветения, ребристая, реснитчатая по краю, с железками. Венчик, зигоморфный, спайнолепестный, двугубый, опадающий после цветения цветка. Трубка венчика прямая, удлинненная, воронковидная, опушенная. Отгиб венчика отклоненный. Зев венчика расширенный. Верхняя губа венчика 4.57 мм цельная, нижняя 5.36 мм — трехлопастная. Окраска венчика однотонная, розоватая.

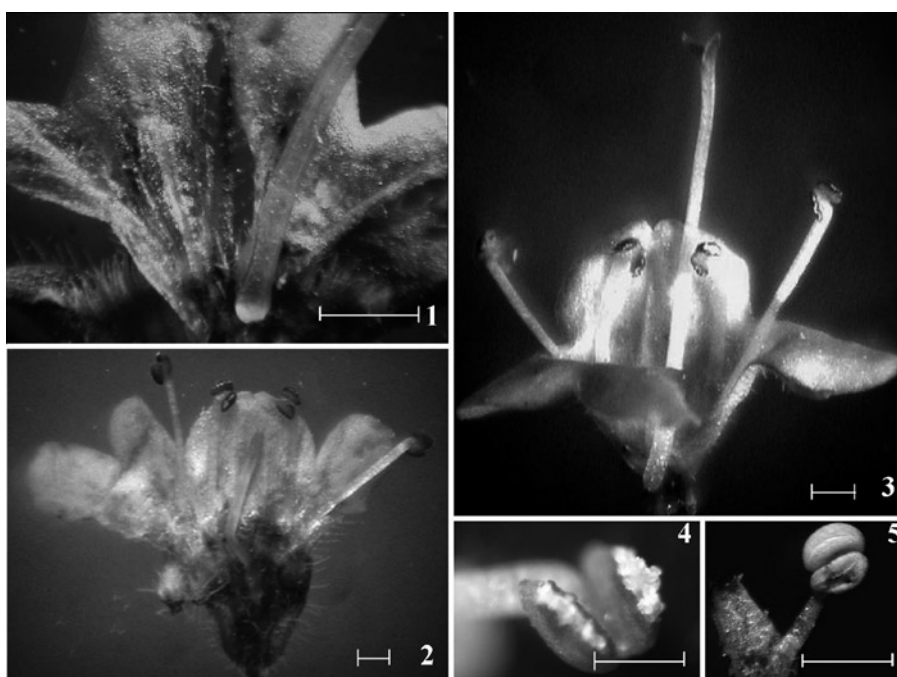


Рис. 1. Половые типы цветков *Th. elegans*.

1 — пестичный цветок; 2 — обоеполюый цветок (мужская фаза); 3 — обоеполюый цветок; 4 — пыльник с пыльцой; 5 — недоразвитая тычинка частично андростерильного цветка. Линия — 1 мм.

Таблица 1

Морфометрические показатели разных половых типов цветков *Thymus elegans*

Признаки ¹	Обоеполюый цветок	Частично андростерильный цветок	Пестичный цветок
Длина верхней губы чашечки	3.40 ± 0.014 6.19 ²	3.45 ± 0.035 7.19	3.25 ± 0.045 7.65
Ширина верхней губы чашечки	2.08 ± 0.012 9.06	2.07 ± 0.030 10.30	1.93 ± 0.040 7.65
Длина нижней губы чашечки	3.55 ± 0.014 6.13	3.56 ± 0.033 6.55	3.38 ± 0.046 7.64
Ширина нижней губы чашечки	1.26 ± 0.004 10.14	1.20 ± 0.011 12.64	1.08 ± 0.013 12.96
Длина верхней губы венчика	4.57 ± 0.015 5.54	4.10 ± 0.066 12.09	3.59 ± 0.053 8.24
Ширина верхней губы венчика	2.49 ± 0.005 3.27	2.23 ± 0.034 11.35	1.99 ± 0.043 12.15
Длина нижней губы венчика	5.36 ± 0.019 6.08	4.78 ± 0.079 12.52	4.16 ± 0.061 8.11
Ширина средней доли нижней губы венчика	1.54 ± 0.006 6.56	1.39 ± 0.022 11.96	1.22 ± 0.023 10.59
Длина пестика	5.68 ± 0.039 11.45	4.90 ± 0.099 14.60	4.19 ± 0.054 7.23
Длина рыльца пестика	0.49 ± 0.003 11.51	0.49 ± 0.007 10.67	0.48 ± 0.009 10.36
Диаметр завязи	0.53 ± 0.002 5.69	0.52 ± 0.004 5.38	0.50 ± 0.002 2.48
Длина нижней тычинки	2.94 ± 0.015 11.75	2.14 ± 0.047 21.98	—
Длина верхней тычинки	2.49 ± 0.014 13.52	2.13 ± 0.079 17.90	—

Примечание. ¹ — морфометрические показатели приведены в мм. ² — под чертой коэффициент вариации, %. Прочерк означает отсутствие органа цветка.

Тычинки фертильные, приросшие к трубке венчика, околопестичные, раздвинутые, двусильные (две длинные — 2.94 мм длиной, две короткие — 2.49 мм длиной), длиннее венчика. Тычиночная нить, шиловидная, длинная, голая, гладкая. Связник соединяется с тычиночной нитью с помощью сочленения. Пыльники четырехгнездные, эллиптические, однообразные, открываются продольной щелью, теки сближенные. Пыльцевые зерна округлые, беловатые. Андроцей свободный, тетрамерный. Пестик простой 5.68 мм. Завязь верхняя, шаровидная, с выпяченными гнездами, гладкая, четырехгнездная. Столбик прямостоячий, очень длинный. Рыльце 0.49 мм длиной голое, верхушечное, расчлененное, доли линейные, отвернутые. Гинецей однопестичный.

Пестичные цветки характеризуются превращением тычинок в стаминодии. Размеры пестичных цветков и морфометрические показатели их составных частей меньше, чем у обоеполюх. Наибольшие различия пестичных цветков в сравнении с обоеполюми наблюдаются по параметрам венчика: длина и ширина верхней губы (соответственно в 1.27 и 1.25 раза) и длина и ширина нижней губы (1.29 и 1.26 раза). Размеры венчика и чашечки варьируют сильнее, чем в случае с обоеполюм цветком (от 7.65 % до 12.96 %); показатели пестика более стабильны.

Частично андростерильные цветки характеризуются разной степенью редукции андроцея. Размеры данного типа цветков занимают проме-

жуточное положение между обоеполюми и пестичными цветками, при этом величина чашечки не отличается достоверно от показателей обоеполого цветка; размеры отдельных частей венчика меньше, чем у обоеполюх цветков, но больше, чем у пестичных. Морфометрические показатели цветка этого типа варьируют, в целом, сильнее, чем у других типов цветков (от 6.55 до 21.98 %). Наибольшей изменчивостью отличаются тычинки этого типа цветков, они более короткие, в числе от 4 до 1, с нескрывающимися пыльниками. Цветки переходного типа являются функционально женскими.

На организменном уровне нами выделены два типа побегов: обоеполюе и гиномоноэцичные. На обоеполюх побегах встречаются только обоеполюе цветки. Гиномоноэцичные побеги характеризуются наличием всех трех типов цветков. Е.Е. Гогина (1990) в свое время неоднократно отмечала, что женская двудомность не свойственна видам рода *Thymus*, у которых преобладают вегетативно размножающиеся стелющиеся формы растений. Природные популяции этих видов характеризуются также пониженной семенной продуктивностью, что, вероятно, обусловлено минимальной степенью выражения самосовместимости органов размножения. Для исследуемого нами вида *Th. elegans* характерно преобладание на побегах обоеполого типа цветка.

Соцветие *Th. elegans* - тирс, рыхловатое, в нижней части расставленное. Среднее число дихазиев

Таблица 2

Число цветков в дихазиях главного генеративного побега *Th. elegans*

№ дихазия	1	2	3	4	5	6	7	8	9	среднее
Общее кол-во цветков	14.6±1.56	26.5±1.54	30.6±1.24	29.9±1.57	27.8±1.26	24.6±1.33	18.0±1.10	16.0±1.25	15.1±1.18	23.2±0.60
Кол-во цветков с редуцированными тычинками	<u>0.20±0.10</u> 1.40*	<u>0.17±0.07</u> 0.64	<u>0.40±0.19</u> 1.31	<u>0.10±0.06</u> 0.33	<u>0.03±0.03</u> 0.11	<u>0.14±0.08</u> 0.57	<u>0.10±0.05</u> 0.56	<u>0.05±0.05</u> 0.31	<u>0.08±0.08</u> 0.53	<u>0.16±0.03</u> 0.69

Примечание. * — % цветков с редуцированными тычинками.

Таблица 3

Число цветков разных половых типов на модельных побегах *Thymus elegans* по фенофазам

Фенофаза	Число цветков на модельный побег, шт.		
	обоеполюе	пестичные и частично андростерильные	общее число
Начало цветения	<u>38.5±3.71</u>	<u>0.9±0.43</u>	<u>39.4±3.95</u>
	97.72	2.28	100
Массовое цветение	<u>71.9±8.10</u>	<u>0.3±0.11</u>	<u>72.2±8.08</u>
	99.58	0.42	100
Начало плодоношения	<u>44.1±7.28</u>	<u>0.5±0.16</u>	<u>44.6±7.32</u>
	98.88	1.12	100

Примечание. В знаменателе % от общего числа цветков.

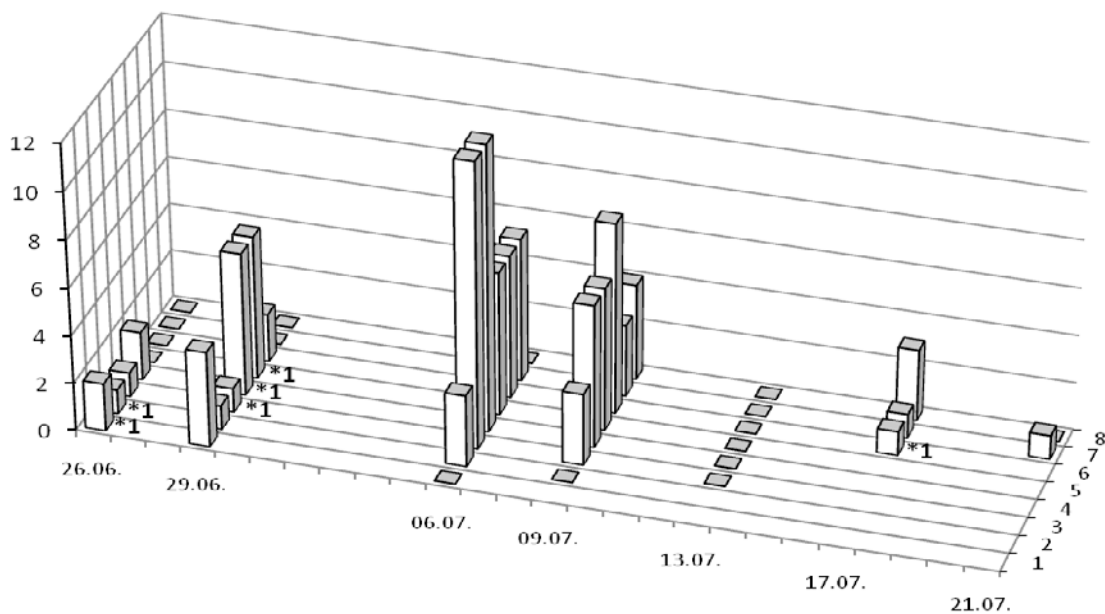


Рис. 2. Динамика образования цветков разных половых типов на модельном побеге *Th. elegans*

По оси абсцисс — дата наблюдения (26.06–29.06 — фаза начала цветения, 06.07–09.07 — фаза массового цветения, 13.07–21.07 — фаза начала плодоношения), по оси ординат — количество раскрытых цветков в дихазии, шт., по оси аппликат — номера дихазиев в соцветии побега. *1 — количество пестичных и частично андростерильных цветков

в соцветии 7.2 ± 0.4 , максимально наблюдаемое число дихазиев — 11. Распускание цветков по побегу идет от 2–3-го дихазия вниз и верх. Изучение распределения цветков на побеге показало, что наименьшее количество цветков имеют первые и последние верхние дихазии соцветия (менее 20 шт.), наибольшее количество цветков наблюдается в дихазиях, расположенных в центральной части соцветия — от 25 до 31 шт. (табл. 2). Пестичные цветки и частично андростерильные цветки не приурочены к какой-либо определенной части соцветия, но появляются в единичных экземплярах в фазы «начало цветения» и «начало плодоношения» (рис. 2). Было установлено, что доля пестичных

цветков у *Th. elegans* не велика и составляет около 1 % от общего числа исследованных цветков (табл. 3). Наблюдение за развитием цветков показало, что в течение первых двух дней обоеполый цветок проходит мужскую стадию развития — протерандрия (тычинки развиваются раньше пестиков). Столбик постепенно перерастает верхнюю губу венчика и выходит на уровень тычинок, после этого раскрываются лопасти рыльца пестика. Женская фаза развития обоеполых цветков длится около 2–3 дней. Продолжительность цветения одного цветка у всех установленных типов составляет в среднем 4–5 дней. Длительная сухая жаркая погода приводит к сокращению продолжительности цветения.

ВЫВОДЫ

1. Основным типом половой дифференциации у *Thymus elegans* в условиях лесостепной зоны Новосибирской области является гиномоноэция.
2. На органном уровне выделено три половых типа цветков — обоеполые, пестичные и частично андростерильные цветки.
3. Пестичные и частично андростерильные цвет-

- ки появляются, в основном, в единичных экземплярах в фенофазах «начало цветения» и «начало плодоношения».
4. Доля пестичных и частично андростерильных цветков составляет около 1 % от общего числа цветков. Закономерность в распределении данных типов цветков по соцветию не обнаружена.

ЛИТЕРАТУРА

- Банаева Ю.А., Гордеева Н.И., Гуськова И.Н. Биологические особенности *Thymus serpyllum* L. s.l. (*Lamiaceae*) при интродукции в Новосибирскую область // Раст. ресурсы. 2006. Вып. 4. С. 22–28.
- Верещагина В.А. Гинодиэция, клейстогамия и гетеростилия у покрытосеменных (морфологические и эмбриологические аспекты): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1980. 36 с.
- Гогина Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М., 1990. 208 с.
- Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 2. С. 98–108.
- Демьянова Е.И. Гинодиэция. // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 78–82.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 36 с.
- Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
- Калинкина Г.И., Тихонов В.Н., Гуськова И.Н., Зарубина Л.А., Таран Д.Д. Химический состав и фармакологические свойства эфирного масла *Thymus serpyllum* L. s.l., выращиваемого в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН // Раст. ресурсы. 1994. Вып.3. С. 66–70.
- Кордюм Е.Л., Глущенко Г.И. Цитозембриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев, 1976. 200 с.
- Меликян А.П. Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 73–75.
- Сергиевская Л.П. Род тимьян *Thymus* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1964. Т. 12. Ч. 2. С. 3434–3440.
- Старшова Н.П. Популяционные аспекты детерминации пола // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 88–93.
- Старшова Н.П. Программно-методические подходы к исследованию половой дифференциации (на примере *Silene borysthenica* (Grun.) Walters) // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений // Тр. БИН РАН. 1993. Вып. 8. С. 64–75.
- Старшова Н.П. Частичная андростерильность популяций некоторых представителей семейства Caryophyllaceae // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 64–74
- Старшова Н.П., Баранникова Н.Н. Половая дифференциация ценопопуляций *Dianthus stenocalyx* (*Caryophyllaceae*) как составная часть системы семенного размножения // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 79–90.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 612 с.
- Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., 1975. 351 с.
- Флора Сибири. Т. 11: *Pyrolaceae* — *Lamiaceae* (*Labiatae*) / Сост. В.М. Доронькин, Н.К. Ковтонюк, В.В. Зуев и др. Новосибирск, 1997. 296 с.
- Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы цветка / Под ред. Т.Г. Батыгиной. СПб., 1994. 508 с.
- Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции / Под редакцией Т.Г. Батыгиной. СПб., 2000. 640 с.
- Cheryomushkina V.A., Banaeva Y.A., Gontar E.M., Gordееva N.I., Kurochkina N.Yu. Study of some medicinal plants in Central Siberian Botanical Garden // Monographs of botanical gardens / Ed. by Jan J. Rybczynski, Jerzy T. Puchalski. Warsaw, 2007. Vol. 1. P.121–125.
- Darwin C. The different forms of flowers on plants of the some species. London, 1877. 352 с.
- Dommeє B., Assouad M.W., Valdeyron G. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. // Bot. J. Linn. Soc. 1978. Vol. 77. № 1. P. 17–28.
- Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin, 1999. 305 с.
- Plack A. Sexual dimorphism in *Labiatae* // Nature. 1957. Vol. 180. P. 1218–1219.