

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

DOI: 10.15372/RMAR20240201

БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ *GALIUM ODORATUM* (RUBIACEAE)

В.Н. Годин

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия; vn.godin@mpgi.su

Изучены антэкологические особенности многолетнего травянистого длиннокорневищного поликарпического растения *Galium odoratum* (L.) Scop. в Московской области. Наблюдения проведены в 2021–2023 гг. по общепринятым методикам. При низкой освещенности (не более 15 % от полного солнечного света) его особи образуют только обоеполые цветки. При увеличении степени освещенности (до 60 % от полного солнечного света в ясную погоду) на особях формируются обоеполые и тычиночные цветки. Обоеполые цветки *G. odoratum* строго протандричны. Продолжительность жизни обоеполых цветков составляла 12–14 суток, тычиночных – до 2 дней. Раскрывание цветков в синфлоресценции и в ее структурных единицах (дихазиях) происходит в четкой последовательности, согласно порядку ветвления побега, на котором формируются цветки. По соотношению числа пыльцевых зерен и семязачатков в обоеполых цветках (от 1358 до 3010), *G. odoratum* относится к факультативным ксеногамным растениям. В локусах с повышенной степенью освещенности обоеполые и тычиночные цветки *G. odoratum* характеризуются утренним ритмом раскрытия с максимумом в 8 часов утра. При низкой степени освещения цветки раскрываются на несколько часов позже.

Ключевые слова: *Galium odoratum*, андромоноэция, биология цветения.

Для цитирования: Годин В.Н. 2024. Биология цветения *Galium odoratum* (Rubiaceae). *Растительный мир Азиатской России*. 17(2):101–108. DOI: 10.15372/RMAR20240201

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Rubiaceae Juss. обладает крайне интересными антэкологическими особенностями, среди которых можно отметить следующие: вторичное преподнесение пыльцы, гетеростилия и наличие однополых цветков (Schumann, 1891; Bir Bahadur, 1968; Anderson, 1973; Robbrecht, 1988; Puff et al., 1996). Вторичное преподнесение пыльцы наблюдается в тех случаях, когда пыльца высыпается из пыльников перед или в начале цветения и откладывается в другой части цветка, откуда опылители переносят ее на рыльца других цветков (Ladd, 1994; Puff et al., 1996; Xu et al., 2022). У Rubiaceae это явление встречается исключительно у древесных представителей в условиях тропиков и считается признаком, характерным для анцестрального типа (Ladd, 1994; Puff et al., 1996). Другая отличительная особенность этого семейства – широкое распространение гетеростилии (Bir Bahadur, 1968). Примерно половина его видов характеризуется наличием дистилии, тогда как тристилия описана лишь у единичных представителей (Naiki, 2012). До сих пор не установлена причина такой большой встречаемости гетеростилии у Rubiaceae (Anderson, 1973). В-третьих, в этом семействе отмечается широкий спектр половых форм: андромоноэция, ги-

номоноэция, тримоноэция, гинодиэция, субдиэция, диэция, полигамодиэция, андродиэция и, возможно, триэция (Dempster, 1973; Puff, 1978, 1986; Демьянова, 1985; Soza, Olmstead, 2010; Годин, 2019, 2020; Wong et al., 2019). К сожалению, точные количественные данные о половом спектре семейства отсутствуют. Тем не менее, по данным E. Robbrecht (1988), примерно у 10 % родов семейства образуются однополые цветки. Все эти три особенности, несомненно, представляют собой адаптации для обеспечения ксеногамии и снижения вероятности автогамии. Однако, многие важные составляющие антэкологических исследований для представителей этого семейства, особенно произрастающих в умеренных широтах, крайне отрывочны.

Род *Galium* L. – самый крупный (около 670 видов) в трибе Rubieae Baill. подсемейства Rubioideae Verdc. и географически широко распространенный (Ehrendorfer et al., 2018). Несмотря на довольно длительную историю изучения представителей этого рода, сведения по биологии их цветения чрезвычайно скудны или противоречивы. Так, по данным A. Schultz (1888) и P. Knuth (1898), цветки ряда видов *Galium* в Западной Европе характеризуются адихогамией (одновременное созревание андрогамии и гинецея) или же протандрией

(*G. mollugo* L., *G. pumilum* Murray, *G. verum* L. и др.). Исследования С. Puff (1978) показали, что цветки видов этого рода в Южной Африке (*G. mucroniferum* Sond., *G. subvillosum* Sond.) развиваются как строго протандричные. Еще более отрывочные сведения касаются продолжительности жизни цветков. По сведениям А. Kerner (1895), цветки у *G. spurium* subsp. *spurium* функционируют 3 дня, в то время как цветки *G. mucroniferum* и *G. subvillosum* цветут до 7 дней (Puff, 1978). У андромonoэцичных видов (*G. boreale* L., *G. mollugo*, *G. verum* subsp. *verum*, *G. uliginosum* L.) продолжительность цветения обоеполых цветков составила 2–2.5 дня, тычиночных – 1 день (Демьянова, 2011).

Ранее проведенные исследования показали, что у *G. odoratum* при низкой освещенности (не более 15 % от полного солнечного света) образуются только обоеполые цветки. При увеличении степени освещенности (до 60 % от полного солнечного света в ясную погоду) на особях формируются обоеполые и тычиночные цветки (Годин, 2023).

Согласно данным Р. Knuth (1898), цветки этого вида, по всей видимости, адихогамны. Других сведений по биологии цветения *G. odoratum* в литературе не обнаружено. В связи с этим цель данной работы – выявление антропоэкологических особенностей *G. odoratum* с учетом наличия андромonoэции. В качестве рабочей гипотезы можно предполагать, что продолжительность цветения обоеполых и тычиночных цветков будет различ-

ной, а особи в разных условиях освещенности могут иметь неодинаковый суточный ритм цветения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

G. odoratum (рис. 1) – многолетнее травянистое поликарпическое растение с длинным эпигеогенным корневищем. Его ареал охватывает почти всю территорию Восточной, Скандинавской, Средней и Атлантической Европы, Средиземноморье, Кавказ, Западную и Восточную Сибирь, Дальний Восток, Среднюю и Малую Азию, Северный Иран, Японию и Китай (Победимова, 1958). Относится к неморальным элементам: произрастает в глубокой тени на влажной почве, в хвойных и лиственных лесах, особенно в ясеневых, дубовых и буковых (Курнаев, 1980).

Исследования проведены в 2021–2023 гг. в ценопопуляции, расположенной в сосно-ельнике волосистоосоково-кисличном, находящемся в окрестностях с. Павловская Слобода, Московской области (55°47'59.6" N 37°04'22.0" E). Общее проективное покрытие – 70 %, проективное покрытие вида – 0.5 %. Доминанты: *Picea abies* (L.) Н. Karst., *Pinus sylvestris* L., *Oxalis acetosella* L., *Carex pilosa* Scop., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Asarum europaeum* L.

В этой ЦП несколько локусов с *G. odoratum* получали большее количество света из-за периодических рубок древесного яруса. В результате чего освещенность травяного покрова на уровне 30 см от почвы составляла до 60 % от полного солнечного света в ясную погоду. Именно у особей *G. odoratum* в этих локусах наблюдалось образование кроме обоеполых цветков еще и тычиночных, расположенных на побегах самых высоких порядков. В других локусах этой ЦП освещенность травяного покрова на уровне 30 см от почвы составляла до 15 % от полного солнечного света в ясную погоду. В результате в данных локусах особи *G. odoratum* формировали исключительно обоеполые цветки.

Изучение биологии цветения выполнено по методике А.Н. Пономарева (1960). Длительность тычиночной фазы определяли визуально на 20 этикетированных цветках на особях с разными типами цветков. За начало тычиночной фазы принимался момент растрескивания пыльников. Окончание фиксировалось по времени полного опустошения пыльников. Степень готовности рылец к опылению определяли с помощью химического метода. Воспринимающая поверхность зрелых рылец при нанесении на нее слабого раствора перманганата калия окрашивается в коричневый или бурый цвет, незрелые рыльца не окрашиваются.



Рис. 1. Верхняя часть синфлоресценции *Galium odoratum* (фото В.Н. Година).

Fig. 1. Upper part of *Galium odoratum* synflorescence (photo by V.N. Godin).

Изучено соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в 20 обоеполых цветках. Подсчет пыльцевых зерен осуществлялся в 30 полях зрения по общепринятой методике (Cruden, 1977). Для подсчета пыльцевых зерен использован микроскоп Биомед-5 при увеличении 7×40 с окуляр-микрометром с сеткой.

Изучение суточного ритма цветения проведено в течение трех дней весной каждого года. На растениях перед изучением суточного хода цветения помечались все цветущие цветки. Каждый час подсчитывалось число вновь раскрывающихся цветков. Чтобы избежать ошибок при подсчете, вновь раскрывшиеся цветки помечали точками на венчике. Параллельно производилось измерение температуры ($^{\circ}\text{C}$) и относительной влажности воздуха (%) с помощью психрометра Ассмана и освещенности на уровне соцветий с помощью люксметра.

Все полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучены анэкологические особенности *G. odoratum*, которые включали цветение обоеполых и тычиночных цветков, выявление последовательности раскрывания цветков в синфлоресценции, соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в обоеполых цветках, суточную ритмику цветения. В Московской обл. этот вид цветет с конца апреля (при ранней весне) и до начала июня (при поздней и прохладной весне). *G. odoratum* относится к растениям так называемой фазы “зеленой дымки”, т. е. к видам, массовое цветение которых совпадает с моментом разветвления листов подлеска.

Цветение обоеполых и тычиночных цветков *G. odoratum*. Согласно проведенным исследованиям, обоеполые цветки данного вида строго протандричны. Вскрывание пыльников за счет образования продольных трещин происходит одновременно с раскрыванием венчика. В это время мясистыми железками, расположенными над завязью и окружающими стилодии, начинает выделяться нектар. Цветки *G. odoratum* издают слабый аромат. Более или менее значительного накопления нектара в виде капли не наблюдается, но он хорошо заметен по характерному блеску поверхности нектарного диска. Рыльца в это время располагаются глубоко в трубке венчика на довольно коротких стилодиях. Они пока не окрашиваются слабым раствором перманганата калия и неспособны воспринимать пыльцу. К концу второго дня цветения пыльца высыпается из пыльников, они темнеют и засыхают. Одновременно происходит

удлинение обоих стилодиев, каждый из которых несет на верхушке головчатое рыльце. Таким образом, тычиночная стадия обоеполых цветков довольно непродолжительная и длится в течение двух суток.

После завершения тычиночной стадии цветения, на третий день, рыльца за счет удлинения стилодиев располагаются уже в зеве венчика почти на уровне подсохших пыльников. Их поверхность покрывается сосочками и начинает окрашиваться в светло-коричневый цвет при обработке слабым раствором перманганата калия, что свидетельствует о созревании рылец для рецессии пыльцы. За счет немногочисленных насекомых, посещающих цветки этого вида, на рыльцах появляется пыльца. Начинается рыльцевая стадия цветения, которая продолжается 10–12 суток. По окончании этой стадии венчик слегка подсыхает и опадает целиком вместе со столбиком, стилодиями и рыльцами. Нектароносные железки утрачивают блеск вследствие прекращения выделения нектара. Насекомые перестают посещать такие цветки. Цветение цветка завершается, и начинают разрастаться завязи, в которых формируются семена (рис. 2). Таким образом, общая продолжительность функционирования обоеполых цветков у *G. odoratum* длится 12–14 суток.

Цветение тычиночных цветков (рис. 3) в целом происходит аналогично, за тем исключением, что из-за редукции гинецея рыльцевая стадия у них отсутствует, что приводит к сильному сокращению периода функционирования. В результате продолжительность цветения тычиночных цветков составляет не более 2 суток. В конце тычиночной стадии развития у них полностью опадает



Рис. 2. Верхняя часть синфлоресценции *Galium odoratum* в фазе плодоношения (фото В.Н. Година).

Fig. 2. The upper part of the *Galium odoratum* synflorescence in the fruiting phase (photo by V.N. Godin).



Рис. 3. Цветение тычиночных цветков *Galium odoratum* (фото В.Н. Година).

Fig. 3. Flowering of staminate flowers in *Galium odoratum* (photo by V.N. Godin).

венчик, однако их довольно легко отличить от обоеполых цветков, которые не завязали плодов, по значительно меньшим размерам сильно редуцированной стерильной завязи.

Анализируя результаты исследований цветения цветка, можно сделать следующие выводы. Во-первых, обоеполые цветки *G. odoratum* характеризуются строго выраженной протандрией, когда пыльники созревают и экспонируются намного раньше, чем созревают рыльца. В связи с этим в обоеполых цветках полностью исключается возможность переноса собственной пыльцы на рыльца и, следовательно, автогамии. Во-вторых, у обоеполых цветков продолжительность рыльцевой фазы больше, чем тычиночной: первая длится 10–12 суток, тогда как вторая – не более двух суток. В-третьих, продолжительность функционирования обоеполых цветков, начиная с момента вскрытия пыльников и окончания рыльцевой фазы, составляет от 12 до 14 дней, а тычиночных цветков – 2 дня.

Цветение синфлоресценции. У *G. odoratum* синфлоресценции представляют собой монотелические гетерокладийные конъюнктивные тирсы метелковидной формы (см. рис. 1), структурные единицы которых – дихазии очень часто с элементами редукции (Годин, 2023). Раскрытие цветков в синфлоресценции происходит в определенной последовательности, согласно порядку ветвления побега, на котором формируются цветки (рис. 4). Первым всегда начинает цвести цветок, завершающий главную ось тирса. Через 1–2 дня раскрыва-

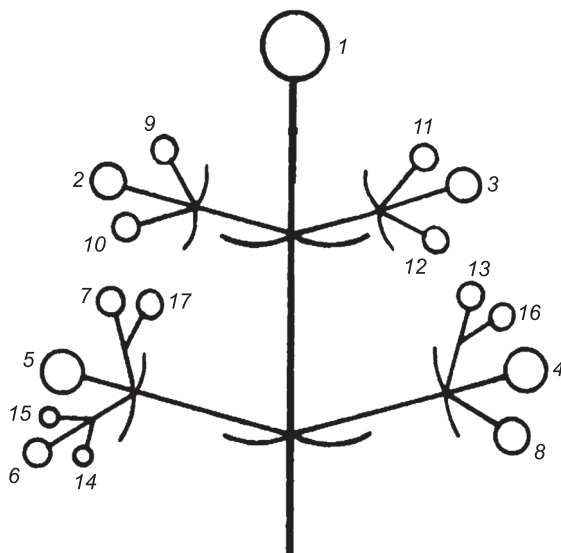


Рис. 4. Схема синфлоресценции *Galium odoratum*.

Условные обозначения: 1–17 – порядковые номера цветков.

Fig. 4. Synflorescence scheme of *Galium odoratum*.

1–17 – serial numbers of flowers.

ются цветки, расположенные на главных осях дихазиев паракладиев, то есть цветки на побегах II-го порядка ветвления. При этом не выявлено какой-либо зависимости в очередности раскрытия цветков от положения дихазия в структуре синфлоресценции. У одних особей первыми зацветали цветки в составе самых верхних дихазиев, расположенных под терминальным цветком. Тогда как у других особей, наоборот, сначала раскрывались цветки в нижерасположенных дихазиях, а на следующий день зацветали цветки в вышерасположенных дихазиях. Кроме того, как правило, дихазии, сформированные в пазухах листьев одного узла, зацветали неодновременно. Временной разрыв между началом цветения супротивно расположенных дихазиев обычно составлял 1–2 дня.

В дихазии после раскрытия терминального цветка через 2–3 дня начинает функционировать один из цветков, расположенных на его боковых осях (побеги III-го порядка ветвления) (рис. 5). Как правило, на следующий день раскрывается второй цветок на супротивно расположенной боковой оси дихазия. Следовательно, в пределах дихазия цветки на его боковых осях также начинают цвести неодновременно. У многоярусных дихазиев еще через 1–2 дня раскрываются цветки на побегах IV-го порядка. Их особенности функционирования полностью повторяют последовательность цветения цветков в дихазиях на побегах предыдущих порядков ветвления. У *G. odoratum* в условиях повышенной степени освещения на побегах IV-го порядка образуются исключительно

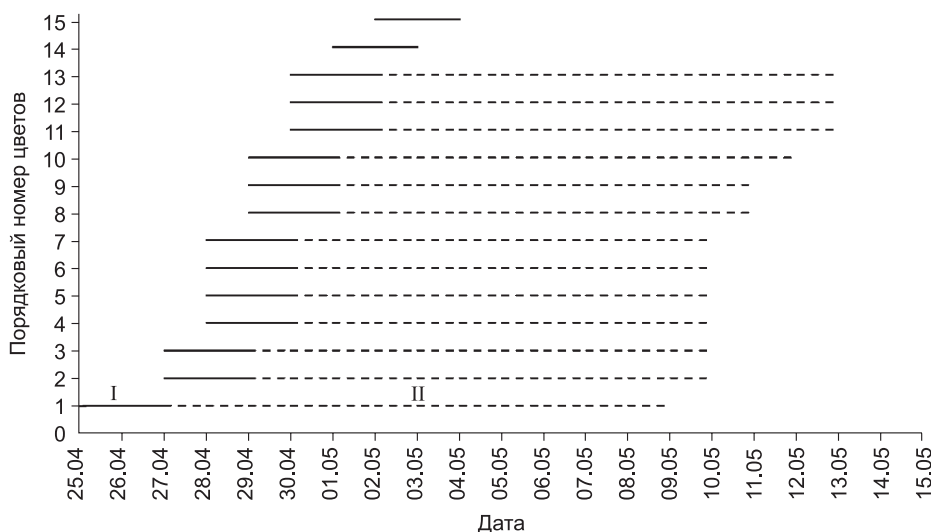


Рис. 5. Последовательность и продолжительность цветения обоеполых и тычиночных цветков в синфлоресценции *Galium odoratum*.

1–15 – порядковые номера цветков, как на рис. 4. 1–13 – обоеполые цветки, 14, 15 – тычиночные цветки, I – тычиночная и II – рыльцевая стадии цветения.

Fig. 5. Sequence and duration of flowering of perfect and staminate flowers in synflorescence of *Galium odoratum*.

1–15 – serial numbers of flowers, as in Fig. 4. 1–13 – perfect flowers, 14, 15 – staminate flowers, I – staminate and II – stigmatic flowering stages.

тычиночные цветки. Общая продолжительность цветения особей этого вида варьирует от 3 до 4 недель и зависит от условий окружающей среды. При солнечной и довольно теплой погоде длительность цветения синфлоресценций составляет 20–25 дней, при пасмурной и прохладной – увеличивается до 30 дней. Таким образом, большая продолжительность жизни цветков и довольно дружное их раскрытие в синфлоресценции приводят к тому, что одновременно у одной особи функционируют цветки, находящиеся в разных стадиях своего развития. Складывается ситуация, когда возможен перенос пыльцы в пределах синфлоресценции и соответственно гейтоногамное опыление. С другой стороны, в семействе Rubiaceae у многолетних представителей широко распространена самонесовместимость (Bawa, Beach, 1983), поэтому можно предполагать, что в подавляющем большинстве случаев семена у *G. odoratum* завязываются в результате перекрестного опыления.

Необходимо отметить, что часть цветков (до 15 % от общего числа цветков особи) у *G. odoratum* в синфлоресценции не раскрывается, а опадает еще в стадии бутонов. Такая остановка в развитии характерна для цветков, располагающихся на побегах, как правило, IV-го порядка ветвления и обычна в локусах с повышенной степенью освещенности. Например, у особи, синфлоресценция

которой представлена на рис. 4, бутоны цветков 16 и 17 опали, так и не раскрывшись. В локусах с низкой степенью освещенности (оптимальные условия для данного вида) осыпание нераскрывшихся цветков наблюдается значительно реже. При этом часть бутонов опадает в начале своего формирования (чрезвычайно мелкие размеры), а другие осыпаются на более поздних стадиях, достигая довольно крупных размеров с начавшими раскрываться лепестками. На месте опавших венчиков остаются небольшие зачатки завязей.

Соотношение пыльцевых зерен и семязачатков. Подсчет числа пыльцевых зерен и семязачатков в обоеполых цветках *G. odoratum* показал, что данный вид относится к факультативным ксеногамным растениям. Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков варьировало от 1358 до 3010.

Суточная ритмика цветения. В локусах с повышенной степенью освещенности раскрытие обоеполых и тычиночных цветков *G. odoratum* начиналось с восхода солнца (около 5 часов утра) и завершалось к 12 часам дня, когда наблюдалась высокая дневная температура воздуха и низкая влажность воздуха, которые оказывали негативное влияние на зацветание цветков (рис. 6). Массовое раскрытие цветков обеих половых форм наблюдалось между 7 и 9 часами утра. За этот период раскрывалось около 85 % цветков от общего

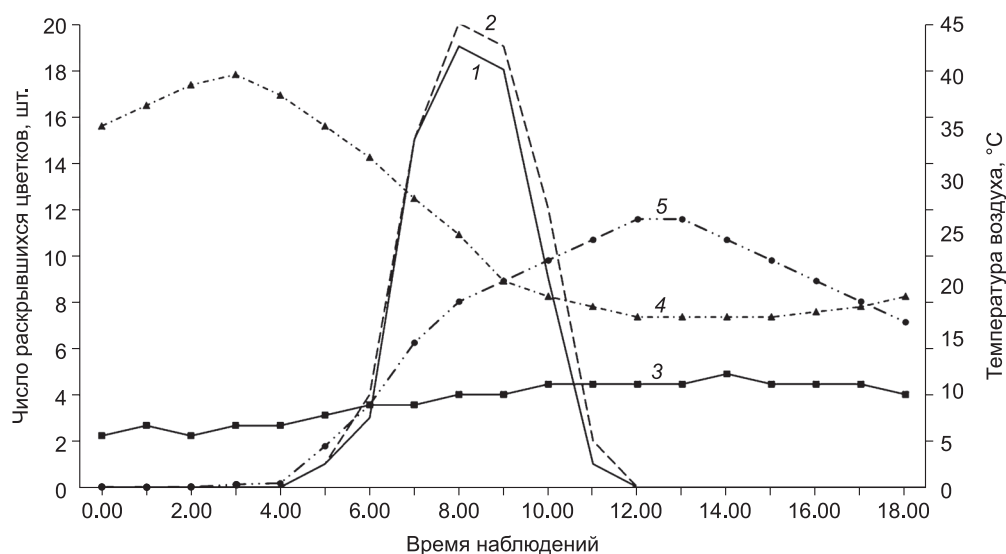


Рис. 6. Динамика раскрытия обоеполых и тычиночных цветков *Galium odoratum*.

1 – число раскрывшихся тычиночных цветков, 2 – число раскрывшихся обоеполых цветков, 3 – температура воздуха, 4 – относительная влажность воздуха, 5 – освещенность, °C (5 °C соответствует 10 % влажности и 2500 люкс).

Fig. 6. Dynamics of opening of perfect and staminate flowers in *Galium odoratum*.

1 – number of opened staminate flowers, 2 – number of opened perfect flowers, 3 – air temperature, 4 – relative air humidity, 5 – illumination. On the X-axis – the observation time, hours; on the Y-axis: on the left – the number of opened flowers, pcs., on the right – air temperature, °C (5 °C corresponds to 10 % humidity and 2500 lux).

числа цветков, зацветших за сутки. Максимум раскрывшихся цветков наблюдался в 8 часов утра при ясной безоблачной погоде. При прохладной и дождливой погоде суточная ритмика цветения остается неизменной, но сильно снижается активность раскрытия цветков. В локусах с низкой степенью освещенности (оптимальные условия для данного вида) суточный ритм цветения немного смещался на более поздние часы. Так, начало раскрытия обоеполых цветков наблюдалось с 7 часов утра, а массовое зацветание цветков происходило между 9 и 12 часами. Следовательно, *G. odoratum* по характеру суточного ритма цветения – типично утреннее растение. Кривая суточного хода раскрытия носит одновершинный характер. Наблюдения за суточной динамикой цветения обоеполых и тычиночных цветков показали, что цветки двух половых форм цветут синхронно.

Насекомые. Цветки *G. odoratum* посещаются небольшим кругом насекомых, относящихся к неспециализированным опылителям: *Elateridae* (Coleoptera), *Empididae* и *Syrphidae* (Diptera). Основная причина посещения цветков – питание нектаром.

Благодарности. Исследования выполнены в рамках государственного задания № АААА–А21–121011290026–9 Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Годин В.Н. 2019.** Распространение гинодиэзии в системе APG IV. *Ботанический журнал*. 104(5):345–356. DOI: 10.1134/S0006813619050053 [Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 104(5):345–356. (In Russian)].
- Годин В.Н. 2020.** Распространение гинодиэзии у цветковых растений. *Ботанический журнал*. 105(3):236–252. DOI: 10.31857/S0006813620030023 [Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 105(3):236–252. (In Russian)].
- Годин В.Н. 2023.** Андромоноэзия у *Galium odoratum* (Rubiaceae). *Ботанический журнал*. 108(9):821–830. DOI: 10.31857/S0006813623090041 [Godin V.N. 2023. Andromonoecy in *Galium odoratum* (Rubiaceae). *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 108(9):821–830. (In Russian)].
- Демьянова Е.И. 1985.** Распространение гинодиэзии у цветковых растений. *Ботанический журнал*. 70(10):1289–1301. [Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 70(10):1289–1301. (In Russian)].
- Демьянова Е.И. 2011.** Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). *Ботанический журнал*. 96(10):1297–1315. [Demyanova E.I. 2011. The spectrum of sexual types

- and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 96(10):1297-1315. (In Russian)].
- Курнаев С.Ф. 1980.** Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М. 316 с. [Kurnayev S.F. 1980. Shadow broad-leaved forests of the Russian Plain and the Urals. Moscow. 315 p. (In Russian)].
- Победимова Е.Г. 1958.** Род 1392. Подмаренник – *Galium* L. В: Флора СССР. Т. 23. М.; Л. 287-381. [Pobedimova E.G. 1958. Genus 1392. *Galium* L. In: The flora of the USSR. Vol. 23. Moscow; Leningrad. 287-381. (In Russian)].
- Пономарев А.Н. 1960.** Изучение цветения и опыления растений. В: Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л. 9-19. [Ponomarev A.N. 1960. Study of flowering and pollination of plants. In: Field geobotany. Vol. 2. Moscow; Leningrad. 9-19. (In Russian)].
- Anderson W.R. 1973.** A morphological hypothesis for the origin of heterostyly in the Rubiaceae. *Taxon*. 22(5/6):537-542. DOI: 10.2307/1218628
- Bawa K.S., Beach J.H. 1983.** Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. *American Journal of Botany*. 70(9):1281-1288. DOI: 10.2307/2443418
- Bir Bahadur. 1968.** Heterostyly in Rubiaceae: a review. *Journal of Osmania University (Science)*. 4:207-238.
- Cruden R.W. 1977.** Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. 31(1):32-46. DOI: 10.2307/2407542
- Dempster L.T. 1973.** The polygamous species of the genus *Galium* (Rubiaceae), section *Lophogalium*, of Mexico and southwestern United States. *University of California Publications in Botany*. 64:1-36.
- Ehrendorfer F., Barfuss M.H.J., Manen J.-F., Schneeweiss G.M. 2018.** Phylogeny, character evolution and spatiotemporal diversification of the species-rich and world-wide distributed tribe Rubieae (Rubiaceae). *PLoS ONE*. 13(12):e0207615. DOI: 10.1371/journal.pone.0207615
- Kerner A. von Marilaun. 1895.** The natural history of plants, their forms, growth reproduction, and distribution. Vol. 2. London. 983 p.
- Knuth P. 1898.** Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S. (In German).
- Ladd P.G. 1994.** Pollen presenters in the flowering plants – form and function. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 115(3):165-195. DOI: 10.1006/bojl.1994.1040
- Naiki A. 2012.** Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biology*. 27(1):3-29. DOI: 10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x
- Puff C. 1978.** The genus *Galium* L. (Rubiaceae) in Southern Africa. *Journal of South African Botany*. 44(3):203-279.
- Puff C. 1986.** A biosystematic study of the African and Madagascan Rubiaceae-Anthospermeae. *Plant Systematics and Evolution*. Suppl. 3:1-535. DOI: 10.1007/978-3-7091-8851-4
- Puff C., Robbrecht E., Buchner R., De Block P. 1996.** A survey of secondary pollen presentation in the Rubiaceae. *Opera Botanica Belgica*. 7:369-402.
- Robbrecht E. 1988.** Tropical woody Rubiaceae. Characteristic features and progressions. Contributions to a new subfamilial classification. *Opera Botanica Belgica*. 1:1-272.
- Schulz A. 1888.** Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungsrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. *Bibliotheca Botanica*. 10:1-105. (In German).
- Schumann K. 1891.** Rubiaceae. In: A. Engler, K. Prantl (eds.). Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig. 4(4):1-156. (In German).
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012.** Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York. 937 p.
- Soza V.L., Olmstead R.G. 2010.** Evolution of breeding systems and fruits in New World *Galium* and relatives (Rubiaceae). *American Journal of Botany*. 97(10):1630-1646. DOI: 10.3732/ajb.1000130
- Wong K.M., Turner I.M., Wang R., Harwood B., Seah W.W., Ng X.Y., Lim R.C.J., Lua H.K., Mahyuni R. 2019.** Rubiaceae. In: Flora of Singapore. Vol. 13. Singapore. 1-358. DOI: 10.26492/fos13.2019-01
- Xu Y.-Q., Luo Z.-L., Wang J., Pei N.-C., Zhang D.-X. 2022.** Secondary pollen presentation: More than to increase pollen transfer precision. *Journal of Systematics and Evolution*. 2022. 60(5):1027-1036. DOI: 10.1111/jse.12729

FLOWERING BIOLOGY OF *GALIAM ODORATUM* (RUBIACEAE)

Vladimir N. Godin

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
Novosibirsk, Russia; vn.godin@mpgu.su

The anthecology of the perennial herbaceous long-rhizome polycarpic plant, *Galium odoratum* (L.) Scop., in the Moscow region was studied. The observations were carried out in 2021–2023 according to generally accepted methods. At low illumination (less than 15 % of total sunlight) only perfect flowers are formed. With increasing illumination (to up to 60 % of full sunlight in clear weather), both perfect and staminate flowers are formed on individuals. The perfect flowers of *G. odoratum* are strictly protandrous. The life span of perfect flowers was 12–

14 days, that of staminate flowers up to 2 days. The opening of flowers in synflorescence and in its structural units (dichasia) occurs in a clear sequence following to the order of branching of the shoot on which the flowers are formed. According to the ratio of the number of pollen grains and ovules in perfect flowers (from 1358 to 3010), *G. odoratum* represents a facultatively xenogamous plant. In habitats with a high degree of illumination, the perfect and staminate flowers of *G. odoratum* are characterized by a morning opening rhythm with a maximum at 8 a.m. In low illumination, the flowers open a few hours later.

Key words: *Galium odoratum*, andromonoecy, flowering biology.

For citation: Godin V.N. 2024. Flowering biology of *Galium odoratum* (Rubiaceae). *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 17(2):101-108. DOI: 10.15372/RMAR20240201

Acknowledgements. The studies were performed in the framework of the state task No. AAAA-A21-121011290026-9 Central Siberian Botanical Garden SB RAS.

ORCID ID

V.N. Godin 0000-0002-2825-0437

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest. The author declares no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 25.11.2023

Принята к публикации / Accepted for publication 19.02.2024