

ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА РАСТЕНИЙ *ORIGANUM VULGARE* (LAMIACEAE) В ОКРЕСТНОСТИ АКАДЕМГОРОДКА НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

Н.И. Гордеева

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

Исследованы биолого-морфологические признаки генеративных побегов женских и обоеполюх форм растений и половая структура лесной популяции *Origanum vulgare* L., изучены морфологические признаки пестичных и гермафродитных цветков вида.

Ключевые слова: *Lamiaceae*, *Origanum vulgare*, половой полиморфизм, половая структура популяции.

SEXUAL POLYMORPHISM OF *ORIGANUM VULGARE* (LAMIACEAE) THE SURROUNDINGS OF AKADEMGORODOK OF NOVOSIBIRSK REGION

N.I. Gordeeva

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

Morphology generative shoots of female and bisexual plants and the sexual structure of forest populations *Origanum vulgare* L. were investigated, morphological features of female and hermaphrodite flowers species were studied.

Key words: *Lamiaceae*, *Origanum vulgare*, sex polymorphism, sex structure of population.

Для понимания механизмов адаптации и успешного функционирования в природе видов растений, характеризующихся половой дифференциацией, необходимо исследование особенностей их полового полиморфизма – наследственных морфолого-физиологических признаков, связанных с дифференциацией пола особей или цветков. Половой полиморфизм у цветковых растений способствует перекрестному опылению и обеспечивает аутобридинг в популяции растений (Меликян, 2000; Старшова, 2000). Особый интерес представляет изучение половой структуры ценопопуляций видов из разных местообитаний, т. е. количественное соотношение разных половых форм растений в фитоценозах (Демьянова, Пономарев, 1979). Душица обыкновенная *Origanum vulgare* L. (*Lamiaceae*) относится к гинодиэичным растениям, в популяции которых произрастают вместе обоеполые и женские особи; женские половые формы растений имеют пестичные цветки, которые отличаются от гермафродитных цветков обоеполюх растений редуцированными тычинками и меньшими размерами частей цветка (Дарвин, 1948; Демьянова, 1990).

O. vulgare – это травянистый многолетник, лесостепной вид. Растет по лесным и остепненным лугам, в разреженных хвойных, смешанных и березовых лесах, по опушкам, в кустарниках, по луговым каменистым склонам. Вид широко распространен от Средней и Западной Европы до Восточной Сибири и Якутии, встречается в Крыму, на Кавказе, в Средней Азии и Тянь-Шане (Борисова, 1954; Доронькин, 1997). Жизненная форма растений *O. vulgare* может меняться в зависимости от условий произрастания в различных сообществах: короткокорневищная рыхлокустистая (луговая) и длиннокорневищная полуразвернуто-кустистая (лесная) (Нухимовский, Черкасов, 1987). Половой полиморфизм вида ранее подробно исследовался в разных местообитаниях Пермского края (Верещагина, Маланина, 1974; Анисимова, Демьянова, 2007; Демьянова, 2012).

Цель нашей работы – исследовать биолого-морфологические признаки генеративных побегов у обоеполюх и женских половых форм *Origanum vulgare* L., а также оценить половую структуру ценопопуляции вида в лесных местообитаниях окрестности Академгородка Новосибирской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В лесных сообществах Новосибирской области растения *O. vulgare* встречаются повсеместно, но с небольшим обилием. Для исследований была выбра-

на популяция вида в фитоценозе – закустаренный березово-осиново-сосновый разреженный лес с разнотравно-злаковым травостоем (*Poa angustifolia* L.,

Carex macroura Meinsh., *Phlomis tuberosa* L., *Bromopsis inermis* Holub., *Elytrigia repens* Nevski.), в окрестности Академгородка Новосибирской области (данные о геоботаническом описании фитоценоза любезно предоставлены Н.И. Макуниной). Проективное покрытие вида *O. vulgare* в ценозе составляло около 1 % от общего проективного покрытия травостоя. Ценопопуляция вида была представлена растениями длиннокорневищной жизненной формы. Морфология генеративных побегов исследовалась на 40 модельных образцах (20 обоеполых и 20 жен-

ских растений), собранных в фазу конец цветения–начало плодоношения. Морфометрические параметры цветков измеряли с помощью окуляр-микрометра под бинокляром при увеличении 8 × 2; выборка составляла по 100 экземпляров цветков пестичных и гермафродитных типов. Половая структура ценопопуляции изучалась путем этикетирования и подсчета всех генеративных побегов в фитоценозе на площади около 5000 м². Данные измерений обрабатывались методом вариационной статистики (Зайцев, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В лесной ценопопуляции *O. vulgare* произрастали растения двух половых форм: обоеполая с гермафродитными цветками и женская с пестичными цветками. Сравнение морфологических признаков генеративных побегов двух половых форм показало, что побеги с гермафродитными и пестичными цветками не различаются между собой по длине побега и соцветия, по числу междоузлий и силлептических побегов, числу цветков и паракладиев соцветия, а также по сухой массе побегов (табл. 1). Все показатели характеризуются значительной вариабельностью. По литературным источникам (Анисимова, Демьянова, 2007; Демьянова, 2012), для природных популяций *O. vulgare* в местообитаниях Пермского края, напротив, были показаны четкие различия между женскими и обоеполыми особями. В одних местообитаниях женские растения превосходят обоеполые по всем морфологическим параметрам. Так, в репродуктивной сфере побегов авторы отмечают, что число цветков на женских растениях почти в 2 раза больше, чем у обоеполых форм (2832 ± 172 и 1082 ± 58 соответственно) (Анисимова, Демьянова, 2007). В других местах произрастания женские особи отличались меньшими размерами побегов и соцветий по сравнению с обоеполыми особями (Демьянова, 2012). Различия по морфологии побегов между половыми формами указываются для многих гинодиэичных растений в естественных местообитаниях (Демьянова, 1990). В случае с видом *O. vulgare* фенотипические различия между женскими и обоеполыми растениями не являются стабильными и варьируют в зависимости от эколого-ценотических условий произрастания, что позволяет нам делать вывод о значительном полиморфизме вторичных половых признаков вида.

Соцветие генеративного побега *O. vulgare* – овальная или щитковидная метелка из колосев, состоит из нескольких паракладиев; флоральная единица – открытый колос (Кузнецова и др., 1992). Цветок зигоморфный, чашечка колокольчатая с 5 почти равными зубчиками, венчик двугубый. Гермафродитный цветок имеет 4 тычинки (2 длинные нижние и 2 короткие верхние). У пестичного цветка под бинокля-

ром хорошо заметны 4 стаминодия или короткие тычинки с недоразвитыми пыльниками. Гермафродитные цветки протерандричны.

Исследование морфометрических параметров цветков выявило достоверные различия между пестичными и гермафродитными цветками по большинству показателей (табл. 2). Гермафродитные цветки превосходили пестичные по длине и ширине верхней и нижней губы венчика, ширине чашечки, длине столбика вместе с рыльцем пестика, длине нижних и верхних тычинок. У пестичных цветков длина рыльца пестика и диаметр завязи чашечки превышали размеры гермафродитных цветков. Один показатель – длина чашечки (трубка чашечки вместе с чашелистиками), не различался достоверно у разных типов цветков. Почти все показатели имеют небольшой коэффициент вариации, что указывает на низкий уровень изменчивости частей цветка. Исключение составляет высокая вариабельность признака “длина тычинок у пестичного цветка”, связанная с разной

Таблица 1

Биолого-морфологические признаки модельных побегов обоеполых и женских форм *Origanum vulgare*

Признак	Половая форма	$M \pm m$	$C_V, \%$
Длина генеративного побега, см	Обоеполая	78.2 ± 2.45	12.4
	женская	73.7 ± 2.24	11.9
Длина соцветия, см	»	12.4 ± 1.03	32.2
	»	11.7 ± 0.97	32.0
Число междоузлий побега, шт.	»	11.2 ± 0.39	11.9
	»	10.5 ± 0.50	18.4
Число силлептических побегов, шт.	»	7.1 ± 0.60	32.6
	»	7.4 ± 0.48	24.9
Число паракладиев соцветия, шт.	»	5.1 ± 0.19	16.7
	»	5.1 ± 0.24	22.4
Число цветков, шт.	»	387.6 ± 38.24	38.2
	»	446.0 ± 66.18	55.5
Сухая масса, г	»	1.7 ± 0.10	22.4
	»	1.5 ± 0.12	32.0

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение и ошибка среднего; C_V – коэффициент вариации.

Морфометрические показатели* пестичных и гермафродитных типов цветков *Origanum vulgare*

Признак	Половой тип	Min–Max	$M \pm m$	$C_V, \%$	t_d
Длина чашечки	Обоеполюй пестичный	2.0–2.8	2.28 ± 0.018	8.0	0.5
		2.0–2.4	2.27 ± 0.011	5.2	
Ширина чашечки	»	1.4–1.7	1.43 ± 0.007	5.2	9.9
		1.1–1.5	1.33 ± 0.007	5.6	
Длина верхней губы венчика	»	4.8–6.8	5.63 ± 0.041	7.5	34.6
		3.2–4.5	4.01 ± 0.025	6.5	
Ширина верхней губы венчика	»	2.2–3.0	2.55 ± 0.022	9.0	20.9
		1.4–2.3	1.96 ± 0.017	9.2	
Длина нижней губы венчика	»	5.4–7.6	6.46 ± 0.043	6.8	35.6
		3.6–5.6	4.61 ± 0.029	6.7	
Ширина нижней губы венчика	»	3.4–5.0	3.92 ± 0.03	7.7	23.7
		2.3–3.7	3.05 ± 0.22	7.6	
Длина столбика и рыльца пестика	»	5.0–7.5	6.33 ± 0.076	11.5	18.0
		4.0–5.8	4.88 ± 0.037	8.0	
Длина рыльца пестика	»	0.4–0.6	0.48 ± 0.005	10.5	3.4
		0.4–0.6	0.51 ± 0.007	14.2	
Диаметр завязи	»	0.5–0.6	0.51 ± 0.003	6.7	3.6
		0.5–0.6	0.53 ± 0.004	8.7	
Длина нижней тычинки	»	3.2–5.2	4.09 ± 0.037	9.2	104.3
		0.1–0.5	0.18 ± 0.010	59.2	
Длина верхней тычинки	»	2.4–3.4	2.85 ± 0.024	8.8	108.8
		0.1–0.4	0.14 ± 0.006	44.5	

Примечание. Min–Max – минимальный и максимальный размер; $M \pm m$ – среднее значение и ошибка среднего; C_V – коэффициент вариации; t_d – критерий достоверности разности; если $t_d \geq 3$, то различия достоверны.

* Показатели даны в мм.

степенью редукции тычинок у женских растений. В целом полученные результаты согласуются с данными измерений параметров цветка, выполненных для растений вида из других исследований (Анисимова, Демьянова, 2007).

В литературе имеются сведения о половой структуре популяции вида *O. vulgare* из разных местобитаний. Высокий процент женских половых форм (до 65 %) отмечен в местобитаниях: сухоходольный остепненный луг, опушка леса, просека (Верещагина, Маланина, 1974). Большая доля женских растений (в среднем 42 %) наблюдалась в природных популяциях из ряда местобитаний Пермского края. В других местах произрастания того же края на склонах разной экспозиции увалистого рельефа отмечена низкая доля женских растений – от 5 до 18 % (Демьянова, 2012). По мнению Е.И. Демьяновой (1990, 2012), разное соотношение половых форм растений в популяции связано с экологическими условиями произрастания, а именно, с большей требовательностью женских растений к условиям увлажнения.

Особи *O. vulgare* в исследуемой популяции представлены системой парциальных кустов, состоящих из генеративных и вегетативных побегов. Предварительные исследования на трансектах общей площадью 15 м² показали, что каждый парциальный куст

состоял из генеративных побегов только одной половой формы (либо с пестичными цветками, либо с гермафродитными). Среднее число побегов для обеих форм было приблизительно одинаковым и составляло 1.35 ± 0.07 (побеги с гермафродитными цветками) и 1.47 ± 0.17 (побеги с пестичными цветками). Поэтому для выяснения половой структуры популяции использовали простой подсчет генеративных побегов разных половых форм без строгой привязки к парциальным кустам. Анализ соотношения разных половых форм показал, что доля побегов с пестичными цветками составляет 17.7 % от общего числа всех генеративных побегов ($n = 440$). При исследовании данной лесной популяции не обнаружены проростки; ювенильные растения семенного происхождения отмечались очень редко. Генеративные побеги разных половых форм практически не различаются по морфологическим показателям в генеративной сфере – по числу паракладиев, цветков (см. табл. 1). Размножение женских и обоеполюх растений популяции происходит в основном вегетативно, путем образования гипогеегенных корневищ. Поэтому можно предположить, что отсутствие массового семенного возобновления является наиболее вероятной причиной длительного поддержания невысокой доли женских растений в исследуемой лесной популяции *O. vulgare*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследования показали, что для женской и обоеполой форм *O. vulgare* лесной ценопопуляции не обнаружено разницы по биолого-морфологическим признакам генеративных побегов. Фенотипические различия между женскими и обоеполыми растениями варьируют в зависимости от эколого-ценотических условий произрастания, что позволяет предположить значительный полиморфизм вторичных половых признаков вида. В генеративной сфере побегов выявлены достоверные различия между пестичными и гермафродитными цветками по большинству признаков цветка, за исключением показателя длины чашечки цветка. Отмечен небольшой коэффициент вариации почти всех параметров гермафродит-

ных и пестичных цветков, что указывает на низкий уровень изменчивости частей цветков разных половых типов. Наиболее варибельный признак – длина тычинок у пестичного цветка, что связано с разной степенью редукции тычинок у женских растений. Исследование половой структуры лесной ценопопуляции вида показало, что доля побегов с пестичными цветками составляет 17.7 % от общего числа всех генеративных побегов. Мы предполагаем, что наиболее вероятной причиной поддержания невысокой доли женских растений в лесной популяции *O. vulgare* является отсутствие массового семенного возобновления. Для выяснения специфики вегетативного размножения разных половых форм в природных популяциях *O. vulgare* необходимы дальнейшие исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Анисимова А.Г., Демьянова Е.И.** Морфолого-анатомические особенности половых форм *Origanum vulgare* L. (*Lamiaceae*) // Раст. ресурсы. 2007. Т. 43, вып. 1. С. 36–45.
- Борисова А.Г.** Род Душица – *Origanum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. XXI. С. 464–465.
- Верещагина В.А., Маланина Л.И.** О гинодиэзии душицы обыкновенной // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1974. № 6. С. 51–57.
- Дарвин Чарлз.** Различные формы цветов / Ч. Дарвин // Соч.: в 8 т. М.; Л., 1948. Т. 7. С. 31–251.
- Демьянова Е.И.** Половой полиморфизм цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 35 с.
- Демьянова Е.И.** О половом полиморфизме душицы обыкновенной (предварительное сообщение) // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2012. Вып. 3. С. 8–10.
- Демьянова Е.И., Пономарев А.Н.** Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 7. С. 1017–1024.
- Доронькин В.М.** Род *Origanum* L. – Душица // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 204–205.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П.** Соцветия: морфологическая классификация. СПб., 1992. 127 с.
- Меликян А.П.** Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 73–75.
- Нухимовский Е.Л., Черкасов О.А.** Морфология *Origanum vulgare* L. в естественных местообитаниях и при выращивании в Московской области // Раст. ресурсы. 1987. Т. 23, вып. 3. С. 345–356.
- Старшова Н.П.** Популяционные аспекты детерминации пола // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 88–93.