

ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМЫ РАЗМНОЖЕНИЯ
THYMUS MONGOLICUS (LAMIACEAE)© 2023 г. Н. И. Гордеева¹, *, Е. Б. Таловская¹¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

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

Поступила в редакцию 31.12.2022 г.

После доработки 06.04.2023 г.

Принята к публикации 20.04.2023 г.

Исследованы особенности гинодиэзии *Thymus mongolicus* (Ronniger) Ronniger (Lamiaceae) – ценного лекарственного и пряно-ароматического растения в степных и луговых сообществах на территории Республики Тыва. Установлены статистически значимые различия между обоеполыми и пестичными цветками *T. mongolicus* по трем морфологическим признакам: длина верхней губы венчика и длина тычиночных нитей верхних и нижних тычинок ($p < 0.05$). Длина верхней губы венчика обоеполого цветка в 1.3 раза больше, чем у пестичного цветка; длины тычиночных нитей верхних и нижних тычинок обоеполых цветков соответственно в 3.7 и 4.1 раза длиннее, чем длины верхних и нижних стаминодиев у пестичных цветков. Андроец пестичных цветков редуцирован до стаминодиев и не образует пыльцу. Встречаемость женских особей в ценопопуляциях незначительна и составляет 2.1–3.4% от общего числа генеративных особей. Женские особи выявлены не во всех фитоценозах. Размножение вегетативно-полуподвижного кустарничка *T. mongolicus* происходит как семенным, так и вегетативным путем. Анализ соотношения генет и рамет в ценопопуляции высокогорной петрофитной степи показал, что во всех онтогенетических группах значительно преобладают особи вегетативного происхождения: в целом, рамет в 3.7 раза больше, чем генет. Накопление прегенеративных и молодых генеративных особей происходит благодаря вегетативному способу размножения растений. В ценопопуляции остепненного луга распространению прегенеративных особей *T. mongolicus* препятствует сравнительно высокое проективное покрытие травостоя. По-видимому, очень низкая встречаемость женских особей *T. mongolicus* в природных популяциях связана с особенностями наследования и с малочисленностью прегенеративных особей семенного происхождения.

Ключевые слова: *Thymus mongolicus*, ценопопуляции, гинодиэзия, соотношение полов, генеты, раметы, Республика Тыва

DOI: 10.31857/S0033994623020061, **EDN:** ZMUCJR

Тимьян монгольский *Thymus mongolicus* (Ronniger) Ronniger (Lamiaceae) – ценное лекарственное и пряно-ароматическое растение; эфирные масла вида проявляют антибактериальную активность; надземная часть используется как пищевая добавка в приправах; вид имеет экологическую значимость как почвозакрепляющее растение [1]. Для многих видов рода *Thymus* (Lamiaceae) характерна гинодиэзия – система размножения растений, при которой популяции состоят из гермафродитных особей с обоеполыми цветками и женских особей с пестичными цветками [2–4]. Гинодиэзия обеспечивает перекрестное опыление, способствует аутбридингу и тем самым влияет на внутри- и межпопуляционную изменчивость видов. Известно, что гинодиэцичные виды рода *Thymus* различаются по встречаемости женских особей в ценопопуляции и по семенной продуктивности гермафродитных и женских особей

[2, 4–8]. Кроме того, у отдельных видов установлено значительное варьирование соотношения женских и гермафродитных особей: у *T. vulgaris* в разных местообитаниях встречаемость женских особей изменяется от 5 до 95%; у *T. serpyllum* L. – от 0 до 92% [9, 10]. По мнению Е.Е. Гогиной [3], половая дифференциация хорошо выражена у представителей *Thymus* с семенным способом размножения и гораздо слабее у видов, размножающихся преимущественно вегетативным путем. При исследовании гинодиэзии особый интерес представляют виды, у которых размножение происходит не только семенным, но и вегетативным путем. К таким растениям относится азиатский вид *T. mongolicus*, для которого характерно семенное и вегетативное размножение [11]. В литературе очень мало сведений о гинодиэзии у азиатских видов рода [7, 12]. У *T. mongolicus* гинодиэзия ранее не отмечалась.

Цель работы – исследование половой дифференциации и встречаемости женских особей *Thymus mongolicus* в природных местообитаниях Тувы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

T. mongolicus – вегетативно-полуподвижный кустарничек с ветвящимися ди- и трициклическими генеративными побегами; генеративные растения образуют куртину, состоящую из первичного и парциальных кустов [13, 14]. Вид встречается в основном по щебнистым и каменистым склонам, реже на песках, в составе петрофитных вариантов степных и лугово-степных сообществ Западной, Средней и Восточной Сибири, Амурской области и Приморского края, северо-восточных районов Казахстана, Монголии [11, 15, 16]. Соцветие *T. mongolicus* – тирс, состоящий из супротивно расположенных и сильно сближенных дихазиев [11].

Исследования проводились в 2021 г. в трех ценопопуляциях (ЦП) из разных местообитаний Республики Тыва. ЦП1 – закустаренная тимьяновая степь на песках (Центральная Тувинская котловина 51°34'55.6" N, 94°21'25.5" E), общее проективное покрытие фитоценоза (ОПП) – 30%, проективное покрытие (ПП) *T. mongolicus* – 15%. ЦП2 – закустаренный разнотравно-злаковый остепненный луг на опушке листовеннично-мелколиственного леса (окр. с. Бельбей 51°18'26.4" N, 95°50'45.7" E), ОПП – 70%, ПП *T. mongolicus* – 20%. ЦП3 – овсецово-тонконоговая петрофитная высокогорная степь (р. Теректиг, хребет Западный Танну-Ола 50°31'55.6" N, 91°07'25.5" E), ОПП – 40%, ПП *T. mongolicus* – 5%.

Изучение половой дифференциации *T. mongolicus* проводили в ЦП1. Для выявления различий между женскими и гермафродитными особями выбраны три морфологических признака цветков: длина верхней губы венчика; длина тычиночных нитей верхних и нижних тычинок (обоеполющий цветок) или длина верхних и нижних стаминодиев (пестичный цветок). Измерения длины частей цветков проводили с помощью окуляр-микрометра под бинокляром МБС-1 при увеличении 8 × 2. Выборка составляла: 50 цветков от 15 гермафродитных особей и 50 цветков от 15 женских особей. Рассчитаны средние значения признаков и коэффициенты их вариации. Статистически значимые различия морфологических признаков цветков оценивали по *U*-критерию Манна–Уитни ($p < 0.05$) [17].

Соотношение полов у генеративных особей *T. mongolicus* определяли в ЦП1 и ЦП2; в ЦП3 обнаружены только гермафродитные особи. Вид относится к вегетативно-полуподвижным растениям, поэтому в качестве счетной единицы у генеративных особей семенного происхождения (генеты)

принимали первичный куст или куртину; у генеративных особей вегетативного происхождения (раметы) – парциальный куст или систему парциальных кустов [11]. В каждой ценопопуляции подсчитывали все генеративные особи на площади 10–30 м², затем определяли долю женских особей от общего числа особей; число учитываемых особей составляло не менее 90 [18]. В высокогорной петрофитной степи ценопопуляция (ЦП3) была небольшая и поэтому просмотрены все генеративные особи. Для исследования семенного и вегетативного возобновления в ценопопуляциях изучали их онтогенетическую структуру по общепринятым методикам на прямоугольных площадях длиной 10 и шириной 1 м, которые разбивали на пробные площадки размером 1 м² [19]. Кроме того, в петрофитном сообществе в ЦП3 подсчитывали соотношение особей семенного и вегетативного происхождения [11].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование системы размножения *T. mongolicus* показало, что в ценопопуляциях встречаются и гермафродитные и женские особи. Обоеполюе цветки зигоморфные: чашечка двугубая; венчик зигоморфный, спайнолепестный, двугубый; тычинки двусильные, приросшие к трубке венчика: 2 верхние и 2 нижние; гинецей однопестичный, состоит из двух плодолистиков. Обоеполющий цветок характеризуется протандричностью. Пестичные цветки зигоморфные, по сравнению с обоеполющими цветками отличаются меньшими размерами и недоразвитым андроцеом. Наши исследования показали, что длина верхней губы венчика обоеполющего цветка в 1.3 раза больше, чем у пестичного цветка (табл. 1). Андроцей пестичных цветков частично редуцирован, состоит из стаминодиев и не образует пыльцу. У обоеполющих цветков тычиночные нити верхних тычинок в 3.7 раза, а нижних тычинок – в 4.1 раза длиннее, чем верхние и нижние стаминодии у пестичных цветков. У обоеполющих цветков величины исследованных морфологических показателей имеют низкий коэффициент вариации; пестичные цветки отличаются более высокой вариабельностью длины стаминодиев (табл. 1). Результаты анализа по исследованным признакам цветков показали статистически значимые различия между обоеполющими и пестичными цветками (p от 0.0001 до 0.016). Наблюдаемые морфологические различия между половыми типами цветков на разных особях и отсутствие фертильной пыльцы у пестичных цветков характерны для гинодиэцичных видов рода и свидетельствуют о наличии гинодиэции у *T. mongolicus*.

Исследование соотношения полов в ценопопуляциях показало, что женские особи *T. mongolicus* довольно редки и встречаются не во всех местообитаниях. Их встречаемость в ценопопуляциях

Таблица 1. Морфометрические показатели цветков гермафродитных и женских особей *Thymus mongolicus*
Table 1. Morphometric parameters of flowers of hermaphrodite and female individuals of *Thymus mongolicus*

Признаки, мм Features, mm	Половой тип Sexual type	Min–Max	$M \pm m$	$C_v, \%$
Длина верхней губы венчика* Corolla upper lip length*	1	6.0–7.0	6.28 ± 0.04	4.5
	2	4.5–5.5	4.95 ± 0.05	7.0
Длина тычиночной нити верхней тычинки ¹ Upper stamen filament length ¹	1	3.2–4.3	3.52 ± 0.04	7.2
Длина верхнего стаминодия ^{2*} Upper staminode length ^{2*}	2	0.5–1.5	0.95 ± 0.04	29.6
Длина тычиночной нити нижней тычинки ¹ Lower stamen filament length ¹	1	3.7–4.8	4.23 ± 0.05	7.6
Длина нижнего стаминодия ^{2*} Lower staminode length ^{2*}	2	0.5–1.5	1.02 ± 0.04	32.4

Примечание. Половой тип цветка: 1 – обоеполый, 2 – пестичный. Min–Max – минимальный и максимальный размер, $M \pm m$ – среднее значение и ошибка среднего, C_v – коэффициент вариации. * – различия статистически значимы ($p < 0.05$).
 Note. Sexual type of flower: 1 – bisexual, 2 – pistillate. Min–Max – minimum and maximum size, $M \pm m$ – mean and error of mean, C_v – coefficient of variation. * – differences are statistically significant ($p < 0.05$).

Таблица 2. Соотношение полов и проективное покрытие *Thymus mongolicus* в фитоценозах
Table 2. Sex ratio and projective cover of *Thymus mongolicus* in phytocoenoses

ЦП CP	Число генеративных особей, шт. Number of generative individuals, pcs.	Гермафродитные особи, шт. Hermaphroditic individuals, pcs.	Женские особи, шт. Females, pcs.	ПП, % PC, % <i>T. mongolicus</i>	ОПП, % TPC, %
ЦП1 CP1	297	287 (96.6%)	10 (3.4%)	15	30
ЦП2 CP2	94	92 (97.9%)	2 (2.1%)	20	70
ЦП3 CP3	90	90 (100%)	0 (0%)	5	40

Примечание. ЦП – ценопопуляция. В скобках – % от общего числа генеративных особей. ПП – проективное покрытие *T. mongolicus*. ОПП – общее проективное покрытие.

Note. CP – coenopopulation. In parentheses – % of the total number of generative individuals. PC – projective cover of *T. mongolicus*. TPC – the total projective cover.

составляет 2.1–3.4% от общего числа генеративных особей (табл. 2). Кроме того, обнаружено, что женские особи отмечены в сообществах закустаренной тимьяновой песчаной степи (ЦП1) и остепненного луга (ЦП2), где вид доминирует: проективное покрытие составляет 15–20% и не найдены в сообществе петрофитной высокогорной степи (ЦП3) с довольно низким проективным покрытием вида (5%).

Для выяснения причин низкой доли женских особей в ценопопуляциях были исследованы особенности возобновления растений *T. mongolicus*.

Вид часто доминирует в степных и луговых фитоценозах, что свидетельствует о возможности успешного размножения и распространения [11]. Размножение особей вегетативно-полуподвижного кустарничка *T. mongolicus* происходит как семенным, так и вегетативным путем. Изучение онтогенетической структуры показало, что во всех трех ценопопуляциях *T. mongolicus* значительно преобладают прегенеративные и генеративные особи, процент старых постгенеративных особей намного ниже: прегенеративные особи (ювенильные, имматурные и виргинильные) составляют 33–38% от общего числа особей, генеративные

Таблица 3. Соотношение генет и рамет *Thymus mongolicus* в ценопопуляции ЦПЗ
Table 3. The ratio of genets to ramets in *Thymus mongolicus* from the coenopopulation CP3

Особь Individuals	Онтогенетические группы Ontogenetic groups								Всего особей, шт. Total number of individuals, pcs.
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>ss</i>	<i>s</i>	
Генеты Genets	—	$\frac{11}{5.4}$	$\frac{12}{5.8}$	$\frac{7}{3.4}$	$\frac{2}{1.0}$	$\frac{1}{0.5}$	$\frac{5}{2.5}$	$\frac{5}{2.4}$	$\frac{43}{21.1}$
Раметы Ramets	—	$\frac{22}{10.7}$	$\frac{42}{20.5}$	$\frac{45}{22.0}$	$\frac{4}{2.0}$	$\frac{5}{2.4}$	$\frac{29}{14.6}$	$\frac{14}{6.9}$	$\frac{161}{78.9}$

Примечание. Онтогенетические группы: *j* – ювенильная, *im* – имматурная, *v* – виргинильная, *g₁* – молодая генеративная, *g₂* – зрелая генеративная, *g₃* – старая генеративная, *ss* – субсенильная, *s* – сенильная.

*В числителе – число особей (шт.), в знаменателе – доля особей (%).

Note. Ontogenetic groups: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g₁* – young generative, *g₂* – mature generative, *g₃* – old generative, *ss* – subsenile, *s* – senile.

*In the numerator – the number of individuals (pcs.), in the denominator – the proportion of individuals (%).

особи 31–64%, сенильные и субсенильные – 0.9–26.4% [20]. Однако накопление прегенеративных и молодых генеративных особей в ЦП1 и ЦП3 происходит благодаря вегетативному способу размножения, семенное возобновление незначительно [20]. Проведенный анализ соотношения генет и рамет в ЦПЗ показал, что во всех онтогенетических группах значительно преобладают особи вегетативного происхождения: в целом, рамет в 3.7 раза больше, чем генет (табл. 3). Среди генеративных растений в ЦПЗ особей семенного происхождения насчитывалось в 5.4 раз меньше, чем особей вегетативного происхождения. В ЦП2 лугового сообщества условия произрастания для семенного возобновления более благоприятны, чем в степных сообществах из-за более высокого увлажнения, выровненного рельефа. Однако сравнительно высокое проективное покрытие травостоя в этом ценозе препятствует закреплению и распространению прегенеративных особей [20]. Мы предполагаем, что одна из причин низкой встречаемости женских особей *T. mongolicus* связана с высоким процентом отмирания прегенеративных особей семенного происхождения вследствие неблагоприятных условий биотопов (горный рельеф, континентальность климата, сравнительно высокое общее проективное покрытие травостоя).

Среди видов *Thymus* наиболее подробно исследована система размножения гинодиэцичного *Thymus vulgaris*, который относится к вегетивно-неподвижным кустарничкам с семенным размножением [3, 21]. Этот вид характеризуется более высокой семенной продуктивностью женских особей по сравнению с гермафродитными особями. Как уже упоминалось выше, доля женских особей *T. vulgaris* в разных местообитаниях варьирует от 5 до 95% [9]. Генетические и молекулярные исследования позволили установить, что фенотипы *T. vulgaris* имеют комплексное определение пола:

множественные гены цитоплазматической мужской стерильности (митохондриальные) взаимодействуют с несколькими ядерными генами – восстановителями ядерной мужской фертильности [21–23]. Аллели цитоплазматической мужской стерильности тормозят развитие андроеца и определяют образование женского фенотипа. С другой стороны, аллели ядерных генов могут восстанавливать образование андроеца, и тогда фенотип проявляется как гермафродитный. Таким образом, результат взаимодействия между цитоплазматическим и ядерным геномами (генетический фактор) влияет на частоту женских особей в популяциях. По современным представлениям, возникновение и распространение женских особей связано с периодическим появлением в популяции аллелей цитоплазматической мужской стерильности. Последующее сохранение женских особей в популяции происходит благодаря их преимуществу в семенной продуктивности по сравнению с гермафродитами [21, 24]. Кроме генетических факторов на изменение соотношения полов в разных популяциях влияют экологические условия местообитаний [25]. Для объяснения значительного варьирования соотношения полов *T. vulgaris* в разных популяциях, была предложена модель стохастического типа гинодиэции, которая связана с генетическими популяционными механизмами: эффектом основателя, скоростью миграции и вероятностью локального вымирания [25, 26].

Наше исследование соотношения полов генеративных особей *T. mongolicus* показало, что даже при доминировании вида в фитоценозах встречаемость женских особей в ценопопуляции очень низкая (2.1–3.4%). Можно предположить, что аллели цитоплазматической мужской стерильности, ответственные за проявление женского фенотипа у *Thymus*, периодически возникают и в популяциях *T. mongolicus*. Об этом свидетельствует присутствие небольшого числа женских особей

в ценопопуляциях ЦП1 и ЦП2. Однако женские особи не могут заметно распространиться в популяциях, что вероятно связано с особенностями их наследования, а также с малочисленностью прегенеративных особей семенного происхождения (потомства) в ценопопуляциях вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования морфологии цветков тимьяна монгольского *Thymus mongolicus* (Ronniger) Ronniger (Lamiaceae) установлены статистически значимые различия между обоеполыми и пестичными цветками по трем морфологическим признакам: длина верхней губы венчика, длины тычиночных нитей верхней и нижней тычинок или стаминодиев (p от 0.0001 до 0.016). Андроец пестичных цветков *T. mongolicus* недоразвит, состоит из стаминодиев и не образует фертильную пыльцу. Для вида характерна гинодиэция.

Изучение соотношения полов генеративных особей в ценопопуляциях *T. mongolicus* показало, что встречаемость женских особей в степных и луговых сообществах незначительна и составляет 2.1–3.4% от общего числа генеративных особей. Женские особи не выявлены в петрофитной высокогорной степи. При исследовании особенностей возобновления растений обнаружено, что в

степных сообществах накопление прегенеративных и молодых генеративных особей происходит благодаря вегетативному способу размножения растений. Анализ соотношения генет и рамет в петрофитной высокогорной степи показал, что во всех онтогенетических группах значительно преобладают особи вегетативного происхождения. В луговом сообществе распространению особей вида препятствует сравнительно высокое проективное покрытие травостоя и конкуренция между растениями. Мы предполагаем, что очень низкая доля женских особей *T. mongolicus* в ценопопуляциях связана с генетическими особенностями наследования женских особей и высоким уровнем отмирания прегенеративных особей семенного происхождения (потомства) в исследованных местообитаниях. Несмотря на низкую встречаемость женских особей, гинодиэция влияет на увеличение генетического разнообразия в популяциях *T. mongolicus* и способствует адаптации вида к разным условиям биотопов.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Дикорастущие* полезные растения России. 2001. СПб. 663 с.
2. Dommée 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>
3. Гогина Е.Е. 1990. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М. 208 с.
4. Thompson J.D., Rolland A.G., Prugnolle F. 2002. Genetic variation for sexual dimorphism in flower size within and between populations of gynodioecious *Thymus vulgaris*. — J. Evol. Biol. 15(3): 362–372.
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00407.x>
5. Гогина Е.Е. 1975. Род чабрец (тимьян) — *Thymus* L. — В кн.: Биологическая флора Московской области. Вып. 2. С. 137–168.
6. Manicacci D., Atlan A., Rossello J.A.E., Couvet D. 1998. Gynodioecy and reproductive trait variation in three *Thymus* species (Lamiaceae). — Int. J. Plant Sci. 159(6): 948–957.
<https://doi.org/10.1086/314085>
7. Гордеева Н.И., Пишеничкина Ю.А. 2013. Особенности половой дифференциации *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) в условиях лесостепи Новосибирской области. — Раст. ресурсы. 49(3): 297–303.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=19139453>
8. Демьянова Е.И. 2016. Половая структура популяций некоторых гинодиэцичных видов *Thymus* L. (Lamiaceae). — Вестник Пермского ун-та. Серия: Биология. 2: 96–101.
9. Belhassen E., Dommée B., Atlan A., Gouyon P.H., Pomente D., Assouad M.W., Couvet D. 1991. Complex determination of male sterility in *Thymus vulgaris* L.: genetic and molecular analysis. — Theor. Appl. Genet. 82(2): 137–143.
<https://doi.org/10.1007/BF00226204>
10. Stakelien Ė.V., Ložien Ė.K. 2014. Gynodioecy in *Thymus pulegioides* L., *T. serpyllum* L., and their hybrid *T. × oblongifolius* Opiz (Lamiaceae): Flower size dimorphism, female frequency, and effect of environmental factors. — Plant Biosyst. 148(1): 49–57.
<https://doi.org/10.1080/11263504.2012.756435>

11. Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2017. State of *Thymus* coenopopulations in the Southern Siberia. — Russ. J. Ecol. Syst. Ecol. 2(3).
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-3-4>
12. Годин В.Н. 2011. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Lamiidae* в Сибири. Обзор литературы. — Раст. мир Азиатской России. 2(8): 49–53.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17097627>
13. Колегова Е.Б. 2012. Жизненные формы видов рода *Thymus* L. в Республике Хакасия. — В сб.: Растительный мир и его охрана: Материалы международной научной конференции, посвященной 80-летию Института ботаники и фитоинтродукции. Алматы: LEM. С. 380–381.
14. Talovskaya E.B., Komarevtseva E.K. 2021. Development of the dwarf shrub *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) in the conditions of Southern Siberia. — BIO Web Conf. 31: 00027.
<https://doi.org/10.1051/bioconf/20213100027>
15. Доронькин В.М. 1997. *Thymus* L. — тимьян, богородская трава. — В кн.: Флора Сибири. Руголацеae — Ламиaceae (Labiatae). Новосибирск. Т. 11. С. 205–220.
16. Клоков М.В. 1954. Род *Thymus* L. — В кн.: Флора СССР. Под ред. Б.К. Шишкина. М.; Л. Т. 21. С. 470–591.
17. Гланц С. Медико-биологическая статистика. Перевод с англ. М. 1998. 459 с.
18. Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). — Am. J. Botany. 90(2): 226–234.
<https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226>
19. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 216 с.
20. Таловская Е.Б., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Гордеева Н.И. 2023. Состояние ценопопуляций *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) в зависимости от экологических условий. — Бот. журн. 108(1): 3–12.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=50434354>
21. 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>
22. McCauley D.E., Olson M.S., Emery S.N., Taylor D.L. 2000. Population Structure Influences Sex Ratio Evolution in a Gynodioecious Plant. — Am. Nat. 155(6): 814–819.
<https://doi.org/10.1086/303359>
23. Dufay M., Touzet P., Maurice S., Cuguen J. 2007. Modelling the maintenance of male-fertile cytoplasm in a gynodioecious population. — Heredity. 99(3): 349–356.
<https://www.nature.com/articles/6801009>
24. Mollion M., Ehlers B.K., Figuet E., Santoni S., Lenormand T., Maurice S., Galtier N., Bataillon T. 2018. Patterns of genome-wide nucleotide diversity in the gynodioecious plant *Thymus vulgaris* are compatible with recent sweeps of cytoplasmic genes. — Genome Biol. Evol. 10(1): 239–248.
<https://doi.org/10.1093/gbe/evx272>
25. Bailey M.F., Delph L.F. 2007. A field guide to models of sex-ratio evolution in gynodioecious species. — Oikos. 116(10): 1609–1617.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15315.x>
26. Couvet D., Ronce O., Gliddon C. 1998. The maintenance of nucleocytoplasmic polymorphism in a metapopulation: the case of gynodioecy. — Am. Nat. 152(1): 59–70.
<https://doi.org/10.1086/286149>

Breeding System of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae)

N. I. Gordeeva^a, *, E. B. Talovskaya^a

^aCentral Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

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

Abstract—*Thymus mongolicus* (Ronniger) Ronniger (Lamiaceae) is a valuable medicinal and aromatic plant. *T. mongolicus* is the implicitly polycentric dwarf shrub widely distributed in different environments of Tuva. The breeding system of *T. mongolicus* was studied in three steppe and meadow habitats. Statistically significant differences between bisexual and pistillate flowers of *T. mongolicus* were established based on three morphological features of the flower: the length of the upper lip of the corolla and the length of stamen filament of the upper and lower stamens (p 0.0001–0.016). The length of the upper lip of corolla of the bisexual flower is 1.3 times longer than that of the pistillate flower; the lengths of stamen filaments of upper and lower stamens of bisexual flowers are 3.7 and 4.1 times longer (respectively) than the length of staminodes of pistillate flowers. The stamens of the pistillate flowers are underdeveloped and do not form fertile pollen. The fre-

quency of females occurrence in coenopopulations is insignificant (2.1–3.4% of the total number of generative individuals), and females are absent in some phytocoenoses. Reproduction of *T. mongolicus* occurs both by seed and vegetatively. The distribution of *T. mongolicus* individuals by ontogenetic groups showed that both pregenerative individuals (33.0–38.1% of the total number of individuals) and generative individuals (31.2–63.7%) are well represented in cenopopulations. Analysis of the ratio of genets and ramets in the steppe petrophyte coenopopulation showed the significant predominance of the vegetative individuals in all ontogenetic groups: in general, there are 3.7 times more ramets than genets. In the meadow coenopopulation, the germination of seeds and the spread of generative individuals is prevented by the relatively high total projective cover of the herbage. It can be assumed that the low occurrence of *T. mongolicus* females is associated with a low seed renewal and specificity of offspring inheritance.

Keywords: *Thymus mongolicus*, gynodioecy, sex ratio, genets, ramets, coenopopulation, Republic of Tuva

ACKNOWLEDGMENTS

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

REFERENCES

- [Wild useful plants of Russia.] 2001. St. Petersburg. 663 p. (In Russian)
- Dommée 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>
- Gogina E.E. 1990. [Variability and morphogenesis in the genus *Thymus*]. Moscow. 208 p. (In Russian)
- Thompson J.D., Rolland A.G., Prugnolle F. 2002. Genetic variation for sexual dimorphism in flower size within and between populations of gynodioecious *Thymus vulgaris*. – J. Evol. Biol. 15(3): 362–372. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00407.x>
- Gogina E.E. 1975. [Genus thyme – *Thymus* L.]. – In: [Biological flora of the Moscow region.] V. 2. P. 137–168. (In Russian)
- Manicacci D., Atlan A., Rossello J.A.E., Couvet D. 1998. Gynodioecy and reproductive trait variation in three *Thymus* species (Lamiaceae). – Int. J. Plant Sci. 159(6): 948–957. <https://doi.org/10.1086/314085>
- Gordeeva N.I., Pshenichkina Yu.A. 2013. Sex differentiation of *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) in the forest-steppe zone of Novosibirsk region. – Rastitelnye resursy. 49(3): 297–303. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=19139453> (In Russian)
- Demyanova E.I. 2016. Sexual structure of populations of some gynodiecic *Thymus* L. (Lamiaceae) species. – Bulletin of Perm University. Biology. 2: 96–101. <https://press.psu.ru/index.php/bio/article/view/1796> (In Russian)
- Belhassen E., Dommée B., Atlan A., Gouyon P.H., Pomente D., Assouad M.W., Couvet D. 1991. Complex determination of male sterility in *Thymus vulgaris* L.: genetic and molecular analysis. – Theor. Appl. Genet. 82(2): 137–143. <https://doi.org/10.1007/BF00226204>
- Stakelien Ė.V., Ložien Ė.K. 2014. Gynodioecy in *Thymus pulegioides* L., *T. serpyllum* L., and their hybrid *T. × oblongifolius* Opiz (Lamiaceae): Flower size dimorphism, female frequency, and effect of environmental factors. – Plant Biosyst. 148(1): 49–57. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.756435>
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2017. State of *Thymus* coenopopulations in the Southern Siberia. – Russ. J. Ecol. 2(3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-3-4>
- Godin V.N. 2011. Sexual polymorphism in *Lamiidae* in Siberia. Review publications. – Flora and Vegetation of Asian Russia. 2(8): 49–53. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17097627> (In Russian)
- Kolegova E.B. 2012. [Life forms of *Thymus* species in Khakasia]. – In: [The plants and their conservation. The international scientific conference]. Almaty. P. 380–381. (In Russian)
- Talovskaya E.B., Komarevtseva E.K. 2021. Development of the dwarf shrub *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) in the conditions of Southern Siberia. – BIO Web Conf. 31: 00027. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213100027>
- Doronkin V.M. 1997. [*Thymus* L.]. – In: [Flora of Siberia. Pyrolaceae – Lamiaceae (Labiatae)]. Novosibirsk. V. 11. P. 205–220. (In Russian)
- Klovov M.V. 1954. [Genus *Thymus* L.]. – In: [Flora of the USSR]. Moscow; Leningrad. V. 21. P. 470–591. (In Russian)

17. Glantz S. 1998. Primer of biostatistics. Transl. from English. Moscow. 459 p. <http://medstatistic.ru/articles/glantz.pdf> (In Russian)
18. Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). – Am. J. Botany. 90(2): 226–234. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226>
19. [Coenopopulations of plants (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 216 p. (In Russian)
20. Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Gordeeva N.I. 2023. State of coenopopulations of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) depending on environmental conditions. – Botanicheskij Zhurnal. 108(1): 3–12. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=50434354>
21. 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>
22. McCauley D.E., Olson M.S., Emery S.N., Taylor D.L. 2000. Population Structure Influences Sex Ratio Evolution in a Gynodioecious Plant. – Am. Nat. 155(6): 814–819. <https://doi.org/10.1086/303359>
23. Dufaj M., Touzet P., Maurice S., Cuguen J. 2007. Modelling the maintenance of male-fertile cytoplasm in a gynodioecious population. – Heredity. 99(3): 349–356. <https://www.nature.com/articles/6801009>
24. Mollion M., Ehlers B.K., Figuet E., Santoni S., Lenormand T., Maurice S., Galtier N., Bataillon T. 2018. Patterns of genome-wide nucleotide diversity in the gynodioecious plant *Thymus vulgaris* are compatible with recent sweeps of cytoplasmic genes. – Genome Biol. Evol. 10(1): 239–248. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx272>
25. Bailey M.F., Delph L.F. 2007. A field guide to models of sex-ratio evolution in gynodioecious species. – Oikos. 116(10): 1609–1617. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15315.x>
26. Couvet D., Ronce O., Gliddon C. 1998. The maintenance of nucleocytoplasmic polymorphism in a metapopulation: the case of gynodioecy. – Am. Nat. 152(1): 59–70. <https://doi.org/10.1086/286149>