КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.522.5:582.949.2:57.017.5

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ПОЛОВОГО СПЕКТРА *ORIGANUM VULGARE* L. (LAMIACEAE, MAGNOLIOPSIDA)

Н. И. Гордеева, Е. К. Комаревцева

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Россия, 630090, Новосибирск, Золотодолинская, 101
E-mail: nataly.gordeeva@gmail.com; elizavetakomarevceva@yandex.ru

Поступила в редакцию 1.06.2018 г., после доработки 19.10.2018 г., принята 21.11.2018 г.

Гордеева Н. И., Комаревцева Е. К. Вариабельность полового спектра *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida) // Поволжский экологический журнал. 2019. № 1. С. 106 – 113. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-1-106-113>

Origanum vulgare L. – гинодиэичный вид, в популяциях которого произрастают совместно гермафродитные особи с обоеполыми цветками и женские особи с пестичными цветками. Это голарктический лесостепной вид, травянистый многолетник. Исследована вариабельность соотношения женских и гермафродитных особей в 26 ценопопуляциях *O. vulgare* из разных местообитаний (в 8 популяциях по собственным исследованиям на Юге Сибири и в 18 популяциях по литературным данным из Восточной Европы). Во всех местообитаниях указывалось проективное покрытие вида по общепринятым геоботаническим методам. Исследованные растения имеют длиннокорневидную жизненную форму, поэтому в качестве счетной единицы (особи) использовали парциальный побег или парциальный куст. Половая структура ценопопуляций изучалась путем подсчета генеративных особей на трансектах площадью от 10 до 20 м². В каждой популяции общее число учитываемых особей составляло не менее 90. Установлена достоверная положительная корреляционная связь между проективным покрытием *O. vulgare* в фитоценозе и долей женских особей в ценопопуляциях (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.86$, $p = 0.001$). При анализе ANOVA не выявлено достоверной разницы по доле женских особей в 6 вариантах различных местообитаний: $F_{\text{эмп}} = 3.36$ ($F_{\text{крит},5} = 5.1$, $p = 0.05$). Учитывая особенности биоморфологии и репродуктивной биологии разных половых особей *O. vulgare*, можно предположить, что увеличение проективного покрытия вида в фитоценозе и возрастание доли женских особей в половом спектре зависит от успешности произрастания семенного возобновления вида в ценозе.

Ключевые слова: *Origanum vulgare*, гинодиэия, половой спектр, проективное покрытие вида.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-1-106-113>

Origanum vulgare L. (Lamiaceae) – душица обыкновенная – относится к гинодиэичным растениям, в популяции которых произрастают совместно гермафродитные особи с обоеполыми цветками и женские особи с пестичными цветками

(Дарвин, 1948; Демьянова, 1990). Гинодизия препятствует самоопылению растений, повышает внутри- и межпопуляционную изменчивость вида. Среди гинодизичных видов часто наблюдается значительное варьирование соотношения женских и гермафродитных особей в разных местообитаниях (фитоценозах). В настоящее время нет полного понимания в отношении причин, влияющих на соотношение половых форм растений (Dufay, Billard, 2012).

Цель работы – исследование вариабельности соотношения женских и гермафродитных особей в ценопопуляциях *Origanum vulgare* L. из разных местообитаний.

O. vulgare – голарктический лесостепной вид, травянистый многолетник; встречается по суходольному и оспенным лугам, в разреженных лесах, в кустарниках, на каменистых склонах (Доронькин, 1997). При анализе половой структуры *O. vulgare* использованы собственные данные по восьми ценопопуляциям (ЦП) вида из разных местообитаний Западной Сибири и Горного Алтая (табл. 1), а также литературные данные по 18 ЦП *O. vulgare* из Восточной Европы (Годин, Евдокимова, 2017). Во всех местообитаниях указывалось проективное покрытие вида по общепринятым геоботаническим методикам. Изучение половой структуры проводилось методом трансект площадью от 10 до 20 м². Установлено, что растения в исследованных нами ценопопуляциях имеют длиннокорневищную жизненную форму, поэтому в качестве счетной единицы (особи) принимали парциальный побег или парциальный куст растений *O. vulgare*. Общее число учитываемых генеративных особей разных половых форм в каждой ЦП составляло не менее 90. Для исследования влияния условий произрастания в различных местообитаниях (фитоценозах) на половой спектр *O. vulgare* был проведен однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), где в качестве независимой переменной взяты варианты фитоценозов, а зависимой переменной – число женских особей в ЦП, выраженное в процентах. Так как изученные варианты фитоценозов представлены разным числом повторностей (от 2 до 10) (см. табл. 1), дисперсионный анализ проводился с использованием 2 – 3 повторностей, характеризующихся минимальным, средним и максимальным значениями зависимой переменной (доля женских особей) для каждого фитоценоза. Статистическая обработка данных проводилась с использованием общепринятых методов (Зайцев, 1984).

Таблица 1

Проективное покрытие *Origanum vulgare* и доля женских особей вида в местообитаниях Западной Сибири и Восточной Европы

№ ЦП	Фитоценоз, ОПП, географическое положение	ПП вида, %	Число генеративных особей	% женских особей
1	2	3	4	5
1	Березово-сосновый разнотравно-злаковый лес, 100%, Новосибирская область	1	112	18
2	Разнотравно-злаковый суходольный луг на каменистом склоне, 100%, Республика Алтай	3	214	18
3	Разнотравно-злаковый выпасаемый суходольный луг, 100%, Республика Алтай	3	104	24
4	Разнотравно-злаковый суходольный луг, 100%, Алтайский край	5	115	26

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
5	Разнотравно-злаковый суходольный луг, 100%, Республика Алтай	8	145	31
6	Разнотравно-злаковый суходольный луг на залежи, 90%, Новосибирская область	10	253	36
7	Разнотравно-злаковый суходольный луг на залежи, 100%, Новосибирская область	10	108	41
8	Закустаренный злаково-разнотравный луг на каменистом склоне, 100%, Республика Алтай	15	92	41
9*	Разнотравно-злаковый остепненный луг, 95%, Московская область	3	102	18
10*	Разнотравно-злаковый остепненный луг, 95%, Московская область	2	104	14
11*	Разнотравно-злаковый остепненный луг, 95%, Московская область	1	127	24
12*	Разнотравно-злаковый остепненный луг, 100%, Московская область	1	101	17
13*	Злаково-разнотравный остепненный луг, 98%, Московская область	1	121	22
14*	Разнотравно-злаковый остепненный луг, 95%, Московская область	2	103	17
15*	Разнотравно-злаковый остепненный луг, 100%, Московская область	1	101	20
16*	Разнотравно-злаковый остепненный луг, 95%, Московская область	2	105	15
17*	Разнотравно-злаковый суходольный луг, 100%, Московская область	2	107	13
18*	Разнотравно-злаковый суходольный луг, 95%, Московская область	1	108	17
19*	Разнотравно-злаковый суходольный луг, 100%, Московская область	1	101	16
20*	Разнотравно-злаковый лесной луг, 95%, Московская область	2	127	23
21*	Разнотравный лесной луг на послелесном склоне, 100%, Московская область	1	256	23
22*	Злаково-разнотравный остепненный луг, 100%, Московская область	1	195	23
23*	Разнотравно-злаковый остепненный луг, 95%, Московская область	2	130	21
24*	Разнотравный лесной луг на послелесном склоне, 100%, Московская область	1	103	15
25*	Разнотравно-злаковый лесной луг, 90%, Московская область	1	249	23
26*	Разнотравно-злаковый суходольный луг, 95%, Московская область	2	197	24

Примечание. ЦП – ценопопуляция, ОПП – общее проективное покрытие в %, ПП вида – проективное покрытие вида, 9* – 26* – по литературным данным (Годин, Евдокимова, 2017).

Вид *O. vulgare* относится к гинодиэичным растениям, в ценопопуляциях которых наблюдается значительное варьирование соотношения половых форм: доля женских особей может изменяться от 18 – 25 до 40 – 45% (Анисимова, Демьянова, 2007; Гордеева, 2015 а). С целью выяснения причин вариабельности половой

структуры ранее были рассмотрены особенности биоморфологии, онтогенеза и репродукции женских и гермафродитных особей в разных местообитаниях (Гордеева, 2015 а). Установлено, что половые особи не различаются по биоморфологическим признакам – числу генеративных побегов и растущих корневищ в парциальном кусте, годичному приросту плагиотропных корневищ, условному возрасту парциальной особи, а также длине генеративного побега и соцветия, числу паракладиев в соцветии. Для вида *O. vulgare* характерна репродуктивная компенсация – женские растения имеют более высокую семенную продуктивность по сравнению с гермафродитными (Дарвин, 1948). Реальная семенная продуктивность генеративного побега женских особей в 1.6 раз выше, чем у гермафродитных особей (Гордеева, 2015 б). Из литературы известно, что при самоопылении гермафродитных растений образуется гермафродитное потомство; при скрещивании женских и гермафродитных особей в потомстве отмечалось более 40% женских особей (Lewis, Crowe, 1956). Более высокая семенная продуктивность женских растений позволяет предполагать, что доля женских растений в ценопопуляциях имеет тенденцию увеличиваться.

При исследовании половой структуры ценопопуляций *O. vulgare* было обнаружено, что с увеличением проективного покрытия вида (ПП вида) изменяется доля женских особей в половом спектре ценопопуляций. Был проведен корреляционный анализ между этими показателями по материалам собственных исследований и по литературным данным (Годин, Евдокимова, 2017) (см. табл. 1). Расчеты коэффициента корреляции Пирсона ($r = 0.86$, $p = 0.001$) показали, что существует достоверная положительная корреляционная связь между ПП вида и долей женских особей в ценопопуляции *O. vulgare*. Для выяснения причин корреляции проанализированы особенности возобновления растений в конкретных фитоценозах. Ранее при изучении онтогенетической структуры ценопопуляций *O. vulgare* было установлено, что самоподдержание ценопопуляций происходит преимущественно вегетативным путем; семенное происхождение имеют только ювенильные, имматурные и единично виргинильные особи (Гордеева, 2015 а). В большинстве исследованных нами ценопопуляций доля семенных особей составляла менее 5% от общего числа особей. Прорастанию семян и развитию проростков *O. vulgare* препятствует накопление большого слоя ветоши в почвенной подстилке. Высокий процент семенного возобновления (61.1%) отмечен в ценопопуляции *O. vulgare* закустаренного злаково-разнотравного луга на каменистом склоне (см. табл. 1, ЦП8). Вероятно, условия этого фитоценоза были благоприятны для прорастания растений из-за небольшого слоя почвенной подстилки на крутом каменистом склоне. Большинство ценопопуляций (ЦП1 – ЦП5) с низким семенным возобновлением отличаются низким проективным покрытием и небольшим участием женских особей в половом спектре (см. табл. 1). В то время как в ЦП8 с высоким семенным возобновлением наблюдается одновременно более высокое проективное покрытие (15%) и увеличение доли женских особей (41%). Следует отметить, что в нарушенных залежных местообитаниях исследованы ЦП6 и ЦП7 с низким семенным возобновлением, но которые отличаются сравнительно большим проективным покрытием (10%) и высокой долей женских особей (36 — 41%). Возможно, ранее из-за нарушения ценоза здесь были благоприятные условия для массового

семенного размножения *O. vulgare*; в дальнейшем происходило зарастание пашни и накопление значительного слоя ветоши, что стало препятствовать прорастанию семян. Высокая доля женских особей сохраняется здесь со времени семенной инвазии *O. vulgare*.

Таким образом, результаты наших исследований позволяют предположить, что увеличение проективного покрытия *O. vulgare* и доли женских растений в ценопопуляциях зависит от успешности произрастания семенного возобновления вида в ценозе (в настоящем или, возможно, в недалеком прошлом фитоценозов). В этом случае преимущество получают женские особи вида, которые имеют более высокую семенную продуктивность по сравнению с гермафродитными особями.

Для дисперсионного анализа ANOVA были выбраны 6 местообитаний (фитоценозов) из Западной Сибири и Восточной Европы (табл. 2), кроме того, проведено сравнение между парами фитоценозов: 3 повторности с высоким проективным покрытием *O. vulgare* из Западной Сибири и по 3 повторности с низким проективным покрытием вида в Восточной Европе и Западной Сибири (табл. 3, 4). Анализ показал, что различие по доле женских особей в 6 вариантах местообитаний статистически не достоверно: $F_{\text{эмп}} = 3.36$ ($F_{\text{крит}5,5} = 5.1$). Однако фитоценозы с высоким проективным покрытием *O. vulgare* достоверно различаются по проценту женских особей от сообществ с небольшим участием вида, причем различие наблюдается как в варианте из Западной Сибири ($F_{\text{эмп}} = 93.93$, $F_{\text{крит}1,2} = 18.5$), так и в варианте из Восточной Европы ($F_{\text{эмп}} = 313$, $F_{\text{крит}1,2} = 18.5$).

Таблица 2

Доля женских особей *Origanum vulgare* в различных местообитаниях Западной Сибири и Восточной Европы

№	Фитоценоз	% женских особей	
1	Разнотравно-злаковый суходольный луг, Горный Алтай (ЦП 2, 5)	18	31
2	Разнотравно-злаковый остепненный луг, Московская обл. (ЦП 10, 11)	14	24
3	Разнотравно-злаковый суходольный луг, Московская обл. (ЦП 17, 26)	13	24
4	Разнотравно-злаковый лесной луг, Московская обл. (ЦП 20, 25)	23	23
5	Разнотравный лесной луг, Московская обл. (ЦП 24, 21)	15	23
6	Разнотравно-злаковый луг на залежи, Новосибирская обл. (ЦП 6, 7)	36	41
$F_{\text{эмп}} = 3.3$, $F_{\text{крит}5,5} = 5.1$ ($p = 0.05$)			

Таким образом, проведенное исследование с помощью анализа ANOVA показывает, что вариабельность полового спектра *O. vulgare* не связана напрямую с разными местообитаниями (фитоценозами). С другой стороны, можно говорить о наличии связи между долей женских особей *O. vulgare* в ценопопуляции и проективным покрытием вида в фитоценозе.

Таблица 3

Доля женских особей *Origanum vulgare* в фитоценозах с высоким и низким проективным покрытием вида из Западной Сибири

Фитоценоз	% женских особей		
Разнотравно-злаковый суходольный луг, Республика Алтай (ЦП 2, 3, 4)	18	24	26
Разнотравно-злаковый луг на залежи, Новосибирская обл. (ЦП 6, 7, 8)	36	41	41
$F_{\text{эмп}} = 313$, $F_{\text{крит}1,2} = 18.5$ ($p = 0.05$)			

Таблица 4

Доля женских особей *Origanum vulgare* в фитоценозах с высоким и низким проективным покрытием вида из Восточной Европы и Западной Сибири

Фитоценоз	% женских особей		
Разнотравно-злаковый суходольный луг, Московская обл. (ЦП 17, 18, 26)	13	17	24
Разнотравно-злаковый луг на залежи, Новосибирская обл. (ЦП 6, 7, 8)	36	41	41

$$F_{\text{эмп}} = 93, F_{\text{крит}1,2} = 18.5 (p = 0.05)$$

Установлена достоверная положительная корреляционная связь между проективным покрытием *O. vulgare* и долей женских особей в ценопопуляциях вида (коэффициента корреляции Пирсона $r = 0.86$, $p = 0.001$). Дисперсионный анализ ANOVA не выявил достоверную разницу по доле женских особей в 6 вариантах различных местообитаний: $F_{\text{эмп}} = 3.36$ ($F_{\text{крит}5,5} = 5.1$, $p = 0.05$). Сравнение фитоценозов с высоким и низким проективным покрытием *O. vulgare* показало достоверное различие в вариантах из Западной Сибири и из Восточной Европы по проценту женских особей в ценопопуляции (соответственно, $F_{\text{эмп}} = 93.93$ и $F_{\text{эмп}} = 313$, $F_{\text{крит}1,2} = 18.5$, $p = 0.05$). Учитывая особенности биоморфологии и репродуктивной биологии разных половых особей *O. vulgare*, можно предположить, что увеличение проективного покрытия вида в фитоценозе и возрастание доли женских особей *O. vulgare* в половом спектре ценопопуляций зависит от успешности произрастания семенного возобновления в ценозе.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (№ АААА-А17-117012610053-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Годин В. Н., Евдокимова Т. А. Половая структура ценопопуляций *Origanum vulgare* в Московской области // Изв. высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2017. № 4 (20). С. 35 – 45.
- Гордеева Н. И. Онтогенетическая и половая структуры ценопопуляций *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae) // Вестн. МГОУ. Сер. Естественные науки. 2015 а. № 5. С. 13 – 19.
- Гордеева Н. И. Семенная продуктивность и особенности прорастания семян душицы обыкновенной (*Origanum vulgare*) // Вестн. Алт. гос. аграр. ун-та. 2015 б. № 11. С. 87 – 90.
- Дарвин Чарлз. Различные формы цветов : в 8 т. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1948. Т. 7. С. 31 – 251.
- Демьянова Е. И. Половой полиморфизм цветковых растений : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 35 с.
- Доронькин В. М. Род *Origanum* L. – Душица // Флора Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1997. Т. 11. С. 204 – 205.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.
- Dufay M., Billard E. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species // Annals of Botany. 2012. Vol. 109, № 3. P. 505 – 519.
- Lewis D., Crowe L. K. The Genetic and Evolution of Gynodioecy // Evolution. 1956. Vol. 10, № 2. P. 115 – 125.

Н. И. Гордеева, Е. К. Комаревцева

**SEXUAL SPECTRUM VARIABILITY OF *ORIGANUM VULGARE* L.
(LAMIACEAE, MAGNOLIOPSIDA)**

Natalia I. Gordeeva and Elizavetta K. Komarevceva

*Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch, Russian Academy of Sciences
101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russia*

E-mail: nataly.gordeeva@gmail.com; elizavetakomarevceva@yandex.ru

Received 1 June 2018, revised 19 October 2018, accepted 21 November 2018

Gordeeva N. I., Komarevceva E. K. Sexual Spectrum Variability of *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae, Magnoliopsida). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2019, no. 1, pp. 106 – 113 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-1-106-113>

Origanum vulgare is a gynodioecious species, in whose populations hermaphroditic individuals with bisexual flowers and female individuals with pistillate flowers grow together. This is a holarctic forest-steppe species, a herbaceous perennial. The variability of the ratio of female to hermaphrodite individuals in 26 coenopopulations of *O. vulgare* from several habitats was investigated (in 8 populations by our own research in the Southern Siberia, and in 18 populations according to literature data from Eastern Europe). In all habitats the projective cover of the species was indicated by standard geobotanical methods. The plants studied have a long-root life form, therefore, a partial shoot or a partial shrub was used as a counting unit (an individual). The sexual structure of coenopopulations was studied by counting generative individuals on transects with an area of 10 to 20 m². In each population the total number of individuals to be counted was at least 90. A significant positive correlation between the projective cover of *O. vulgare* in the phytocenosis and the proportion of female individuals in coenopopulations was found (the correlation coefficient $r = 0.86$, $p = 0.001$). ANOVA analysis has revealed no statistically significant difference in the proportion of females in 6 versions of various phytocenoses: $F_{\text{emp}} = 3.36$ ($F_{\text{crit},5} = 5.1$, $p = 0.05$). Considering features of the biomorphology and reproductive biology of various sexual individuals of *O. vulgare*, one can suggest that the increase of the projective cover of the species in the phytocenosis and the increase in the female individual proportion in the sexual spectrum depend on the successful growing of the seed regeneration in the phytocenosis.

Key words: *Origanum vulgare*, gynodioecy, sexual spectrum, projective cover of species.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-1-106-113>

Acknowledgments: The work was performed in the framework of the state task of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (No. AAA-A17-117012610053-9).

REFERENCES

Anisimova A. G., Demyanova E. I. Morphologic-anatomical features of *Origanum vulgare* (Lamiaceae) sex forms. *Rastitelnye Resursy*, 2007, vol. 43, iss. 1, pp. 36–45 (in Russian).

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ПОЛОВОГО СПЕКТРА *ORIGANUM VULGARE*

Godin V. N., Evdokimova T. A. Sexual Structure of *Origanum vulgare* Populations in Moscow Region. *University Proceedings. Volga region. Natural Sciences*, 2017, no. 4, pp. 35–45 (in Russian).

Gordeeva N. I. Ontogenetic and Sexual Structure of *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae). *The Bulletin of the Moscow Region State University, Ser. Natural Sciences*, 2015 a, no. 5, pp. 13–19 (in Russian).

Gordeeva N. I. Seed Productivity and Germination of Common Origanum (*Origanum vulgare*). *Bulletin of Altai State Agricultural University*, 2015 b, no. 11, pp. 87–90 (in Russian).

Darwin Charles. *The Different Forms of Flowers*. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1948, vol. 7, pp. 31–251 (in Russian).

Demyanova E. I. *Polovoj polimorfizm tsvetkovykh rastenij* [Sexual Polymorphism of Flowering Plants]. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Moscow, 1990. 35 p. (in Russian).

Doronkin V. M. Rod *Origanum* L. – Dushitsa [Genus *Origanum* L]. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1997, vol. 11, pp. 204–205 (in Russian).

Zaytsev G. N. *Matematicheskaya statistika v ehksperimental'noj botanike* [Mathematical Statistics in Experimental Botany]. Moscow, Nauka Publ., 1984. 424 p. (in Russian).

Dufay M., Billard E. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. *Annals of Botany*, 2012, vol. 109, no. 3, pp. 505–519.

Lewis D., Crowe L. K. The Genetic and Evolution of Gynodioecy. *Evolution*, 1956, vol. 10, no. 2, pp. 115–125.