

УДК 582.57:581.331:502
doi: 10.17223/19988591/45/3

В.Н. Годин, С.В. Дозорова, Т.В. Архипова

Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия

Андромоноэция у *Aegorodium podagraria* L. (Ariaceae) в Московской области

*Рассмотрены особенности проявления андромоноэции у длиннокорневищного травянистого поликарпического растения *Aegorodium podagraria*. Выявлено, что у *A. podagraria* в пределах одной особи образуются два типа цветков – обоеполые и тычиночные, которые имеют структурные и размерные отличия. В тычиночных цветках наблюдается полная редукция гинецея, от которого остались только стилоподии, выполняющие функции нектарников. Флоральные единицы у *A. podagraria* – двойные зонтики, состоящие из простых зонтиков. Синфлоресценции данного вида представлены кистями или метелками из двойных зонтиков. Простые зонтики могут включать только обоеполые цветки (на главном побеге у мощно развитых особей с разветвленными паракладиями), обоеполые и тычиночные цветки (последние всегда в центре зонтиков) или только тычиночные цветки (на побегах самых высоких порядков ветвления). Обсуждаются причины выявленных размерных различий обоеполых цветков в терминальных двойных зонтиках и двойных зонтиках на побегах II порядка ветвления, тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II и III порядков ветвления.*

Ключевые слова: андромоноэция; *Aegorodium podagraria*; синфлоресценция.

Введение

Андромоноэция – вид половой дифференциации цветковых растений, при которой каждая особь образует два морфологически различных типа цветков: тычиночные и обоеполые. Андромоноэция – сравнительно нечастый вариант половой экспрессии, встречается примерно у 2% цветковых растений [1, 2]. Чаще всего данная форма половой дифференциации распространена у представителей таких семейств, как Ariaceae [3, 4], Araliaceae [2, 5], Fabaceae [6], Roaceae, Solanaceae [7]. В пределах семейства Ariaceae многими исследователями выявлены общие закономерности пространственного взаимного расположения обоеполых и тычиночных цветков: с возрастанием порядка побега, на котором образуется зонтик, увеличивается доля тычиночных цветков и соответственно снижается доля обоеполых цветков [8–10]. По мнению целого ряда исследователей, сочетание андромоноэции и последовательности цветения цветков в двойных и простых зонтиках на побегах разного порядка ветвления обеспечивает высококую долю ксеногамии

у многих представителей данного семейства в умеренном поясе Северного полушария [10, 11]. Несмотря на многолетние и разносторонние исследования полового полиморфизма представителей семейства *Apiaceae*, остаются нерешенными многие вопросы половой дифференциации видов этого семейства.

В качестве объекта наших исследований выбрана *Aegopodium podagraria* L. (сноть обыкновенная) – многолетнее травянистое длиннокорневищное поликарпическое растение [12]. *A. podagraria* – европейско-сибирский бореальный вид. Ареал вида охватывает всю Европу, за исключением Крайнего Севера и южной части, Кавказ, Малую Азию, некоторые районы Средней Азии и Сибири. В Европе *A. podagraria* тяготеет главным образом к широколиственным лесам, однако довольно часто входит под полог смешанных, хвойно-широколиственных и хвойных лесов, доходя до северной окраины материка.

В доступной нам литературе имеются немногочисленные сведения о структуре синфлоресценций *A. podagraria*. По данным Т.В. Кузнецовой и А.К. Тимониной [13], флоральная единица у данного вида – двойной зонтик, паракладии немногочисленные и неразветвленные, а синфлоресценция представляет собой закрытую кисть или дихазий из двойных зонтиков. Данные о половой дифференциации *A. podagraria* довольно фрагментарны. Согласно сводке Р. Knuth [8], терминальные двойные зонтики образуют обоеполые цветки, в то время как двойные зонтики на побегах второго порядка включают краевые обоеполые цветки и центральные тычиночные цветки. Б.К. Шишкин [14] сообщает о том, что у *A. podagraria* терминальный двойной зонтик образует семена (включает обоеполые цветки), боковые зонтики более мелкие и обыкновенно бесплодные (содержат тычиночные цветки). По данным J. Korta [15], помимо обоеполых цветков, в зонтиках встречаются и тычиночные цветки. Согласно данным А. Wróblewska [16], доля тычиночных цветков увеличивается при возрастании порядка побега, на котором они образуются, от 5,7% в терминальных двойных зонтиках до 48,3% в двойных зонтиках на побегах третьего порядка. Неоднозначность данных литературы о половой дифференциации данного вида и отсутствие сведений о структурных и размерных различиях тычиночных и обоеполых цветков у *A. podagraria* определили цель работы – выявление основных закономерностей половой дифференциации *A. podagraria*.

Материалы и методики исследования

Изучение особенностей половой дифференциации *A. podagraria* проводили в фазу массового цветения вида в 2016 и 2017 гг. в естественных условиях Московской области (Истринский район, окр. п. Павловская Слобода, 55°48'52"N, 37°05'16"E).

Мы вслед за рядом исследователей [13] используем единую терминологию и систему обозначения для всех зонтиков в пределах синфлоресценции

у представителей сем. Apiaceae: простой зонтик; сложный, или двойной, зонтик, состоящий из простых зонтиков; терминальный двойной зонтик заканчивает главный побег.

Для выявления особенностей строения синфлоресценций *A. podagraria* закладывали трансекты в местах массового произрастания вида. В районе исследования *A. podagraria* изучена в составе лесного суходольного разнотравно-снытевого луга. В конце активного цветения вида, когда все зонтики на побегах разных порядков полностью сформированы, у каждой особи на трансекте подсчитывали число двойных зонтиков на побегах разного порядка ветвления. У 10 особей с каждой трансекты, выбранных случайным образом, учитывали следующие параметры: число двойных зонтиков на побегах разного порядка ветвления, их диаметр, длину их лучей, число простых зонтиков в составе двойных зонтиков, диаметр простых зонтиков, длину цветоножек, число обоеполых и тычиночных цветков в простых зонтиках. Измерение метрических признаков проводили с помощью линейки со шкалой деления 1 мм. Заложено пять трансект. Полученные данные с разных трансект объединили для составления обобщенной характеристики счетных и метрических показателей зонтиков на побегах разного порядка у разных особей. Всего исследовано 50 терминальных зонтиков, 100 двойных зонтиков на побегах II порядка ветвления и 50 двойных зонтиков на побегах III порядка ветвления у 50 разных особей.

В связи с тем, что цветки *A. podagraria* характеризуются четко выраженной протандрией и неодновременностью цветения цветков в зонтиках на побегах разного порядка ветвления, сбор цветков для учета размеров различных частей цветка невозможно проводить однократно и одновременно в зонтиках на побегах разного порядка. Поэтому поступали следующим образом. До начала цветения этикетировали 5 особей, выбранных случайным путем. Затем в начале цветения первыми собирали цветки, находящиеся в мужской фазе развития, формирующиеся в двойных зонтиках на побеге I порядка ветвления. В пределах двойных зонтиков выбирали три крайних простых зонтика, их цветки фиксировали в марлевые мешочки и помещали в укушенный алкоголь для хранения. В камеральных условиях у этих цветков в тычиночной стадии развития измеряли параметры венчика и андрогцея. Далее аналогичным образом поступали с цветками, находящимися в пестичной фазе развития, которые также формировались там же в двойных зонтиках на побегах I порядка ветвления. В камеральных условиях у этих цветков в пестичной стадии развития измеряли параметры венчика и гинецея (к этому времени такие цветки обычно уже не имели тычинок и пыльников, которые подсыхали и не сохранялись в цветке). Дальнейшее сравнение параметров венчика у цветков, собранных в тычиночную и пестичную фазы развития, показало отсутствие достоверных различий по изучаемым признакам. Поэтому полученные выборки объединяли для обобщенной характеристики венчика и его частей у цветков двойных зонтиков на побегах I порядка

ветвления. Аналогично поступали с цветками, образующимися в двойных зонтиках на побегах II и III порядков ветвления. Однако объединение выборок признаков цветков на разных этапах цветения производили только в пределах двойного зонтика на побегах одного порядка ветвления. Таким образом, были получены средние значения следующих параметров цветка в двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления: диаметр венчика, длина и ширина лепестков, длина тычинок, длина и ширина пыльников, длина и высота абаксиального стилоподия, длина завязи, длина столбика, диаметр рыльца. Последние три признака определяли только у обоеполых цветков. Размеры частей цветка измеряли с помощью стереоскопического микроскопа «Биомед МС-1» с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40 в зависимости от величины измеряемого органа. Морфологические особенности изучены у 100 обоеполых цветков в терминальных двойных зонтиках, 100 обоеполых цветков в двойных зонтиках на побегах II ветвления и 200 тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II и III порядков ветвления у 25 разных особей.

Данные обработаны методами вариационной статистики [17]. Для каждого изучаемого признака определяли пределы варьирования (min-max), среднее арифметическое значение (M), ошибку среднего (m). Сравнение средних арифметических проводили с помощью *t*-критерия Стьюдента. Сравнение полученных результатов за два года исследования не выявило наличия статистически значимых различий по всем изучаемым параметрам, что позволило в дальнейшем объединить данные для обобщенной характеристики цветков и соцветий данного вида. Результаты вычислений представлены в табл. 1, 2.

Морфология цветков описана согласно «Атласу...» [18]. Для определения качества пыльцы использовали метод окрашивания ацетокармином. Для приготовления препаратов пыльцы использовали по 5 наиболее зрелых пыльников из каждого цветка. С каждой особи брали по 5 цветков из разных частей двойных зонтиков, расположенных на побегах разных порядков. Препарат изучали под микроскопом «Биомед-5» при увеличении 16×10 . Подсчёт пыльцевых зёрен проводили в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовали по 300–500 пыльцевых зёрен. Всего изучена пыльца 250 обоеполых цветков в терминальных двойных зонтиках, 250 обоеполых цветков в двойных зонтиках на побегах на побегах II ветвления и 500 тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II и III порядков ветвления у 50 разных особей. Определение размеров пыльцевых зёрен осуществляли на тех же препаратах, измерение проводили с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40 . Изучена пыльца обоеполых и тычиночных цветков по трем признакам: экваториальный диаметр и полярная ось фертильных пыльцевых зёрен, мкм; фертильность пыльцы, %.

Результаты исследования и обсуждение

A. podagraria, как и другие представители семейства Ariaceae, интересна набором приспособлений для осуществления ксеногамии и предотвращения или значительного уменьшения вероятности автогамии, что проявляется, например, в наличии полового полиморфизма в форме андромоноэции. Наше внимание в первую очередь привлекли такие особенности половой дифференциации у *A. podagraria*, как наличие разных половых типов цветков и их пространственное расположение в пределах одной особи, анализ изменений размеров обоеполых и тычиночных цветков в зависимости от их расположения на побегах разного порядка.

Наши исследования показали, что синфлоресценция у *A. podagraria* представляет собой закрытую кисть из двойных зонтиков, которые заканчивают главный и боковые побеги II порядка (паракладии неразветвленные) или метелку из двойных зонтиков (паракладии разветвленные). В последнем случае двойные зонтики заканчивают главный и боковые побеги II и III порядков. Другими словами, в естественных условиях Московской области у *A. podagraria* встречается два типа особей в зависимости от степени разветвления синфлоресценции: 1) особи с двойными зонтиками на главном и боковых побегах II порядка; 2) особи с двойными зонтиками на главном и боковых побегах II и III порядков. В обоих случаях флоральная единица у *A. podagraria* представляет собой двойной зонтик, который будет совершенным и открытым. Обёртки и обёрточки у простых и двойных зонтиков обычно отсутствуют. Простые зонтики, входящие в состав двойных зонтиков, у данного вида могут быть открытыми или закрытыми. Дело в том, что у *A. podagraria*, как и целого ряда представителей трибы Ariaceae семейства Ariaceae, в простых зонтиках может присутствовать терминальный цветок [12]: у *A. podagraria* терминальный цветок присутствует в части простых зонтиков, тогда как в других он отсутствует. Терминальный цветок у *A. podagraria* встречается у наиболее крупных и сильных экземпляров, причем главным образом в двойных зонтиках на главных побегах, а в его пределах – в периферических простых зонтиках. В дальнейшем выделенные два типа особей *A. podagraria* по степени разветвленности синфлоресценций мы будем рассматривать отдельно друг от друга, поскольку многие их морфометрические показатели будут значительно различаться (см. табл. 1).

Особи с двойными зонтиками на главном и боковых побегах II порядка – наиболее широко распространённый вариант у *A. podagraria* в изученных нами условиях, который встречается примерно у 98% особей. Характеристика морфометрических показателей зонтиков разных типов особей представлена в табл. 1. Синфлоресценция у особей данного типа представляет собой кисть из двойных зонтиков. Главный побег заканчивается крупным терминальным двойным зонтиком. На главном побеге может формироваться от 1 до 7 боковых побегов (паракладиев), также заканчивающихся двой-

ными зонтиками. Анализ данных показывает, что чаще всего встречаются особи с 2–4 двойными зонтиками на боковых побегах и значительно реже распространены другие варианты особей – с 1 или 5–7 зонтиками на побегах II порядка ветвления.

Таблица 1 [Table 1]

**Морфометрические показатели простых и двойных зонтиков
на побегах разного порядка у *Aegopodium podagraria*
[Morphological features of umbels and umbellets on shoots
of different orders in *Aegopodium podagraria*]**

| Признак [Morphological features] | Min–max | M±m |
|--|-----------|----------|
| Особи с зонтиками на побегах I и II порядков [Individuals with umbels on shoots of the first and second orders] | | |
| Терминальные двойные зонтики [Terminal umbels] n=25 | | |
| Диаметр двойного зонтика, см [Diameter of umbels, cm] | 10,0–11,0 | 10,5±0,4 |
| Длина лучей двойного зонтика, см [Length of rays of umbels, cm] | 2,5–5,0 | 4,6±0,4 |
| Число двойных зонтиков, шт. [Number of umbels, psc.] | 1 | 1 |
| Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. [Number of umbellets, psc.] | 20–24 | 23,0±0,7 |
| Диаметр простого зонтика, см [Diameter of umbellets, cm] | 1,3–2,5 | 2,3±0,2 |
| Длина цветоножек, см [Length of pedicels, cm] | 0,5–1,0 | 0,8±0,04 |
| Число цветков в простых зонтиках, шт. [Number of flowers in umbellets, psc.] | 14–30 | 20,1±1,0 |
| Доля тычиночных цветков в простом зонтике [Portion of male flowers in umbellets], % | 0–9,7 | 2,3±1,0 |
| Двойные зонтики на побегах II порядка [Umbels on shoots of the second order] n=50 | | |
| Диаметр двойного зонтика, см [Diameter of umbels, cm] | 5,0–7,0 | 6,3±0,2 |
| Длина лучей двойного зонтика, см [Length of rays of umbels, cm] | 1,7–3,5 | 2,6±0,2 |
| Число двойных зонтиков, шт. [Number of umbels, psc.] | 1–7 | 3,3±0,1 |
| Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. [Number of umbellets, psc.] | 18–25 | 21,7±0,6 |
| Диаметр простого зонтика, см [Diameter of umbellets, cm] | 0,8–1,4 | 1,2±0,1 |
| Длина цветоножек, см [Length of pedicels, cm] | 0,2–0,7 | 0,5±0,05 |
| Число цветков в простых зонтиках, шт. [Number of flowers in umbellets, psc.] | 12–29 | 19,2±1,0 |
| Доля тычиночных цветков в простом зонтике [Portion of male flowers in umbellets], % | 15,3–96,9 | 52,7±1,9 |
| Особи с зонтиками на побегах I, II и III порядков [Individuals with umbels on shoots of the first, second and third orders] | | |
| Терминальные двойные зонтики [Terminal umbels] n=25 | | |
| Диаметр двойного зонтика, см [Diameter of umbels, cm] | 10,0–10,5 | 10,3±0,2 |
| Длина лучей двойного зонтика, см [Length of rays of umbels, cm] | 2,3–5,0 | 4,5±0,4 |
| Число двойных зонтиков, шт. [Number of umbels, psc.] | 1 | 1 |
| Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. [Number of umbellets, psc.] | 20–24 | 22,5±0,4 |
| Диаметр простого зонтика, см [Diameter of umbellets, cm] | 1,0–2,5 | 2,0±0,2 |
| Длина цветоножек, см [Length of pedicels, cm] | 0,3–1,0 | 0,7±0,05 |
| Число цветков в простых зонтиках, шт. [Number of flowers in umbellets, psc.] | 18–32 | 24,9±1,0 |
| Доля тычиночных цветков в простом зонтике [Portion of male flowers in umbellets], % | 0 | 0 |

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

| Признак [Morphological features] | Min-max | M±m |
|---|---------|----------|
| Двойные зонтики на побегах II порядка [Umbels on shoots of the second order] n=50 | | |
| Диаметр двойного зонтика, см [Diameter of umbels, cm] | 4,0–5,5 | 4,6±0,3 |
| Длина лучей двойного зонтика, см [Length of rays of umbels, cm] | 1,5–2,5 | 2,1±0,2 |
| Число двойных зонтиков, шт. [Number of umbels, psc.] | 5–8 | 6,8±1,0 |
| Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. [Number of umbellets, psc.] | 19–23 | 21,0±0,1 |
| Диаметр простого зонтика, см [Diameter of umbellets, cm] | 0,5–1,5 | 1,0±0,07 |
| Длина цветоножек, см [Length of pedicels, cm] | 0,2–0,8 | 0,5±0,05 |
| Число цветков в простых зонтиках, шт. [Number of flowers in umbellets, psc.] | 15–30 | 21,1±1,0 |
| Доля тычиночных цветков в простом зонтике [Portion of male flowers in umbellets], % | 0–26,3 | 9,2±1,5 |
| Двойные зонтики на побегах III порядка [Umbels on shoots of the third order] n=50 | | |
| Диаметр двойного зонтика, см [Diameter of umbels, cm] | 3,0–3,2 | 3,1±0,07 |
| Длина лучей двойного зонтика, см [Length of rays of umbels, cm] | 0,3–1,5 | 0,9±0,08 |
| Число двойных зонтиков, шт. [Number of umbels, psc.] | 2–6 | 5,6±1,0 |
| Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. [Number of umbellets, psc.] | 10–12 | 11,0±0,7 |
| Диаметр простого зонтика, см [Diameter of umbellets, cm] | 0,3–1,2 | 0,9±0,08 |
| Длина цветоножек, см [Length of pedicels, cm] | 0,3–0,6 | 0,4±0,07 |
| Число цветков в простых зонтиках, шт. [Number of flowers in umbellets, psc.] | 4–12 | 9,1±0,6 |
| Доля тычиночных цветков в простом зонтике [Portion of male flowers in umbellets], % | 100 | 100 |

Примечание. Min-max – минимальные и максимальные значения признака, M – среднее арифметическое значение признака, m – ошибка среднего арифметического значения, n – объем выборки.

[Note. Min-max - Minimum and maximum values of the feature; M - The arithmetic mean; m - The arithmetic mean error; n - Sample size].

Терминальные двойные зонтики на главном побеге – самые крупные из зонтиков всей особи, имеют диаметр от 10,0 до 11,0 см и состоят из 14–30 простых зонтиков, расположенных в 3–4 круга. Длина лучей двойных зонтиков постепенно уменьшается от периферии к центру зонтика и варьирует от 2,5 до 5,0 см.

Простые зонтики в составе терминального двойного зонтика могут формировать тычиночные цветки. У *A. podagraria* тычиночные цветки располагаются только в центре простых зонтиков и окружены периферическими обоеполыми цветками. Доля тычиночных цветков в простых зонтиках на главном побеге незначительна – 2,3% – и находится в прямой зависимости от числа двойных зонтиков, образуемых особью.

В наших исследованиях выявлено два типа особей в зависимости от наличия или отсутствия тычиночных цветков в простых зонтиках на главном побеге: 1) тычиночные цветки отсутствуют в простых зонтиках терминального зонтика. Такие особи характеризуются всегда образованием нескольких (3–7) двойных зонтиков на побегах II порядка. 2) Тычиночные цветки встречаются в простых зонтиках терминального зонтика. В данном случае

на особи формируются 1–2 двойных зонтика на побегах II порядка. Иными словами, при увеличении числа боковых побегов II порядка уменьшается вероятность образования тычиночных цветков в простых зонтиках терминального зонтика. В случае формирования тычиночных цветков в простых зонтиках они всегда будут располагаться в центре простого зонтика, а последние встречаются исключительно в центре двойных зонтиков.

Двойные зонтики на боковых побегах II порядка меньше, чем терминальные двойные зонтики (см. табл. 1): диаметр первых варьирует от 5,0 до 7,0 см. Средняя длина лучей и число простых зонтиков меньше, чем аналогичные признаки у терминальных двойных зонтиков. При этом простые зонтики располагаются обычно в 2–3 кругах в двойных зонтиках на побегах II порядка. Следовательно, все изученные показатели у двойных зонтиков на побегах II порядка меньше, чем у терминальных двойных зонтиков.

Тычиночные цветки в двойных зонтиках на побегах II порядка также располагаются в центре простых зонтиков. Однако число их возрастает при переходе от периферических простых зонтиков к центральным. Так, если средняя доля тычиночных цветков в периферических простых зонтиках составляет 26,2%, то у центральных простых зонтиков она увеличивается до 63,1%. Тем не менее наблюдается очень высокая степень варьирования участия тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II порядка, которая зависит от числа боковых побегов II порядка, которые образует особь. При формировании одного–двух двойных зонтиков на боковых побегах у особи доля тычиночных цветков значительна и может достигать 97%, при этом центральные простые зонтики могут состоять исключительно из тычиночных цветков. Иная ситуация наблюдается у особей, образующих несколько (3–7) двойных зонтиков на побегах II порядка ветвления. У таких особей участие тычиночных цветков заметно ниже и составляет в среднем 45,2%.

Подводя итог вышесказанному, можно констатировать следующие закономерности, проявляющиеся в особенностях строения синфлоресценций особей *A. podagraria*, когда образуются двойные зонтики только на побегах II порядка ветвления:

1. Средний диаметр двойных зонтиков, длина их лучей, общее число цветков в них уменьшаются по мере увеличения порядка зонтика.

2. Средний диаметр простых зонтиков, длина цветоножек, общее число цветков в них также уменьшаются по мере увеличения порядка двойного зонтика, а также по мере приближения их к центру двойного зонтика.

3. Доля тычиночных цветков напрямую зависит от мощности развития особи и числа образуемых ею двойных зонтиков на побегах II порядка: при увеличении числа боковых побегов II порядка число тычиночных цветков в простых и двойных зонтиках на главном и боковых побегах минимально.

Рассмотрим теперь особи, у которых степень разветвления синфлоресценции достигает III порядка ветвления и двойные зонтики располагаются на побегах не только II, но и III порядков ветвления. Доля таких особей в

изученных популяциях *A. podagraria* незначительна и составляет обычно 2%. У этих особей наблюдаются все те же закономерности изменения параметров простых и двойных зонтиков, что у ранее рассмотренных особей только с двумя порядками ветвления синфлоресценции. Однако имеются и некоторые отличия, самые главные из которых заключаются в следующем:

1. Простые зонтики терминального двойного зонтика никогда не образуют тычиночных цветков.

2. Доля тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II порядка ветвления невелика (в среднем 9,2%) и менее вариабельна, чем доля тычиночных цветков у особей с двумя порядками ветвления синфлоресценции в аналогичных зонтиках.

3. Простые и двойные зонтики на побегах III порядка ветвления состоят исключительно из тычиночных цветков.

Перечисленные отличия напрямую связаны с увеличением степени разветвленности синфлоресценции у *A. podagraria*. Выше было показано, что участие тычиночных цветков в простых и двойных зонтиках зависит от мощности развития особей и числа образуемых ею паракладиев (побегов II порядка ветвления). Особи с разветвленными паракладиями и двойными зонтиками на побегах III порядка ветвления логически продолжают данную закономерность, поскольку у таких особей число двойных зонтиков на побегах II порядка, как правило, достаточно большое (от 5 до 8 шт.).

Сравнение полученных нами закономерностей взаимного пространственного расположения тычиночных и обоеполых цветков с имеющимися в литературе данными показывает следующее. Довольно неожиданными выглядят данные А. Wróblewska [16] о том, что в двойных зонтиках на побегах III порядка ветвления доля тычиночных цветков составляет 48,3%. По нашим данным, если у особей *A. podagraria* имеются двойные зонтики на побегах III порядка ветвления, то они состоят исключительно из тычиночных цветков. Чисто теоретически можно предположить, что у *A. podagraria* возможно образование двойных зонтиков на побегах IV порядка ветвления, однако таких данных А. Wróblewska не приводит и в наших исследованиях таких особей не выявлено. Поэтому факт такой высокой доли обоеполых цветков в двойных зонтиках на побегах III порядка ветвления пока объяснить не представляется возможным.

Морфология обоеполых и тычиночных цветков у *Aegopodium podagraria*. Цветки *A. podagraria*, как и цветки большинства представителей семейства *Apiaceae*, построены относительно однообразно. Обоеполые цветки *A. podagraria* полные, циклические, 4-круговые, с 5-членными (околоцветник и андроцей) или 2-членными (гинецей) кругами. Околоцветник двойной, прикрепленный, как и тычинки, к верхней части завязи.

Цветоножки очень длинные (в несколько раз превышают длину чашечки и венчика), длиной от 0,5 до 1,0 см, неравные в пределах простых зонтиков. Наиболее длинные цветоножки характерны для краевых цветков, наиболее

короткие – для центральных цветков простых зонтиков. Цветоножки тонкие, голые, гладкие, у краевых цветков они отклоненные, у центральных цветков простых зонтиков – прямостоячие.

Околоцветник. Чашечка незаметна. Венчик опадающий, образован из пяти свободных, белых, обратнойцевидной формы лепестков, с несколькими секреторными каналами, которые ветвятся. Диаметр венчика обоеполых цветков варьирует от 2,8 до 4,3 мм и зависит от положения цветка в простых и двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления.

Лепестки имеют довольно своеобразное строение: из узкого короткого ноготка они расширяются в пластинку лепестка, затем вновь суживаются и суженой частью загибаются внутрь цветка, производя впечатление двулопастных. Лепестки с коротким ноготком, горизонтальные, голые, гладкие. Длина лепестков обоеполых цветков варьирует от 1,1 до 1,8 мм, их ширина – от 1,3 до 1,6 мм.

Подавляющее большинство исследователей описывают цветки у видов зонтичных как актиноморфные или зигоморфные (вследствие увеличения лепестков у краевых цветков простых зонтиков). Однако актиноморфность цветков *A. podagraria*, как и целого ряда других представителей, проявляется исключительно в особенностях строения околоцветника и андроеца. Тем не менее в целом цветки *A. podagraria* можно охарактеризовать как зигоморфные, учитывая особенности строения гинецея.

Андроец. Андроец состоит из 5 тычинок, чередующихся с лепестками, гаплостемонный, свободный. Тычинки прикреплены к верхней части завязи своими основаниями. Тычиночные нити длинные, тонкие, голые, гладкие, свободные, равные, в бутоне загнутые внутрь цветка, в функционирующем состоянии слегка изогнуты внутрь. Тычинки в начале цветения равны по длине лепесткам, позднее – значительно длиннее их. Длина тычинок у обоеполых цветков варьирует от 1,8 до 2,8 мм и также зависит от положения цветков в двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления.

Пыльники в очертании эллиптические, качающиеся, жёлтые, прикрепляются спинной стороной в своей средней части, длиной от 0,43 до 0,57 мм и шириной от 0,40 до 0,48 мм у обоеполых цветков. Теки пыльников сближенные (разделены очень узким связником).

Цветки протандрические (первыми созревают и вскрываются пыльники, позднее созревает гинецей). Пыльник 4-гнездный, раскрывается интрорзно, гнезда сближены попарно в две теки. Пыльники опадающие вскоре после раскрывания венчика цветков.

Пыльца. Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, слегка сжатые с экватора, в очертании с полюса – треугольно-округлые, с вогнутыми сторонами. Полярная ось пыльцевых зерен у обоеполых цветков варьирует от 26,3 до 35,0 мкм, экваториальный диаметр – от 15,0 до 20,0 мкм. Фертильность пыльцы высокая и составляет в среднем 83,8%. Степень ее фертильности не зависит от полового типа цветка.

Гинецей. Гинецей синкарпный, с двугнездной завязью, содержащей в каждом гнезде по одному развитому анатропному семязачатку. Завязь, как и у других представителей сем. Ariaceae, образована двумя плодолистиками и приросшими к ним основаниями чашелистиков, лепестков и тычинок, при незначительном участии оси, полунижняя, так как все части цветка прикреплены к ней ниже подстолбиев, составляющих верхушку завязи, длиной от 1,3 до 1,6 мм.

Стилодиев – два, свободные, длинные (превышают почти в 2 раза длину завязи), тонкие, нитевидной формы, голые, остаются на завязи и сохраняют свою форму после отцветания цветка, длиной от 2,5 до 2,9 мм. В зависимости от стадии развития цветка стилодии меняют своё пространственное расположение относительно вертикальной оси цветка. В недавно раскрывшемся цветке (тычиночная стадия развития) стилодии очень короткие, располагаются параллельно друг другу, прямостоячие. После опадения пыльников (пестичная стадия развития) стилодии заметно удлиняются, отклоняются на спинную сторону мерикарпиев. Завязи в поперечном сечении полукруглой формы, с 5 нитевидными слабо выступающими ребрами.

Рыльце верхушечное, незаметное, простое, полушаровидное или головчатое, голое, гладкое, прямое (расположено по вертикальной оси стилодия), диаметром от 0,15 до 0,18 мм. Стилодии совершенно независимы друг от друга и прикрепляются к завязи по внутреннему краю щели по её верхушке, сдвинутые (занимают нетерминальное положение).

Нектарники. Нектарники внутрицветковые, приурочены к гинецею. Подстолбия (стилоподии, железистый диск) представляют собой расширенную часть стилодия в месте прикрепления его к завязи, конической формы, выполняют функции нектарников. Длина адаксиальных стилоподиев варьирует от 0,60 до 0,70 мм, высота – от 0,60 до 0,75 мм.

Стилоподии в пределах одного цветка отличаются по размерам: более крупные стилоподии характерны для адаксиальных плодолистиков (обращенных к несущей цветков оси), более мелкие стилоподии выявлены у абаксиальных плодолистиков (обращённых к кроющему листу цветка). Так, длина абаксиального стилоподия составляет в среднем 0,65 мм, а адаксиального – 0,58 мм ($p = 4,2 \times 10^{-5}$), высота абаксиального стилоподия – 0,63 мм, адаксиального – 0,58 мм ($p = 0,016$).

Возвращаясь к симметрии цветков *A. podagraria*, необходимо отметить, что особенности пространственного расположения двух плодолистиков относительно элементов околоцветника и андроеца не позволяют считать цветки актиноморфными. В трансверсальной плоскости через цветок *A. podagraria*, как и у многих других представителей сем. Ariaceae, невозможно провести плоскость симметрии, поскольку при этом, во-первых, отсекаются несимметричные части двух лепестков и чашелистиков, а во-вторых, адаксиальные и абаксиальные стилоподии различаются своими размерами. Единственная плоскость симметрии может быть проведена только в

медианной плоскости. Следовательно, цветки *A. podagraria* следует считать медианно-зигоморфными.

Тычиночные цветки. Тычиночные цветки – в отличие от обоеполых цветков – неполные, циклические, 3-круговые, околоцветник и андроцей которых пятичленные. Структурных различий между обоеполыми и тычиночными цветками *A. podagraria* по особенностям строения околоцветника и андроеца не выявлено. В тычиночных цветках наблюдается редукция гинецея, что выражается в отсутствии плодолистиков и завязи. Однако в тычиночных цветках сохраняются стилоподии как структурные элементы гинецея, которые не подверглись редукции в связи с тем, что они выполняют функции нектарников. Как и у обоеполых цветков, в тычиночных цветках выявлены достоверные размерные различия абаксиальных и адаксиальных стилоподиев; так, длина абаксиального стилоподия в среднем составляет 0,56 мм, а адаксиального – 0,50 ($p = 0,001$). Кроме того, выявлены размерные различия между обоеполыми и тычиночными цветками по ряду признаков околоцветника, андроеца.

Сравнение обоеполых цветков в терминальных двойных зонтиках и двойных зонтиках на побегах II порядка ветвления. По многим изученным признакам цветка (параметрам околоцветника, андроеца и гинецея) обоеполые цветки, расположенные в терминальных двойных зонтиках, всегда достоверно крупнее, чем обоеполые цветки, развивающиеся в двойных зонтиках на побегах II порядка ветвления (см. табл. 2). Иными словами, при увеличении порядка ветвления побега, на котором формируются двойные зонтики с обоеполыми цветками, параметры последних уменьшаются. Исключение составляют параметры пыльцы и степени ее фертильности: размеры пыльцы и доля окрашенных пыльцевых зерен не зависели и были примерно одинаковыми у обоеполых цветков в двойных зонтиках на главном побеге и побегах I порядка ветвления.

Сравнение обоеполых и тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II и III порядков ветвления. Большинство исследованных признаков тычиночных цветков меньше, чем у обоеполых цветков, развивающихся в двойных зонтиках на побегах II порядков ветвления. Однако данные различия не всегда достоверны, за исключением длины стилоподия. Обратную ситуацию можно видеть по такому признаку, как длина пыльников, которые достоверно крупнее у тычиночных цветков, чем у обоеполых. Интересно отметить тот факт, что степень фертильности пыльцы обоеполых и тычиночных цветков также достоверно не различались, как и параметры пыльцы из этих цветков. Отсутствие достоверных различий в размерах частей обоеполых цветков на побегах II порядков ветвления и тычиночных цветков на побегах II и III порядков ветвления, возможно, связано с меньшими изменениями в размерах цветков при переходе от побегов II порядка к побегам III порядка ветвления, чем при переходе от главного побега к побегам II порядка.

Таблица 2 [Table 2]

**Морфометрические показатели обоеполых и тычиночных цветков
в двойных зонтиках на побегах разного порядка у *Aegopodium podagraria*
[Morphological features of perfect and staminate flowers in umbels
on shoots of different orders in *Aegopodium podagraria*]**

| Признаки [Morphological features] | Обоеполые цветки в терминаль- ных зонтиках [Perfect flowers in terminal um- bels] n = 100 | t^* | Обоеполые цветки в зонтиках на побегах II порядка [Perfect flowers in umbels on shoots of the second order] n = 100 | t^{**} | Тычиночные цветки в зонтиках на побегах II и III порядков [Staminate flow- ers in umbels on shoots of the second and third orders] n = 200 |
|--|---|---------------|--|--------------|--|
| Диаметр венчика, мм [Corolla diameter, mm] | 4,00±0,09 | 10,090 | 2,93±0,09 | 0,644 | 2,84±0,09 |
| t^{***} | | | 10,729 | | |
| Длина лепестков, мм [Length of petals, mm] | 1,63±0,04 | 7,612 | 1,20±0,04 | 0,026 | 1,20±0,06 |
| t | | | 5,783 | | |
| Ширина лепестков, мм [Width of petals, mm] | 1,47±0,03 | 4,217 | 1,23±0,05 | 0,990 | 1,18±0,03 |
| t | | | 6,371 | | |
| Длина тычинок, мм [Length of stamens, mm] | 2,61±0,04 | 4,892 | 2,14±0,09 | 0,350 | 2,09±0,09 |
| t | | | 5,372 | | |
| Длина пыльников, мм [Length of anthers, mm] | 0,52±0,01 | 5,557 | 0,44±0,01 | 5,527 | 0,53±0,01 |
| t | | | 0,461 | | |
| Ширина пыльников, мм [Width of anthers, mm] | 0,44±0,01 | 2,373 | 0,42±0,01 | 1,789 | 0,44±0,01 |
| t | | | 0,374 | | |
| Длина полярной оси пыльцевых зерен, мкм [Length of the polar axis of pollen, mcm] | 32,5±0,47 | 1,979 | 31,1±0,51 | 0,161 | 31,0±0,58 |
| t | | | 2,011 | | |
| Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм [Equatorial diameter of pollen, mcm] | 18,4±0,36 | 0,748 | 18,8±0,35 | 0,518 | 18,5±0,36 |
| t | | | 0,258 | | |
| Фертильность пыльцы [Fertility of pollen], % | 83,8±3,43 | 1,741 | 74,2±4,37 | 2,059 | 84,3±2,27 |
| t | | | 0,115 | | |
| Длина абаксиально- го стилоподия, мм [Abaxial stylopo- dium length, mm] | 0,71±0,01 | 4,344 | 0,64±0,01 | 3,084 | 0,56±0,02 |
| t | | | 5,439 | | |
| Высота абаксиально- го стилоподия, мм [Abaxial stylopo- dium height, mm] | 0,68±0,02 | 2,191 | 0,63±0,05 | 0,184 | 0,62±0,02 |

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

| Признаки [Morphological features] | Обоеполые цветки в терминаль- ных зонтиках [Perfect flowers in terminal um- bels] n = 100 | t^* | Обоеполые цветки в зонтиках на побегах II порядка [Perfect flowers in umbels on shoots of the second order] n = 100 | t^{**} | Тычиночные цветки в зонтиках на побегах II и III порядков [Staminate flow- ers in umbels on shoots of the second and third orders] n = 200 |
|--|---|---------------|--|----------|--|
| t | | | 2,808 | | |
| Длина завязи, мм [Ovary length, mm] | 1,42±0,03 | 4,540 | 1,21±0,04 | – | – |
| Длина столбика, мм [Stylodium length, mm] | 2,74±0,04 | 26,282 | 1,63±0,02 | – | – |
| Диаметр рыльца, мм [Diameter of stigma, mm] | 0,17±0,04 | 4,698 | 0,14±0,01 | – | – |

Примечание. t – значения критерия Стьюдента при сравнении средних арифметических показателей обоеполых цветков в зонтиках на побегах I и II порядка (*), обоеполых цветков в зонтиках на побегах II порядка и тычиночных цветков (**), обоеполых цветков в зонтиках на побегах I и тычиночных цветков (***). n – объем выборки. Прочерк означает отсутствие данных. Статистически значимые значения критерия Стьюдента (t) выделены полужирным шрифтом.

[Note. t - values of Student's t-test when comparing the mean value of perfect flowers in umbels on shoots of the first and second orders (*), perfect flowers in umbels on shoots of the second order and staminate flowers (**), perfect flowers in umbels on shoots of the first order and staminate flowers (***). n - Sample size. A dash indicates the absence of data. Distinct differences of values of Student's t-test (t) are shown in bold].

Сравнение обоеполых цветков в терминальных двойных зонтиках и тычиночных цветков на побегах II и III порядков ветвления. За исключением размеров пыльников и пыльцы, а также ее фертильности, все остальные параметры тычиночных цветков всегда достоверно меньше, чем аналогичные признаки обоеполых цветков на главном побеге. Отсутствие различий в размерах пыльников в обоеполых цветках и тычиночных цветках, по нашему мнению, вряд ли можно связать с имеющимися в литературе гипотезами, объясняющими наличие различий размеров околоцветника, андроеца и гинецея у цветков диэцичных или гинодиэцичных растений [19, 20]. В случае андромоноэцичных видов обоеполые цветки и их части, как правило, крупнее, чем тычиночные. Основное объяснение этому – расположение тех и других на побегах разного порядка ветвления, что приводит к разной степени обеспеченности питательными веществами. В этом же кроется наблюдающийся переход обоеполых цветков в зонтиках на побегах низких порядков ветвления к тычиночным или иногда даже стерильным цветкам в зонтиках на побегах высоких порядков ветвления. Следовательно, при переходе от побегов I порядка к побегам III порядка ветвления наблюдается закономерное и последовательное уменьшение размеров цветков, за исключением длины и ширины пыльников, размеров пыльцы и ее фертильности.

Анализируя полученные данные о размерных различиях обоеполых и тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления, необходимо учитывать отдельно два аспекта: 1) сравнение обоеполых цветков на побегах разного порядка ветвления и 2) сравнение обоеполых и тычиночных цветков на побегах одного и разного порядков ветвления.

Рассмотрим сначала различия в размерах обоеполых цветков, формирующихся в двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления. К большому сожалению, приходится констатировать, что многие исследователи, занимавшиеся изучением морфологических особенностей цветков представителей сем. Ариасеае, крайне редко приводят статистические данные о различиях параметров цветков и их частей в зонтиках на побегах разного порядка. В литературе общеизвестным фактом считается уменьшение размеров цветков и их составляющих при увеличении порядка ветвления побегов, на которых они образуются [8, 21, 22]. Рассматривая причины таких последовательных и закономерных изменений размеров цветков, многие авторы связывают их с неодинаковыми условиями для роста и развития цветков в целом на побегах разного порядка ветвления, которые в свою очередь приводят к оригинальным особенностям цветения многих представителей сем. Ариасеае. Именно отличия в степени доступности элементов питания обуславливают размерные различия обоеполых цветков, располагающихся в разных по положению простых зонтиках в составе двойных зонтиков на побеге одного порядка ветвления и обоеполых цветков в двойных зонтиках на главном побеге и побегах I порядка ветвления. Можно предположить, что степень размерных различий будет отличаться при переходе между двойными зонтиками на главном побеге и на побегах II порядка ветвления, с одной стороны, и двойными зонтиками на побегах II и III порядков ветвления – с другой. По всей видимости, наиболее четко размерные различия цветков проявляются между двойными зонтиками на главном побеге и на побегах II порядка ветвления, чем между двойными зонтиками на побегах II и III порядков ветвления. Однако высказанное предположение нуждается в экспериментальной проверке на других представителях сем. Ариасеае, у которых цветки одного полового типа формируются в зонтиках на побегах разного (III–V) порядка ветвления.

Анализу размерных различий обоеполых и тычиночных цветков у представителей разных семейств также посвящена немногочисленная литература. Ряд исследователей [23, 24] констатируют, что обоеполые цветки, располагающиеся на побегах низкого порядка ветвления, крупнее тычиночных цветков, формирующихся на побегах высокого порядка ветвления. Полученные нами данные полностью подтверждают имеющиеся в литературе сведения. Особенно отчетливо размерные различия двух половых типов цветков проявляются, если сравнивать усредненные данные по всем обоеполым цветкам (на главном побеге и на побегах II порядка ветвления) и тычиночным цветкам (на побегах II и III порядков ветвления). Однако в данной ситуации об-

наруженные размерные различия обусловлены, как нам представляется, не половым диморфизмом цветков, а исключительно различной топографией двух типов цветков на побегах разного порядка ветвления. Намного интереснее рассмотреть ситуацию, когда обоеполые и тычиночные цветки одновременно расположены в двойных зонтиках на побеге одного порядка ветвления, что встречается у *A. podagraria*. Из приведенного выше анализа ясно видно, что тычиночные цветки меньше обоеполых цветков, но различия эти недостоверны, когда оба типа цветков расположены в пределах двойных зонтиков на побегах II второго порядка ветвления. Тем не менее здесь, на наш взгляд, опять главенствующую роль играет топография цветков. Дело в том, что тычиночные цветки всегда располагаются в центре простого зонтика, получая меньше питательных веществ для своего роста и развития, чем краевые обоеполые цветки.

Анализ имеющихся немногочисленных литературных данных о сравнении размеров пыльцы обоеполых и тычиночных цветков у представителей сем. Ариáceае показывает следующее. Нам известны только данные М.Л. McKone и С.Л. Webb [25], которые показали, что объем пыльцевых зерен обоеполых цветков у *Lignocarpa diversifolia* (Cheeseman) J.W. Dawson и *Gingidia harveyana* (F. Muell.) J.W. Dawson достоверно больше, чем у тычиночных цветков. К сожалению, авторы не уточняют, располагаются ли обоеполые и тычиночные цветки в зонтиках на побегах одного или разного порядков ветвления, сообщая только, что тычиночные цветки располагаются у этих видов в центре простых зонтиков.

Выводы

1. Основная флоральная единица у *A. podagraria* представляет собой двойной зонтик, состоящий из простых зонтиков. Синфлоресценция у *A. podagraria* в зависимости от степени разветвленности может быть представлена закрытой кистью или метелкой из двойных зонтиков.

2. *A. podagraria* относится к андромоноэичным растениям, у которых на одной особи встречаются два половых типа цветков – тычиночные и обоеполые. Перечисленные два типа цветков могут встречаться в пределах как одного простого и двойного зонтика (на побегах низких порядков ветвления) или исключительно тычиночные цветки могут принимать участие в формировании простых и двойных зонтиков (на побегах самых высоких порядков ветвления). Тычиночные цветки, если они входят в состав двойных зонтиков, всегда занимают центральное положение в простых зонтиках. В пределах двойных зонтиков число тычиночных цветков увеличивается при переходе от краевых простых зонтиков к центральным. Участие тычиночных и обоеполых цветков в образовании простых зонтиков напрямую зависит от мощности развития особей (формирование побегов II и III порядков ветвления) и степени разветвленности синфлоресценции (образование разветвлен-

ных паракладиев). Минимальное участие тычиночных цветков (иногда даже их полное отсутствие) характерно для двойных зонтиков, расположенных на главном побеге у мощно развитых особей или у особей с разветвленными паракладиями.

3. У *A. podagraria* четко выделяются два половых типа цветков – обоеполые и тычиночные, которые характеризуются не только различной структурой, но и отражаются в размерных отличиях практически всех частей цветка. Обоеполые цветки у *A. podagraria* всегда крупнее, чем тычиночные цветки. Это проявляется в параметрах венчика и его частей, длины тычинок и параметрах стилоподия. Исключение составляют только параметры пыльников, которые примерно одинакового размера у обоеполых и тычиночных цветков. В тычиночных цветках отмечается полная редукция плодолистиков, за исключением одной их структурной части – стилоподиев, которые сохранились в тычиночных цветках из-за выполняемой ими функции нектаровыделения.

Литература

1. Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora // *Bibliotheca Genetica*. 1922. Vol. 3. PP. 1–62.
2. Schlessmann M.A. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned // *Plant Diversity and Evolution*. 2010. Vol. 128, № 1–2. PP. 233–245. doi: <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0011>
3. Годин В.Н. Анализ полового полиморфизма растений подкласса Rosidae в Сибири // *Сибирский экологический журнал*. 2012. Т. 19, № 3. С. 453–460.
4. Годин В.Н. Половые формы и их экологические корреляции у цветковых растений Сибири // *Экология*. 2017. № 5. С. 357–364. doi: <https://doi.org/10.7868/S0367059717050055>
5. Torices R., Mendez M., Gomez J.M. Where do monomorphic sexual systems fit in the evolution of dioecy? Insights from the largest family of angiosperms // *New Phytologist*. 2011. Vol. 190, № 1. PP. 234–248. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03609.x>
6. Casimiro-Soriguer R., Herrera J., Talave S. Andromonoecy in an Old World Papilionoid legume, *Erophaca baetica* // *Plant Biology*. 2013. Vol. 15, № 2. PP. 353–359. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00648.x>
7. Diggle P.K., Miller J.S. Developmental plasticity, genetic assimilation, and the evolutionary diversification of sexual expression in *Solanum* // *American Journal of Botany*. 2013. Vol. 100, № 6. PP. 1050–1060. doi: <https://doi.org/10.3732/ajb.1200647>
8. Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann. 1898. Bd. II, T. I. 696 s.
9. Bell C.R. Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae, or evidence for specialization in unspecialized flowers // *The biology and chemistry of the Umbelliferae* / ed. by V.H. Heywood. London : Academic Press, 1971. PP. 93–108.
10. Reuther K., Claßen-Bockhoff R. Diversity behind uniformity – inflorescence architecture and flowering sequence in *Apiaceae-Apioideae* // *Plant Diversity and Evolution*. 2010. Vol. 128, № 1-2. PP. 181–220. doi: <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
11. Годин В.Н., Перкова Т.В. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства *Apiaceae* (Московская область) // *Ботанический журнал*. 2017. Т. 102, № 1. С. 35–47.

12. Смирнова О.В. *Aegopodium podagraria* L. // Биологическая флора Московской области / отв. ред. Т.А. Работнов. М. : МГУ, 1974. Вып. 1. С. 131–141.
13. Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. : Товарищество научных изданий КМК, 2017. 183 с.
14. Шишкин Б.К. Род 1018. Сныть – *Aegopodium* L. // Флора СССР / отв. ред. В.Л. Комаров. Т. 16 / ред. Б.К. Шишкин. М.; Л. : АН СССР, 1950. С. 451–458.
15. Korta J. *Aegopodium podagraria* L. Podagrycznik pospolity. L'Egopode podagraire. I. Analyse anatomique // Acta biologica Cracoviensia. Series botanica. 1962. Vol. 5, № 1. PP. 63–76.
16. Wróblewska A. Kwitnienie i pożytek pyłkowy wybranych gatunków z rodziny baldaszkowatych – Umbelliferae Juss. (Apiaceae Lindl.) w okolicach Lublina. Część I. Biologia i obfitość kwitnienia // Acta agrobotanica. 1992. Vol. 45, № 1–2. PP. 5–24. doi: <https://doi.org/10.5586/aa.1992.001>
17. Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. N. Y. : W.H. Freeman and Co, 2012. 937 p.
18. Федоров Ал.А., Аргюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. : Наука, 1975. 351 с.
19. Eckhart V.M. Sexual dimorphism in flowers and inflorescences // Geber M.A., Dawson T.E., Delph L.F. (eds.) Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin : Springer, 1999. PP. 123–148. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-662-03908-3_5
20. Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодиэзии у цветковых растений // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
21. Ajani Y., Bull-Hereñu K., Claßen-Bockhoff R. Patterns of flower development in Apiaceae–Apiodeae // Flora. 2016. Vol. 221. PP. 38–45. doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.02.004>
22. Kirchoff V.K., Claßen-Bockhoff R. Inflorescences: concepts, function, development and evolution // Annals of Botany. 2013. Vol. 112, № 8. PP. 1471–1476. doi: <http://doi.org/10.1093/aob/mct267>
23. Pedersoli G.D., Teixeira S.P. Floral development of *Parkia multijuga* and *Stryphnodendron adstringens*, two andromonoecious mimosoid trees (Leguminosae) // International Journal of Plant Sciences. 2016. Vol. 177, № 1. PP. 60–75. doi: <https://doi.org/10.1086/683845>
24. Krosnick S.E., Perkin J.S., Schroeder T.S., Campbell L.G., Jackson E.B., Maynard S.C., Waters C.G., Mitchell J.S. New insights into floral morph variation in *Passiflora incarnata* L. (Passifloraceae) in Tennessee, U.S.A. // Flora. 2017. Vol. 236–237. PP. 115–125. doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.10.005>
25. McKone M.J., Webb C.J. A difference in pollen size between the male and hermaphrodite flowers of two species of Apiaceae // Australian Journal of Botany. 1988. Vol. 36, № 3. PP. 331–337. doi: <https://doi.org/10.1071/BT9880331>

Поступила в редакцию 07.07.2018 г.; повторно 17.10.2018 г.;
принята 25.12.2018 г.; опубликована 21.03.2019 г.

Авторский коллектив:

Годин Владимир Николаевич – д-р биол. наук, профессор кафедры ботаники, Институт биологии и химии, Московский педагогический государственный университет (Россия, 119435, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1, корп. 1).

E-mail: godinvn@yandex.ru

Дозорова Светлана Владимировна – магистр кафедры ботаники, Институт биологии и химии, Московский педагогический государственный университет (Россия, 119435, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1, корп. 1).

E-mail: sveta_73_1993@mail.ru

Архипова Татьяна Валентиновна – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники, Институт биологии и химии, Московский педагогический государственный университет (Россия, 119435, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1, корп. 1). E-mail: tata50509@mail.ru

For citation: Godin VN, Dozorova SV, Arkhipova TV. Andromonoecy of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:47–68. doi: 10.17223/19988591/45/3 In Russian, English Summary

Vladimir N. Godin, Svetlana V. Dozorova, Tatyana V. Arkhipova

Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russian Federation

Andromonoecy of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region

In Apiaceae, hermaphroditism and andromonoecy are the most common sexual systems, especially in the northern hemisphere. The available literature contains little information about the structure of synflorescences in *Aegopodium podagraria* L. and the peculiarities of its sexual expression. The main aim of our research was to identify the sexual differentiation in perennial rhizomatous herb *A. podagraria*.

We observed natural populations near Pavlovskaya Sloboda village (Moscow region, 55°48'52"N, 37°05'16"E) in 2016 and 2017. We used standardised terminology and designation system for all umbels within the synflorescence in Apiaceae representatives [Kuznetzova TV and Timonin AC, 2017]: simple umbel; compound or double umbel composed of simple umbels; terminal double umbel ending the main shoot. We studied the structure of synflorescences in 50 *A. podagraria* individuals selected at random. For that, we investigated 50 terminal umbels, 100 umbels on shoots of the second order of branching and 50 umbels on shoots of the third order of branching. 8 quantitative traits of each individual characterizing the structure of umbels and umbellets were studied. The degree of andromonoecy was calculated as the percentage of staminate flowers in the terminal umbel and in one representative umbel of each shoot of different orders. The morphological features in 25 different individuals of 100 perfect flowers in terminal umbels, 100 perfect flowers in umbels on shoots of the second order and 200 staminate flowers in the umbels on shoots of the second and third orders of branching were analysed. 11 quantitative traits of each individual characterizing the structure of flowers of different sex types on shoots of different orders were studied. The sizes of flower parts were measured using a stereoscopic microscope with an eyepiece micrometre with $\times 20$ or $\times 40$ magnification depending on the size of the measured organ. The morphology of the flowers was described according to the "Atlas....." [AIA Fedorov and ZT Artyushenko, 1975]. To determine the quality of pollen, we used the method of acetocarmine staining. The sizes of pollen grains and the quality of pollen from perfect and staminate flowers were analysed according to three quantitative traits in 50 different individuals selected at random. To produce pollen, 5 most mature anthers from each flower were used. For each individual, we took 5 flowers from different parts of double umbels located on shoots of different orders. The pollen was studied under the microscope with magnification of 16×10 . Pollen grains were counted in 30 fields of view. 300-500 pollen grains were examined in each flower. In total, we studied pollen of 250 perfect flowers in terminal double umbels, 250 perfect flowers in double umbels on shoots of the second order of branching and 500 staminate flowers in double umbels on shoots of the second and third orders of branching in 50 different individuals. The pollen of perfect and staminate flowers was studied according to 3 characteristics: equatorial diameter and polar axis of fertile pollen grains, μm , and pollen fertility, %.

We found that the main flowering units of *A. podagraria* are compound umbels that are composed of umbellets. Our data allow us to determine that synflorescences of *A. podagraria* are racemes or panicles composed of compound umbels. According to our records, the remaining branches repeat the pattern of the main axis and produce lateral umbels up to the third order. Umbellets in *A. podagraria* can have terminal flowers (in large and branched individuals) or lack terminal flowers (in unbranched individuals). The compound umbels can be terminal and lateral. We showed that up to 8 compound umbels are produced per individual. The umbels bear 18-25 umbellets with 4-32 flowers each. We conclude that a clear size gradient is observed between the umbels. The terminal umbel is dominant. Terminal umbels [Ø 10-11 cm] are always bigger than lateral umbels [Ø 3-7 cm] of the second and third orders of branching (See Table 1). Individuals are clearly andromonoecious, producing up to 4000 flowers with 20% of them being staminate. Umbellets can have marginal hermaphrodite flowers and central staminate flowers. Staminate sterile flowers are located in the centre of the umbellets and more frequently in the inner umbellets of an umbel. Finally, our results suggest that with the increasing order of branching the number of outer perfect flowers declines and the proportion of staminate flowers increases leading to completely staminate umbellets in the centre of the umbels and to completely (functionally) staminate umbels in the highest order of branching. In this research, we established that two types of flowers (hermaphrodite and staminate) are clearly different in structure and size. Both types of flowers are zygomorphic, cyclic and 4-circular, with double perianth. The gynoecium of hermaphrodite flowers is bicarpelate and united, two styles that are fused at their base forming a nectar-secreting disc (stylopodium). In staminate flowers, we registered a total reduction of styles and carpels except for stylopodium that produces nectar. Perfect flowers and their parts are bigger than staminate flowers except for the size of anthers that are equal in those types of flowers (See Table 2). We found that the sizes of hermaphrodite flowers and their parts (except for the sizes of anthers and pollen fertility) regularly decrease in the direction from terminal double umbels to double umbels on shoots of the second and third order of branching. A similar situation is observed in staminate flowers located in double umbels along shoots of the second and third order of branching. We assumed that the differences in degree of nutrient availability determine the size differences of hermaphrodite and staminate flowers, which are located in different position of umbellets in the composition of double umbels on a shoot of the same order of branching and in double umbels on shoots of different orders of branching.

The paper contains 2 Tables and 25 References.

Key words: andromonoecy; *Aegopodium podagraria*; synflorescence.

References

1. Yampolsky C, Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica*. 1922;3:1-62.
2. Schlessmann MA. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. *Plant Diversity and Evolution*. 2010;128(1-2):233-245. doi: [10.1127/1869-6155/2010/0128-0011](https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0011)
3. Godin VN. Analysis of sexual polymorphism of the plant from subclass Rosidae in Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2012;5(3):337-342. doi: [10.1134/S1995425512030067](https://doi.org/10.1134/S1995425512030067)
4. Godin VN. Sexual forms and their ecological correlates of flowering plants in Siberia. *Russian Journal of Ecology*. 2017;48(5):433-439. doi: [10.1134/S1067413617050058](https://doi.org/10.1134/S1067413617050058)

5. Torices R, Mendez M, Gomez JM. Where do monomorphic sexual systems fit in the evolution of dioecy? Insights from the largest family of angiosperms. *New Phytologist*. 2011;190(1):234-248. doi: [10.1111/j.1469-8137.2010.03609.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03609.x)
6. Casimiro-Soriguer R, Herrera J, Talave S. Andromonoecy in an Old World Papilionoid legume, *Erophaca baetica*. *Plant Biology*. 2013;15(2):353-359. doi: [10.1111/j.1438-8677.2012.00648.x](https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00648.x)
7. Diggle PK, Miller JS. Developmental plasticity, genetic assimilation, and the evolutionary diversification of sexual expression in *Solanum*. *American Journal of Botany*. 2013;100(6):1050-1060. doi: [10.3732/ajb.1200647](https://doi.org/10.3732/ajb.1200647)
8. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd II, T. I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1898. 696 S. In German
9. Bell CR. Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae, or evidence for specialization in unspecialized flowers. In: *The biology and chemistry of the Umbelliferae*. Heywood VH, editor. London: Academic Press; 1971. pp. 93-108.
10. Reuther K, Claßen-Bockhoff R. Diversity behind uniformity - inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. *Plant Diversity and Evolution*. 2010;128(1-2):181-220. doi: [10.1127/1869-6155/2010/0128-0009](https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009)
11. Godin VN, Perkova TV. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species (Moscow region). *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal*. 2017;102(1):35-47. In Russian, English Summary
12. Smirnova OV. *Aegopodium podagraria* L. In: *Biological flora of Moscow region*. Rabotnov TA, editor. Pt. 1. Moscow: MSU Press; 1974. pp. 131-141. In Russian
13. Kuznetzova TV, Timonin AC. Inflorescence: morphology, evolution, and taxonomic importance (considered in the light of Bohr's principle of complementarity). Moscow: KMK Scientific Press; 2017. 183 p. In Russian
14. Shishkin BK. Gen. 1018. *Aegopodium* L. In: *Flora of the USSR*. Komarov VL, editor-in-chief. Vol. 16. Shishkin BK, editor. Moscow, Leningrad; 1950. pp. 451-458. In Russian
15. Korta J. *Aegopodium podagraria* L. Podagrycznik pospolity. L'Egopode podagraire. I. Analyse anatomique. *Acta biologica Cracoviensia. Series botanica*. 1962;5(1):63-76. In French
16. Wróblewska A. Kwitnienie i pożytek pyłkowy wybranych gatunków z rodziny baldaszkowatych – Umbelliferae Juss. (Apiaceae Lindl.) w okolicach Lublina. Część I. Biologia i obfitość kwitnienia. *Acta agrobotanica*. 1992;45(1-2):5-24. doi: [10.5586/aa.1992.001](https://doi.org/10.5586/aa.1992.001) In Polish
17. Sokal RR, Rohlf FJ. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. 4th ed. New York: WH Freeman and Co; 2012. 937 p.
18. Fedorov AIA, Artyushenko ZT. Atlas po opisatelnoy morfologii vysshih rasteniy. Cvetok [Atlas of the descriptive morphology of higher plants. Flower]. Leningrad: Nauka Publ.; 1975. 351 p. In Russian
19. Eckhart VM. Sexual dimorphism in flowers and inflorescences. In: *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. Geber MA, Dawson TE and Delph LF, editors. Berlin: Springer Publ.; 1999. pp. 123-148. doi: [10.1007/978-3-662-03908-3_5](https://doi.org/10.1007/978-3-662-03908-3_5)
20. Godin VN, Demyanova EI. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal*. 2013;98(12):1465-1487. In Russian
21. Ajani Y, Bull-Hereñu K, Claßen-Bockhoff R. Patterns of flower development in Apiaceae–Apioidae. *Flora*. 2016;221:38-45. doi: [10.1016/j.flora.2016.02.004](https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.02.004)
22. Kirchoff BK, Claßen-Bockhoff R. Inflorescences: concepts, function, development and evolution. *Annals of Botany*. 2013;112(8):1471-1476. doi: [10.1093/aob/mct267](https://doi.org/10.1093/aob/mct267)
23. Pedersoli GD, Teixeira SP. Floral development of *Parkia multijuga* and *Stryphnodendron adstringens*, two andromonoecious mimosoid trees (Leguminosae). *International Journal of Plant Sciences*. 2016;177(1):60-75. doi: [10.1086/683845](https://doi.org/10.1086/683845)

24. Krosnick SE, Perkin JS, Schroeder TS, Campbell LG, Jackson EB, Maynard SC, Waters CG, Mitchell JS. New insights into floral morph variation in *Passiflora incarnata* L. (Passifloraceae) in Tennessee, U.S.A. *Flora*. 2017;236-237:115-125. doi: [10.1016/j.flora.2017.10.005](https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.10.005)
25. McKone MJ, Webb CJ. A difference in pollen size between the male and hermaphrodite flowers of two species of Apiaceae. *Australian Journal of Botany*. 1988;36(3):331-337. doi: [10.1071/BT9880331](https://doi.org/10.1071/BT9880331)

*Received 07 July 2018; Revised 17 October 2018;
Accepted 25 December 2018; Published 21 March 2019*

Author info:

Godin Vladimir N, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, 1 bldg. 1 Malaya Pirogovskaya Str., Moscow 119435, Russian Federation. E-mail: godinvn@yandex.ru

Dozorova Svetlana V, Master, Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, 1 bldg. 1 Malaya Pirogovskaya Str., Moscow 119435, Russian Federation. E-mail: sveta_73_1993@mail.ru

Arhipova Tatyana V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, 1 bldg. 1 Malaya Pirogovskaya Str., Moscow 119435, Russian Federation. E-mail: tata50509@mail.ru