

СООБЩЕНИЯ

АНДРОМОНОЭЦИЯ, БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ
DOREMA MICROCARPUM (ARIACEAE) В УСЛОВИЯХ
ФЕРГАНСКОЙ ДОЛИНЫ (УЗБЕКИСТАН)

© 2024 г. М. А. Давидов¹, *, М. Х. Акбарова¹, З. А. Юсупова¹

¹Ферганский государственный университет
ул. Мураббийлар, 19, Фергана, 712000, Республика Узбекистан

*e-mail: mdavidov66@mail.ru

Поступила в редакцию 29.05.2024 г.
Получена после доработки 08.07.2024 г.
Принята к публикации 09.07.2024 г.

Впервые описана андромоноэция и выявлены антропоэкологические особенности у *Dorema microcarpum*, эндемика Западного Тянь-Шаня и Северного Памиро-Алая. Исследования проведены в естественных условиях Чуст-Папских адыров Ферганской долины в 2021–2023 гг. Показано, что флоральная единица представляет собой открытую ярусную кисть из ярусных кистей из простых зонтиков. У мощно развитых особей в нижней части синфлоресценции формируются паракладии. Продолжительность цветения особи составляет 10–15 дней. Простые зонтики в разных частях синфлоресценции формируют только обоеполые цветки, обоеполые и тычиночные цветки, только тычиночные цветки. У слабо развитых особей на боковых кистях, начиная с 6-го узла, в простых зонтиках формируются обоеполые цветки и от 1 до 5 тычиночных цветков; простые зонтики 2–3 нижних боковых кистей образуют только тычиночные цветки. У мощно развитых особей в средней и верхней частях синфлоресценции практически все простые зонтики формируют только обоеполые цветки, тычиночные цветки развиваются только на паракладиях. Цветение особи начинается с простых зонтиков на боковых кистях, расположенных в средней части флоральной единицы – с 6-го по 9-й узел и происходит дивергентно: сначала полностью отцветают средняя и верхняя части синфлоресценции, затем раскрываются тычиночные цветки на боковых кистях нижней части (узлы с 3-го по 5-й). Раскрывание цветков на боковых кистях происходит акропетально, в пределах простых зонтиков – центростремительно. *D. microcarpum* относится к растениям с утренним ритмом цветения: раскрывание цветков начинается рано утром (около 5–6 часов.) и продолжается до 9–10 часов. Обоеполые цветки характеризуются строго выраженной протандрией. Цветение обоеполого цветка продолжается 3–4 дня, тычиночного – 1 день. Цветки в основном посещаются представителями двух отрядов – Hymenoptera и Diptera. Наличие обоеполых и тычиночных цветков, разновременность их созревания и строгая синхронность цветения обоеполых цветков верхних боковых кистей способствуют гейтоногамии, а также обеспечивают перекрестное опыление других особей. Тычиночные цветки нижних боковых кистей или паракладиев обеспечивают перекрестное опыление между особями, находящимися в разных фазах цветения.

Ключевые слова: *Dorema microcarpum*, Ариасеае, андромоноэция, синфлоресценция, биология цветения, протандрия

DOI: 10.31857/S0006813624070058, EDN: PSMNNE

Род *Dorema* D. Don (Ариасеае) объединяет от 8 до 12 видов (Pimenov, 1988; Pimenov, Клууков, 2023; Puchałka et al., 2023), распространенных в Средней Азии (Тянь-Шань, Памиро-Алай): Кыргызстан, Узбекистан (Pimenov, Клууков, 2002). В результате изучения гербарных экземпляров Национального Гербария Узбекистана (TASH) на территории Республики Узбеки-

стан установлено распространение двух видов рода – *D. sabulosum* Litv. и *D. microcarpum* Korovin (Korovin, 1959).

D. microcarpum – многолетний монокарпик высотой 80–100 см (рис. 1), с яйцевидно утолщенным корнем. Растет на пестроцветных, гипсоносных и глинистых местах в составе ксерофильных кустарников и эфемероидно-разнотравной гип-



Рис. 1. Цветущая особь *Dorema microcarpum* (фото М.А. Давидова).

Fig. 1. Flowering plant of *Dorema microcarpum* (photo by M.A. Davidov).

софилльной растительности, а также в предгорьях и нижнем поясе гор, на высоте 700–1600 м (Korovin, 1959). Данный вид занесен в Красную книгу Узбекистана под статусом 2 – эндемик Западного Тянь-Шаня и Северного Памиро-Алая (Pimenov, 2009). Древность этого вида, узкая экологическая амплитуда и малочисленность популяций делают его уязвимым под воздействием антропогенного пресса (хозяйственное освоение территорий, неумеренный выпас) (Pimenov, 2009; Pimenov, Klyuykov, 2019). По данным литературы (Tojibaev, Naralieva, 2012), исторически все ранее известные местообитания популяций данного вида давно освоены населением и исчезли. Во всех изданиях Красной книги Республики Узбекистан информация об этом виде основывалась исключительно на исторических местонахождениях. Новые находки были сделаны в Урочище Чап, Чуст-Папских адыров (Tojibaev, Naralieva,

2012), являющихся северным бортом Ферганской долины (Папский район, окр. кишлака Ханабад), что расширяет ареал вида. В этих условиях обнаружены экземпляры *D. microcarpum*, находящиеся только в вегетативном состоянии.

Наши исследования выявили ряд особенностей онтогенеза этого вида: большая продолжительность ювенильного и виргинильного состояний, нечеткая выраженность имматурного состояния, моноподиальное нарастание в течение всего онтогенеза; образование в течение 7–9 лет розетки листьев и накопление питательных веществ в реповидном корне за короткий период вегетации, что способствует формированию мощного (90–150 см) генеративного побега (Davidov, Isakova, 2021).

Данных, касающихся антропоэкологии представителей семейства Ариáceе, немало. Выявлены внутри- и межцветковая дигогамия, наличие полового ди- и полиморфизма, а также определенного порядка раскрытия цветков и ритма прохождения ими фаз цветения (Ponomarev, 1960a; Kordyum, Glushchenko, 1976; Demyanova, 1995; Demyanova et al., 2000; Godin et al., 2019, 2022).

Исследований, касающихся биологии цветения и опыления, механизмов раскрытия цветков, порядка зацветания в пределах соцветия в естественных условиях у изучаемого вида ранее не проводилось. В “Красных книгах Республики Узбекистан” (Pimenov, 2009; Pimenov, Klyuykov, 2019) приводятся только данные о сроках цветения. В этой связи **цель** нашей работы – проведение фенологических наблюдений, выявление локализации и порядка цветения обоеполых и тычиночных цветков, их суточного ритма цветения, продолжительности цветения цветков и синфлоресценции, а также особенностей опыления *D. microcarpum* в естественных условиях Чуст-Папских адыров Ферганской долины.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

При изучении биологии цветения и процесса опыления, а также локализации половых форм цветков в синфлоресценции учитывались в ценопопуляции 20–30 генеративных особей методом ходовых линий. Наблюдения проводились в ценопопуляции в Папском районе Наманганской области, в окр. с. Уйгурсайе (40°55'49.4", 70°57'2.2") в 2020–2023 гг. *Dorema microcarpum*

входила в состав сложного эфемероидно-многолетнесолянкового сообщества на пестроцветках. Общее проективное покрытие травостоя — 35%, проективное покрытие *D. microcarpum* — 3%. Доминанты: *Oreosalsola arbusculiformis* (Drobow) Sennikov, *Carex pachystylis* J. Gay, *Poa bulbosa* L., *Zygophyllum xanthoxylum* (Bunge) Maxim., *Phlomis molucelloides* (Bunge) Salmaki, *Fritillaria sewerzowii* Regel, *Stipa caucasica* Schmalh.

Особенности цветения исследовали по методике А.Н. Пономарева (Ponomarev, 1960a). Изучали продолжительность цветения и механизм раскрытия обоеполых и тычиночных цветков, порядок раскрытия обоеполых и тычиночных цветков в синфлоресценции, суточный ритм цветения, способы опыления, время готовности рыльца к опылению и продолжительность его жизнеспособности.

Для определения длительности цветения особей проводили их этикетирование в день раскрытия первого цветка. Суточный ритм цветения изучался методом количественного учета раскрывающихся обоеполых и тычиночных цветков через каждые 2 ч в течение дня (Ponomarev, 1960a). После учета цветки помечались точками на лепестках. Одновременно на уровне соцветий измеряли температуру воздуха и относительную влажность воздуха с помощью психрометра Ассмана.

Для изучения биологии цветения отдельного цветка и продолжительности жизни за день до его раскрытия навешивали этикетки на одновозрастные бутоны обоеполых и тычиночных цветков нескольких простых зонтиков. При изучении хода раскрытия цветка обращалось внимание на особенности заложения и развития плотного и рыхлого бутона, а также на форму и окраску околоцветника. Восприимчивость рыльца к пыльце изучили по методике I. Robinsohn (1924). Для этого выбирали рыльца обоеполых цветков на разных стадиях развития. В лабораторных условиях их помещали в 1–2%-ный раствор KMnO_4 на 1–2 мин, после этого промывали проточной водой и просматривали под тринокулярным микроскопом N-300M-1. Рыльца, восприимчивые к пыльце, окрашивались, не восприимчивые — не окрашивались.

Все полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены

пределы его варьирования (min—max), среднее значение (M) и его ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t -критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структура синфлоресценции. Флоральная единица у *D. microcarpum* — открытая ярусная кисть из ярусных кистей из простых зонтиков (рис. 2a). У мощно развитых особей формируются параклади (рис. 2b). Сходное строение синфлоресценции имеет вид *Dorema aitchisonii* Korovin ex Pimenov, в то время как у других двух видов (*D. hyrcanum* Koso-Pol. и *D. sabulosum* Litv.) флоральная единица представляет собой открытый ярусный тирс, состоящий из открытых ярусных кистей из простых зонтиков (Kuznetsova, Timonin, 2017).

Простые зонтики, образующиеся в разных частях синфлоресценции, формируют 6–15 цветков. Во флоральной единице число цветков в зонтиках уменьшается в акропетальном направлении. Простые зонтики расположены на коротких неопушенных ножках от 3 до 10 мм длиной, без оберток или с оберткой с очень коротким одним листочком. Лучи зонтиков голые, неутолщенные, 3–6 мм длиной. В случае образования в одном зонтике обоеполых и тычиночных цветков последние всегда располагаются в центре простого зонтика. Такая локализация тычиночных цветков характерна для многих андромоноэцичных представителей семейства *Apiaceae* (Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Godin et al., 2019, 2022).

Верхушки флоральной единицы и боковых кистей останавливаются в развитии и не образуют терминальных зонтиков. Боковые ярусные кисти расположены на главной оси соцветия в пазухах кроющих листьев очередно, лишь самые верхние часто сближены на верхушке флоральной единицы. На главной оси в акропетальном направлении длина и ширина кроющих чешуй уменьшаются. Кроющие листья боковых кистей сидячие, с сильно редуцированными пластинками, со стеблеобъемлющими треугольными, опушенными, прижатыми к стеблю влагалищами. Розеточные листья серовато-зеленые, широкотреугольные, 15–30 см длиной, трижды-четырежды тройчато-рассеченные. К началу фазы бутонизации розеточные листья и до наступления цветения кроющие листья полностью засыхают.

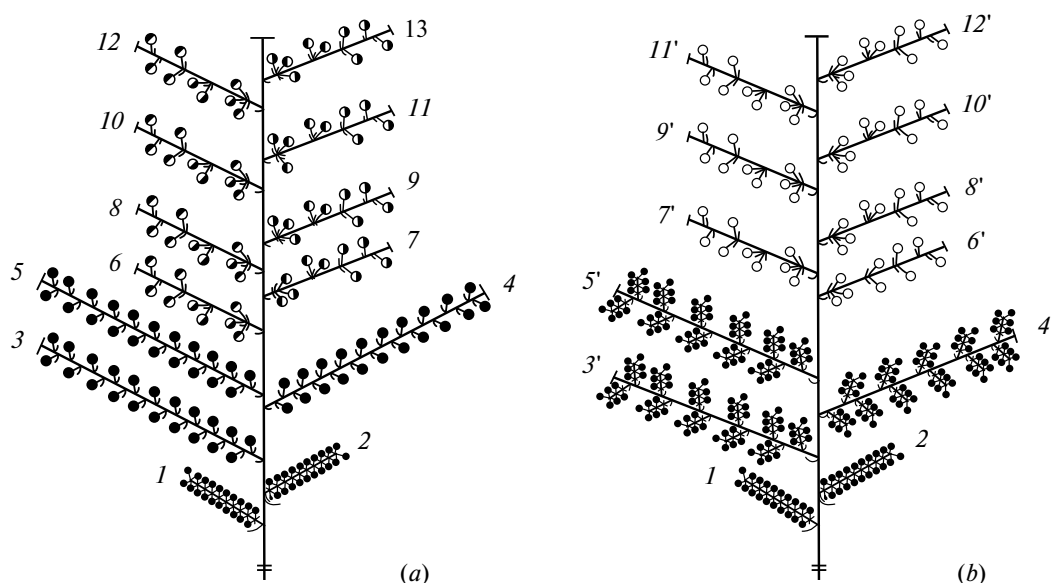


Рис. 2. Схема синфлоресценции *Dorema microcarpum*: *a* — открытая ярусная кисть из ярусных кистей из простых зонтиков (2021–2022 гг.); *b* — синфлоресценция с паракладиями (2023 г.); 1, 2 — боковые кисти с недоразвитыми зонтиками из тычиночных цветков; 3–5 — боковые кисти с развитыми зонтиками из тычиночных цветков; 3'–5' — паракладии с развитыми зонтиками из тычиночных цветков; 6–13 — боковые кисти с простыми зонтиками из 6–9 обоеполых и 1–5 тычиночных цветков; 6'–12' — боковые кисти с простыми зонтиками из обоеполых цветков (от 6–9 до 15 шт.). Кружками обозначены простые зонтики.

Fig. 2. Structure of *Dorema microcarpum* synflorescence: *a* — open tiered raceme of tiered racemes of simple umbels (2021–2022); *b* — synflorescence with paracladia (2023); 1, 2 — lateral racemes with underdeveloped umbels of staminate flowers; 3–5 — lateral racemes with developed umbels of staminate flowers; 3'–5' — paracladia with developed umbels of staminate flowers; 6–13 — lateral racemes with simple umbels of 6–9 perfect and 1–5 staminate flowers; 6'–12' — lateral racemes with simple umbels of perfect flowers (from 6–9 to 15 ones). Circles indicate simple umbels.

Боковые ярусные кисти отличаются друг от друга по длине и числу простых зонтиков. На каждой боковой кисти насчитывается от 10 до 30 простых зонтиков. В нижней части боковой кисти простые зонтики располагаются мутовчато, в средней — супротивно, в верхней части — очередно. Часто на верхушке боковой кисти два простых зонтика сближены друг с другом.

В основании синфлоресценции в пазухах кроющих листьев первого и второго узлов образуются две короткие боковые кисти, которые несут недоразвитые простые зонтики, состоящие только из тычиночных цветков. Начиная с 3–5-го узла, боковые кисти образуют развитые простые зонтики, состоящие также только из тычиночных цветков (рис. 3*a*). У мощных особей в пазухах кроющих листьев 3–5-го узлов развиваются паракладии, полностью повторяющие строение главной оси. Простые зонтики, образующиеся на этих паракладиях, тоже состоят только из тычиночных цветков. Выше по главной оси, начиная с 6-го узла, образуются боковые ярусные кисти, несущие простые зонтики только из обо-

еполых цветков (рис. 3*b*) или из обоеполых и тычиночных цветков (см. далее).

Вегетация. Начало вегетации *D. microcarpum* отмечается в конце февраля — начале марта. Через 50–60 дней после отрастания у генеративных особей наступает фаза бутонизации (табл. 1). Спустя 18–23 дня после начала бутонизации при достижении синфлоресценцией длины 80–130 см наблюдается раскрытие первых цветков. Цветение *D. microcarpum* начинается во второй декаде мая, конец цветения наблюдается в первой декаде июля. Продолжительность цветения особи составляет 10–15 дней. Начало созревания плодов наблюдается в конце июня, массовое созревание плодов приходится на первую декаду июля. Как видно из табл. 1, в наступлении фенофаз у *D. microcarpum* по годам исследования (2021–2023) особых изменений не наблюдалось.

Андромоноэция. *D. microcarpum* образует обоеполые и тычиночные цветки в пределах одной особи и характеризуется андромоноэцией, как и многие представители *Apiaceae* (Kordyum,

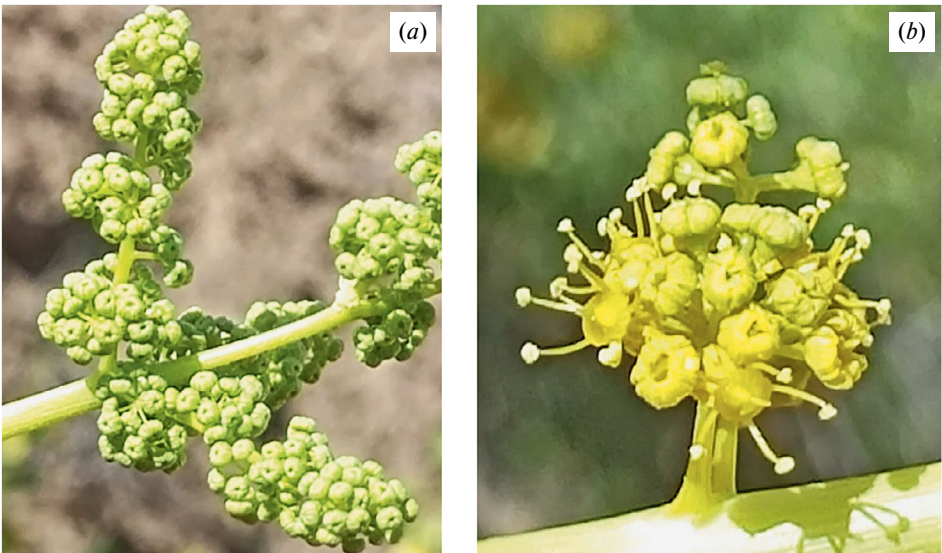


Рис. 3. Простые зонтики на боковых кистях *Dorema microcarpum* (фото М.А. Давидова): *a* — простые зонтики, включающие только тычиночные цветки; *b* — простые зонтики, включающие только обоеполые цветки.

Fig. 3. Simple umbels on the lateral racemes of *Dorema microcarpum* (photo by M.A. Davidov): *a* — simple umbels containing only staminate flowers; *b* — simple umbels containing only perfect flowers.

Таблица 1. Фенология *Dorema microcarpum*

Table 1. Phenology of *Dorema microcarpum*

Год Year	2021	2022	2023
Массовое отрастание Mass regrowth	6.03	2.03	6.03
Начало бутонизации Beginning of budding	3.05	6.05	2.05
Период от начала отрастания до бутонизации, дни Period from the beginning of regrowth to budding, days	58	57	55
Начало цветения Beginning of flowering	23.05	25.05	21.05
Период от бутонизации до начала цветения, дни Period from budding to flowering, days	20	21	19
Массовое цветение Mass flowering	26.05	29.05	25.05
Конец цветения End of flowering	6.06	5.06	2.06
Продолжительность цветения, дни Duration of flowering, days	15	12	13
Начало созревания семян Beginning of seed ripening	26.06	24.06	25.06
Массовое созревание семян Mass seed ripening	10.07	8.07	6.07

Glushchenko, 1976; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Schlessman, 2010; Godin, Perkova, 2017). Однако описанная выше локализация тычиночных и обоеполых цветков в синфлоресценции, как показали наши исследования, зависит от мощности развития особей.

По данным наших наблюдений, в изученной ценопопуляции в 2021–2022 гг. весной в период развития растений отмечались небольшая относительная влажность (рис. 4а) и более высокая температура воздуха (рис. 4б). Это привело к формированию довольно слабо развитых особей (табл. 2). Например, высота генеративных побегов варьировала от 60 до 90 см, а число цветков в простых зонтиках — от 6 до 9–12. Локализация тычиночных и обоеполых цветков в синфлоресценции имела следующий характер: начиная с 6-го узла в простых зонтиках на боковых кистях формировалось кроме обоеполых цветков от 1 до 5 тычиночных (см. рис. 2а). Нижние 2–3 боковые кисти включали простые зонтики только из тычиночных цветков (см. рис. 3а).

Напротив, 2023 год характеризовался более высокой относительной влажностью и более низкой температурой воздуха, что повлияло на рост и развитие растений по сравнению с 2021–2022 гг. В результате сформировались мощно развитые генеративные особи, значения морфометрических параметров которых статистически значимо были больше, чем в предыдущие годы (см. табл. 2). Кроме того, в 2023 г. сезонное развитие растений было более растянутым во времени, на основании чего

выделились две группы особей: с более ранним и с более поздним цветением.

У ранее цветущих особей 2023 г., как и в 2021–2022 гг., число тычиночных цветков составило 50–60% общего числа цветков, при этом 98% из них располагались на паракладях. Лишь у отдельных особей на некоторых боковых кистях в верхней части синфлоресценции 1–2% простых зонтиков состояли только из тычиночных цветков. Все остальные простые зонтики синфлоресценции включали только обоеполые цветки (рис. 3б).

У особей, фаза бутонизации которых в 2023 г. приходилась на более позднее время, чем в 2021–2022 гг., при солнечной, сухой и жаркой погоде локализация тычиночных цветков была другой. Они формировались не только на паракладях, но и в простых зонтиках на боковых кистях в числе от 1 до 5 (рис. 2б). Таким образом, локализация обоеполых и тычиночных цветков напоминала таковую в предыдущие годы исследования. Число тычиночных цветков у более поздно цветущих особей 2023 г. составляет 60–70% общего числа цветков, при этом 30–60% тычиночных цветков располагались на паракладях, а 30–40% — на боковых кистях синфлоресценции.

В ряде работ показано, что большее количество осадков и низкая температура влияют на образование обоеполых цветков и наоборот — меньшее количество осадков и высокая температура влияют на образование тычиночных цветков.

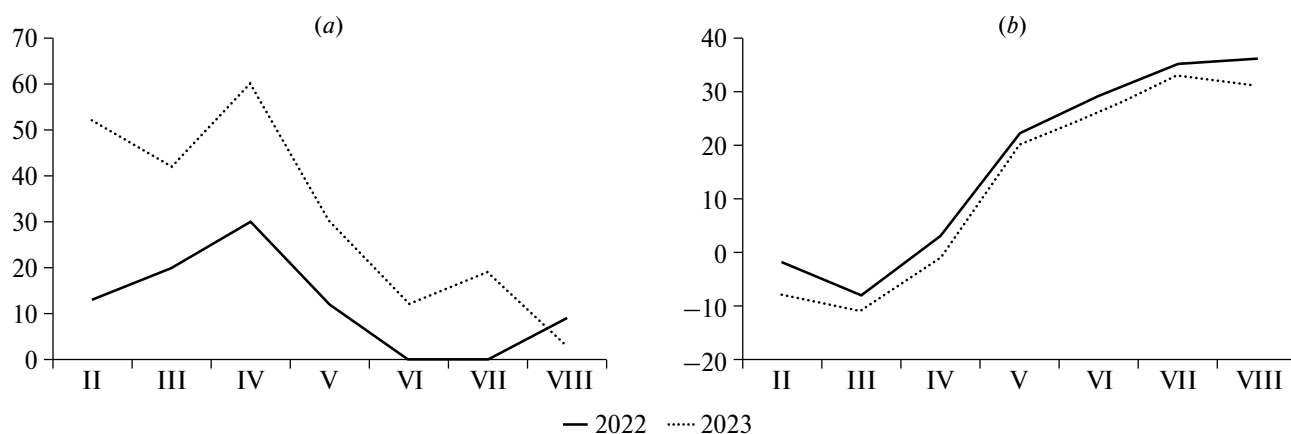


Рис. 4. Изменение относительной влажности воздуха (а) и средней температуры воздуха (б) в 2022 и 2023 гг. По оси X — месяцы, по оси Y — относительная влажность воздуха (а) или средняя температура воздуха (б).

Fig. 4. Changes in relative air humidity (a) and average air temperature (b) in 2022 and 2023. X-axis — months, Y-axis — relative air humidity (a) or average air temperature (b).

Таблица 2. Морфометрические показатели особей *Dorema microcarpum* в разные годы**Table 2.** Morphometric parameters of *Dorema microcarpum* plants in different years

Признак Trait	Годы Years	Min–max	$M \pm m$	p
Длина генеративного побега, см Generative shoot length, cm	2021–2022	60–90	79.1 ± 1.1	< 0.0001
	2023	110–130	121.6 ± 0.9	
Число боковых кистей, шт. Number of lateral racemes	2021–2022	13–16	15.2 ± 0.2	< 0.0001
	2023	14–24	19.2 ± 0.4	
Длина нижних боковых кистей, см Length of lower lateral racemes, cm	2021–2022	15–20	18.2 ± 0.3	< 0.0001
	2023	20–30	25.1 ± 0.4	
Длина средних боковых кистей, см Length of middle lateral racemes, cm	2021–2022	12–14	13.4 ± 0.2	< 0.0001
	2023	15–23	19.5 ± 0.4	
Длина верхних боковых кистей, см Length of upper lateral racemes, cm	2021–2022	6–8	7.4 ± 0.1	< 0.0001
	2023	10–12	11.2 ± 0.9	
Число зонтиков на боковой кисти, шт. Number of umbels on the lateral raceme	2021–2022	10–17	15.3 ± 0.4	< 0.0001
	2023	20–30	24.3 ± 0.4	
Число цветков в зонтике, шт. Number of flowers in an umbel	2021–2022	6–12	9.8 ± 0.2	< 0.0001
	2023	9–15	12.1 ± 0.2	

Примечание. Минимальное (Min) и максимальное (Max) значение признака; M – среднее арифметическое значение признака; m – его ошибка; p – значимость различий.

Note. Minimum (Min) and maximum (Max) value of the trait; M – arithmetic mean value of the trait; m – its error; p – significance of differences.

На примере многих видов показано, что на формирование признаков пола и его выраженность влияют факторы окружающей среды: минеральное питание (Minina, 1938; Hall, 1949), световой режим (Limerk, 1959), температура (Nitsh et al., 1952; Minina, 1965; Pechenitsyn, 1990; Demyanova, Klymenko, 2011). Так, у *Cucurbita pepo* L. установлено, что низкая температура в сочетании с коротким днем стимулирует развитие пестичных цветков, тогда как высокая температура и длинный день способствуют формированию тычиночных цветков (Nitsh et al., 1952). Е.Г. Минина и Л.Я. Полозова (Minina, Polozova, 1952) также считают, что пониженные температуры в период органогенеза стимулируют развитие женского пола у дуба.

Цветение флоральной единицы. Цветение синфлоресценции начинается с простых зонтиков из обоеполых цветков боковых кистей, расположенных в средней части флоральной единицы (с 6-го по 9-й узлы) и происходит дивергентно (рис. 5). В это время обоеполые цветки находятся в тычиночной стадии цветения. В те-

чение двух–трех дней число акропетально зацветающих обоеполых цветков на боковой кисти увеличивается. Кроме того, начинается цветение выше расположенных боковых кистей, сформированных в пазухах кроющих листьев (узлы с 10-го по 13-й). В это время наблюдается массовое цветение особи. На 4–6-й день цветения первые зацветшие обоеполые цветки уже находятся в рыльцевой стадии цветения. Следовательно, в пределах как отдельной боковой кисти, так и флоральной единицы в целом наблюдается совмещение тычиночной стадии цветения одних обоеполых цветков и пестичной стадии развития других. Примерно через 7 дней у всех обоеполых цветков синфлоресценции отмечается только рыльцевая стадия цветения. После полного окончания цветения обоеполых цветков начинают раскрываться тычиночные цветки простых зонтиков, расположенных на боковых кистях в нижней части синфлоресценции: узлы с 3-го по 5-й. В основании синфлоресценции первые две или три боковые кисти недоразвиты и не цветут. Лишь у отдельных особей иногда наблюдает-

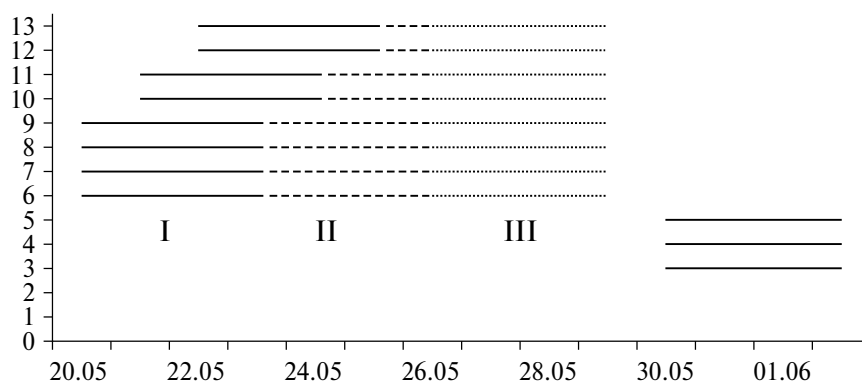


Рис. 5. Цветение флоральной единицы *Dorema microcarpum*. По оси X — даты, по оси Y — номера боковых ярусных кистей, как на рис. 2a; I — тычиночная стадия цветения; II — совмещение тычиночной и рыльцевой стадий цветения, III — рыльцевая стадия цветения.

Fig. 5. Flowering of the floral unit in *Dorema microcarpum*. X-axis — dates, Y-axis — numbers of the lateral tiered racemes (see Fig. 2a); I — staminate stage; II — overlapping of staminate and stigma stages; III — stigma stage.

ся цветение единичных тычиночных цветков на этих боковых кистях.

Продолжительность цветения боковых кистей, состоящих из простых зонтиков с обоеполыми цветками, зависит от локализации в синфлоресценции: чем она выше расположена, тем она короче и имеет меньшее число простых зонтиков. Поэтому у нижних боковых кистей продолжительность цветения составляет 9–10, а у верхних — 6–7 дней. При этом в пределах отдельной боковой кисти продолжительность тычиночной фазы обоеполых цветков составляет 3–4 дня, а пестичной — 4–7 дней.

Продолжительность цветения простых зонтиков зависит от положения в синфлоресценции, так как в простых зонтиках число цветков (от 6 до 15) уменьшается акропетально. Раскрывание цветков в простом зонтике идет центростремительно. В начале цветения в простом зонтике зацветают два-три краевых цветка. При массовом цветении в зонтике функционируют от трех до пяти цветков. Продолжительность тычиночной фазы цветения обоеполых цветков простого зонтика составляет 2–3 дня. Начало созревания рылец происходит одновременно у всех обоеполых цветков простого зонтика и наступает после окончания тычиночной стадии развития этих цветков — спустя 3 дня с момента начала цветения простого зонтика. Начало функционирования рылец обоеполых цветков простых зонтиков в нижней части боковой кисти синфлоресценции совпадает с началом пыления тычинок в терми-

нально расположенных зонтиках той же кисти, а также с тычиночной фазой цветения обоеполых цветков выше расположенных боковых кистей.

Продолжительность цветения боковых кистей или паракладиев, расположенных в нижней части синфлоресценции с 3-го по 5-й узел, включающих простые зонтики из тычиночных цветков, составляет 3–5 дней.

Суточная ритмика цветения. Наблюдения за суточной динамикой цветения проводили в период массового цветения с 5.30 утра на обоеполых и тычиночных цветках (рис. 6). Тычиночная фаза обоеполых цветков начинается с момента раскрывания цветка в 6.00 утра при температуре воздуха 18.5°C и относительной влажности воздуха 54.8%. Максимум раскрывшихся цветков приходится на период с 7.30 до 8.30, при этом пик цветения отмечен в 8.30 при температуре воздуха 21.1°C и относительной влажности воздуха 47.5%. После 10 часов происходит резкий спад цветения до минимума в 10.30 при температуре 24.2°C. К 11 часам большая часть пыльцы высвобождается из пыльников. В 11–12 часов раскрывались лишь единичные цветки, после чего цветение полностью прекращалось. Таким образом, у изученного вида наблюдается утренний тип раскрывания цветков.

Цветение обоеполых цветков. Бутон перед раскрыванием зеленоватый, хорошо заметны плотно завернутые внутрь цветка лепестки, которые прикрывают все остальные части цветка. Тычи-

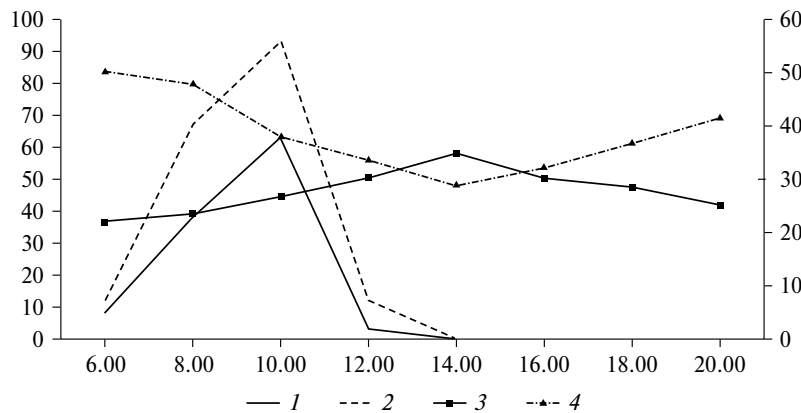


Рис. 6. Суточная ритмика цветения *Dorema microcarpum*. По оси *X* — часы наблюдений; по левой оси *Y* — число раскрывшихся цветков; по правой оси *Y* — относительная влажность и температура воздуха; 1 — число раскрывшихся обоеполюх цветков; 2 — число раскрывшихся тычиночных цветков; 3 — температура воздуха; 4 — относительная влажность воздуха.

Fig. 6. Daily rhythm of *Dorema microcarpum* flowering. *X*-axis — hours of observation, left *Y*-axis — the number of opened flowers; right *Y* axis — relative humidity and air temperature; 1 — number of opened perfect flowers; 2 — number of opened staminate flowers; 3 — air temperature; 4 — relative air humidity.

ночные нити петлеобразно согнуты, пыльники лежат на нектароносном диске (стилоподии). У обоеполюх цветков в середине диска имеются два небольших стилодия без развитых рылец. Увеличивающиеся в размерах лепестки постепенно раздвигаются, и бутон становится рыхлым. В стадии рыхлого бутона наиболее интенсивно начинают расти лепестки и наблюдается незначительный рост стилодиев. Цвет лепестков и всего соцветия меняется с зеленоватого на светло-желтый и желтый. На верхушке или по бокам венчика появляются трещины, образующие щели, указывающие на расхождение лепестков. На стадии рыхлого бутона в центре обоеполюх цветков на 0.5–1.0 мм выступают плотно расположенные друг к другу стилодии. Тычиночные нити по-прежнему петлеобразно согнуты, пыльники еще не растрескиваются. В полураскрывшемся цветке лепестки раздвигаются, между ними выходят одна или две тычинки. Сами лепестки еще загнуты внутрь цветка. Стилоподии еще не выделяют нектар. В полностью раскрывшемся цветке распрямляются остальные тычинки. Лепестки расходятся в стороны, принимают горизонтальное положение, их верхушки загнуты внутрь цветка. Тычиночные нити выпрямляются и отклоняются к лепесткам. Когда тычиночные нити выпрямляются, происходит вскрывание пыльников, которые растрескиваются двумя продольными щелями, и пыльца высыпается экс-

трорзно. Массовое вскрывание пыльников наблюдается в 8.00–10.30 утра. Растрескивание пыльников происходит поочередно, в порядке выпрямления тычиночных нитей. Начало выпрямления тычинок совпадает с началом выделения нектара, которым обильно покрывается вся поверхность нектароносного диска. Тычиночная фаза цветка начинается с момента вскрывания пыльников и заканчивается при их опадении. Продолжительность тычиночной фазы цветения обоеполюх цветков составляет 2 дня. В этой фазе не наблюдалось окрашивание рылец при обработке раствором перманганата калия. После окончания тычиночной фазы через сутки наступает пестичная, при которой стилодии удлиняются и постепенно отклоняются друг от друга. В это время также наблюдается опадание тычинок, а лепестки полностью отогнуты вниз, их верхушки загнуты внутрь. С этого времени на стилоподии вновь выделяется блестящий нектар, привлекающий насекомых (в основном, муравьи, мошки, осы, пчелы). В это время наблюдается своеобразное явление: при опылении насекомыми на стилоподии происходит образование “ватообразного” налета из тонких нитей застывшего нектара. Сам процесс образования этого налета происходит за счет приземления насекомого на стилоподий с обильным нектаром и последующего отлета, что приводит к образованию тонких нитей из застывшего нектара.

При вильчатом расхождении стилодиев отмечается окрашивание рылец раствором перманганата калия. Это свидетельствует о том, что рыльца созрели для восприятия пыльцы. В конце рыльцевой фазы стилодии дугообразно отгибаются друг от друга и постепенно доходят до края стилоподия, а лепестки теряют тургор и опадают. На третьи сутки после начала пестичной фазы стилоподий утрачивает блеск вследствие прекращения выделения нектара, что также может служить признаком завершения рыльцевой фазы и начала формирования плода. Обоеполые цветки характеризуются строго выраженной протандрией, при которой функционирование мужских и женских генеративных структур в цветке всегда разделено по времени, тычинки созревают раньше рылец. Пестичная фаза более продолжительная (на 10–20 ч), чем тычиночная. Цветение обоеполого цветка продолжается 3–4 дня.

Цветение тычиночных цветков. После окончания пестичной фазы цветения обоеполых цветков всех выше расположенных боковых кистей синфлоресценции начинается цветение тычиночных цветков, расположенных на боковых кистях 2–3-го узлов. В это время эти зонтики также становятся желтыми. Бутон тычиночного цветка перед раскрытием зеленоватый, хорошо заметны плотно завернутые внутрь цветка лепестки. Увеличиваясь в размерах, лепестки постепенно раздвигаются, сомкнутость бутона меняется, он становится рыхлым. Цвет лепестков постепенно меняется от зеленоватого до светло-желтого и желтого. В полностью раскрывшемся тычиночном цветке распрямляются последовательно тычинки, лепестки расходятся в стороны, принимают горизонтальное положение, их верхушки загнуты внутрь. Тычиночные нити выпрямляются и отклоняются к лепесткам, происходит вскрывание пыльников. На второй день с момента раскрытия цветка лепестки и тычинки подсыхают и постепенно опадают. Продолжительность цветения тычиночных цветков обычно составляет 1 сут, длительность мужской стадии цветения простых зонтиков с тычиночными цветками — 1–3 дня. Раскрытие тычиночных цветков идет в такой же последовательности и темпе, как и обоеполых цветков.

Согласно имеющимся данным (Kordyum, Glushchenko, 1976; Webb, 1981; Spalik, 1991; Demyanova et al., 2000; Godin, Perkova, 2017)

биологическое значение андромонезии заключается в том, что наличие дополнительных тычиночных цветков увеличивает возможность перекрестного опыления. Протандрия у *D. microcarpum* наблюдается у всех обоеполых цветков. Автогамия в пределах цветка у данного вида исключена, но гейтоногамия при цветении синфлоресценции вполне возможна. Поскольку структура всей флоральной единицы такова, что простые зонтики на боковых кистях пространственно не закрывают друг друга, пыльца у выше расположенных цветков, находящихся в тычиночной стадии, частично попадает на ниже расположенные цветки в рыльцевой стадии цветения, чему способствуют насекомые. У данного вида наблюдается четкая последовательность цветения сначала обоеполых, затем тычиночных цветков. Это способствует перекрестному опылению обоеполых цветков разных особей в ценопопуляции с помощью насекомых. При этом последовательность цветения обоеполых цветков верхних боковых кистей флоральной единицы способствует гейтоногамии, а также с помощью насекомых ксеногамному опылению. Тычиночные цветки нижних боковых кистей или паракладиев обеспечивают строго перекрестное опыление между особями, находящимися в разных фазах цветения (Endress, 2020).

В литературе описано несколько моделей цветения у зонтичных (Ponomarev, 1960b; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Godin, Perkova, 2017), однако все они касаются последовательности зацветания сложных зонтиков в синфлоресценции. У *D. microcarpum* двойные зонтики отсутствуют, поэтому невозможно отнести данный вид к какой-либо существующей модели цветения.

D. microcarpum, как многие представители зонтичных, имеет разнообразные приспособления, которые помогают привлекать насекомых-опылителей. В естественных условиях, где встречается *D. microcarpum*, сообщества бедны разными видами растений и к тому же в конце весны и в начале лета до цветения особей *D. microcarpum* почти все виды растений сообществ зацветают, и только единичные виды цветут одновременно с *D. microcarpum*. Это приводит к тому, что опылители очень ограничены в выборе цветущих растений. Кроме того, соцветия цветущих особей этого вида от начала бутонизации до начала цветения постепенно изменяют

свой цвет с ярко-зеленого на ярко-желтый, достигая высоты 90–130 см, издали выделяются и привлекают насекомых-опылителей. К тому же супротивное, очередное или мутовчатое расположение простых зонтиков на боковых кистях, мелкие цветки простых зонтиков и доступный нектарный диск на верхушке завязи привлекают самых различных насекомых.

Пыльца мелкая, липкая и образуется в большом количестве. Основным способом опыления является как гейтоногамия, так и ксеногамия. Успеху гейтоногамного опыления способствуют перепончатокрылые насекомые-опылители и энтомофаги из рода *Thomisus*. *Thomisus onustus* Walckenaer – Томизус наполненный, представители этого рода могут менять свой цвет под цвет цветка доремы, на котором охотятся, становясь желтыми (Thery, Casas, 2002). Наблюдения показали, что паук-хищник появляется в начале цветения и посещает цветки, охотясь на насекомых-опылителей и укрываясь под цветущими зонтиками. Перемещаясь по осям синфлоресценции, паук повышает вероятность гейтоногамии – переноса пыльцы в пределах одной особи. Кроме того, нами были зарегистрированы насекомые из рода муравьи (*Lasius*), черные садовые муравьи (*Lasius niger* Linnaeus), которые часто строят свои муравейники в непосредственной близости от цветущих растений. Растения выделяют нектар, поэтому муравьи постоянно находятся рядом с цветками и, перемещаясь по соцветию, переносят пыльцу, обеспечивая процесс опыления. Ксеногамному опылению способствует строго выраженная внутрицветковая протандрия и неодновременность вступления разных особей в фазу цветения в пределах ценопопуляции. Полевые наблюдения показали, что общий состав насекомых-опылителей включает представителей отрядов Hymenoptera и Diptera, однако целенаправленное посещение цветков и успешное добыча нектара осуществляется видами отряда перепончатокрылых, которое составляет от 60 до 70% числа всех насекомых.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые выявлено наличие андромоноэции и изучен ряд антропоэкологических особенностей у многолетнего монокарпического растения, эндемика Западного Тянь-Шаня и Северного Памиро-Алая – *Dorema microcarpum*. Флораль-

ная единица – открытая ярусная кисть из ярусных кистей из простых зонтиков, у мощно развитых особей в нижней части синфлоресценции формируются паракладии. Продолжительность цветения особи составляет 10–15 дней. Простые зонтики в разных частях синфлоресценции могут формировать только обоеполые цветки, обоеполые и тычиночные цветки, только тычиночные цветки. У слабо развитых особей, начиная с 6-го узла, в простых зонтиках на боковых кистях формируются обоеполые цветки и от 1 до 5 тычиночных цветков; нижние 2–3 боковые кисти образуют простые зонтики только из тычиночных цветков. У мощно развитых особей в средней и верхней частях синфлоресценции практически все простые зонтики формируют только обоеполые цветки, а тычиночные развиваются только на паракладиях. Цветение особи начинается с обоеполых цветков простых зонтиков на боковых кистях, расположенных в средней части флоральной единицы (с 6-го по 9-й узлы), и происходит дивергентно: сначала полностью отцветают средняя и верхняя части синфлоресценции, затем раскрываются тычиночные цветки на боковых кистях нижней части (с 3-го по 5-й узлы). Раскрывание цветков на боковых кистях происходит акропетально, а в пределах простых зонтиков – центростремительно. *D. microcarpum* относится к растениям с утренним ритмом цветения: раскрывание цветков начинается рано утром (около 5–6 ч) и продолжается до 9–10 ч. Обоеполые цветки характеризуются строго выраженной протандрией. Цветение обоеполого цветка составляет 3–4 дня, тычиночного – 1 день. Цветки этого вида в основном посещаются представителями двух отрядов – Hymenoptera и Diptera. Наличие обоеполых и тычиночных цветков, одновременность их созревания и строгая синхронность цветения обоеполых цветков верхних боковых кистей синфлоресценции способствуют гейтоногамии, а также обеспечивают перекрестное опыление других особей. Тычиночные цветки нижних боковых кистей или паракладиев обеспечивают перекрестное опыление между особями, находящимися в разных фазах цветения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Davidov, Isakova] Давидов М.А., Исакова Н. 2021. *Dorema microcarpum* Korov. (Apiaceae) онтогенез. — Science and education. С. 58–63.

- [Demyanova] Демьянова Е.И. 1995. К изучению антрологии и полового полиморфизма зонтичных лесостепного Зауралья. I. О протерандрии у зонтичных. — Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2: 45–54.
- [Demyanova, Klyumenko] Демьянова Е.И., Клименко Е.В. 2011. О половом полиморфизме *Filipendula vulgaris* и *F. ulmaria* (Rosaceae) в Приуралье. — Вестник Пермского ун-та. Биология. 1: 4–13.
- [Demyanova et al.] Демьянова Е.И., Шестакова О.М., Деткова А.Г. 2000. О половой структуре популяций гинодиэичных зонтичных Приуралья. — Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2: 58–61.
- Endress P.K. 2020. Structural and temporal modes of heterodichogamy and similar patterns across angiosperms. — Bot. J. Linn. Soc. 193(1): 5–18.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa001>
- [Godin et al.] Годин В.Н., Дозорова С.В., Архипова Т.В. 2019. Андромоноэция у *Aegopodium podagraria* L. (Apiaceae) в Московской области. — Вестник Томского государственного университета. Биология. 45: 47–68.
<https://doi.org/10.17223/19988591/45/3>
- [Godin et al.] Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — Вестник Томского государственного университета. Биология. 58: 96–112.
<https://doi.org/10.17223/19988591/58/5>
- [Godin, Perkova] Годин В.Н., Перкова Т.В. 2017. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Apiaceae (Московская область). — Бот. журн. 102(1): 35–47.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
- Hall W.C. 1949. Effects of photoperiod and nitrogen supply on growth and reproduction in the gherkin. — Plant Physiology. 24(4): 753–769.
<https://doi.org/10.1104/pp.24.4.753>
- [Kordyum, Glushchenko] Кордюм Е.Л., Глушенко Г.И. 1976. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев. 197 с.
- [Korovin] Коровин Е.П. 1959. Сем. Umbelliferae — Зонтичные. — В кн.: Флора Узбекистана. Т. 4. Ташкент. С. 243–244.
- [Kuznetsova, Timonin] Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. 2017. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. 183 с.
- Limerk J. 1959. The influence of photoperiodicity on the sexual index in hemp (*Cannabis sativa* L.). — Biol. Plant. 1(3): 176–186.
<https://doi.org/10.1007/BF02927054>
- [Minina] Минина Е.Г. 1938. О фенотипических изменениях признаков пола у высших растений под влиянием изменение условий питания и других внешних факторов. — Докл. АН СССР. 21(6): 302–305.
- [Minina] Минина Е.Г. 1965. Значение смещения пола для селекции. О связях гетерозиса и полиплоидии с сексуализацией. — Журн. общей биол. 26(4): 416–426.
- [Minina, Polozova] Минина Е.Г., Полозова Л.Я. 1952. Условия женской сексуализации почек дуба. — Докл. АН СССР. 86(1): 189–192.
- Nitsch J.P., Kurtz E.B., Liverman J.L., Went F.W. 1952. The development of sex expression in cucurbit flowers. — Amer. J. Bot. 39(1): 32–43.
<https://doi.org/10.2307/2438091>
- [Pechenitsyn] Печеницын В.П. 1990. Влияние температуры на морфогенез среднеазиатских тюльпанов. Ташкент. 81 с.
- [Pimenov] Пименов М.Г. 1988. Монографический обзор рода *Dorema* D. Don (Umbelliferae). — Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. 93(2): 76–90.
- [Pimenov] Пименов М.Г. 2009. *Dorema microcarpum* Korovin. — В кн.: Красная книга Республики Узбекистан. Ташкент. С. 102.
- [Pimenov, Klyuykov] Пименов М.Г., Ключиков Е.В. 2002. Зонтичные (Umbelliferae) Киргизии. М. 288 с.
- [Pimenov, Klyuykov] Пименов М.Г., Ключиков Е.В. 2019. *Dorema microcarpum* Korovin. — В кн.: Красная книга Республики Узбекистан. Растения. Т. 1. Ташкент. С. 83.
- [Pimenov, Klyuykov] Пименов М.Г., Ключиков Е.В. 2023. Apiaceae. — В кн.: Флора Узбекистана. Т. 5. Ташкент. 469 с.
- [Ponomarev] Пономарев А.Н. 1960a. О протерандрии у зонтичных. — Доклады АН СССР. 135: 750–752.
- [Ponomarev] Пономарев А.Н. 1960b. Изучение цветения и опыления растений. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М., Л. С. 9–19.
- Puchałka R., Spalik K., Trzeciak P., Banasiak Ł., Piwczyński M. 2023. Phylogenetic position of *Dorema* within *Ferula* (Apiaceae). — Plant Syst. Evol. 309: 28.
<https://doi.org/10.1007/s00606-023-01857-z>
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity — inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. — Plant Div. Evol. 128(1–2): 181–220.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. — Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133(7–8): 181–211.
- Schlessman M.A. 2010. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. — Plant Div. Evol. 128(1–2): 233–245.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0011>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.

- Spalik K. 1991. On evolution of andromonoecy and “over-production” of flowers: a resource allocation model. — Biol. J. Linn. Soc. 42(3): 325–336.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00566.x
- Théry M., Casas J. 2002. Predator and prey views of spider camouflage. — Nature. 415: 133.
https://doi.org/10.1038/415133a
- [Tojibaev, Naralieva] Тожибаев К.Ш., Наралиева Н.М. 2012. Новые местонахождения редких и эндемичных видов Apiaceae Узбекистана. — Turczaninowia. 15(4): 31–33.
- Webb C. J. 1981. Andromonoecism, protandry, and sexual selection in Umbelliferae. — N. Z. J. Bot. 19(3): 335–338.
https://doi.org/10.1080/0028825X.1981.10426389

ANDROMONOECY, FLOWERING AND POLLINATION BIOLOGY OF *DOREMA MICROCARPUM* (APIACEAE) IN THE CONDITIONS OF THE FERGHANA VALLEY (UZBEKISTAN)

M. A. Davidov¹ *, M. H. Akbarova¹, Z. A. Yusupova¹

¹Fergana State University

Murabbiylar Str., 19, Fergana, 712000, Republic of Uzbekistan

*e-mail: mdavidov66@mail.ru

Andromonoecy was described and anthecological features were identified for the first time in *Dorema microcarpum*, a perennial monocarpic plant endemic to the Western Tien Shan and Northern Pamir-Alai. The research was carried out in the natural conditions of the Chust-Pap adyrs of the Fergana Valley in 2021–2023. The floral unit is shown to be an open tiered raceme of tiered racemes of simple umbels. In powerfully developed plants, paracladia are formed in the lower part of the synflorescence. The duration of flowering of an individual is 10–15 days. Simple umbels in different parts of the synflorescence can form only perfect flowers, or perfect and staminate flowers, or only staminate flowers. In poorly developed plants, simple umbels of lateral racemes from the 6th node form perfect flowers and 1 to 5 staminate flowers; simple umbels of 2–3 lower lateral racemes form only staminate flowers. In powerfully developed plants in the middle and upper parts of synflorescence, almost all simple umbels form only perfect flowers; staminate flowers are observed only on paracladia. The flowering of an individual begins with simple umbels on the lateral racemes located in the middle floral unit, namely from the 6th to the 9th nodes and occurs divergently: first, the middle and upper parts of the synflorescence completely fade, then the staminate flowers open on the lateral racemes of the lower parts (from the 3rd to the 5th nodes). The opening of flowers on lateral racemes occurs acropetally, and within simple umbels centripetally. *D. microcarpum* is a plant with a morning flowering rhythm: the opening of flowers begins early in the morning (about 5–6 a. m.) and continues until 9–10 a. m. Perfect flowers are characterized by strictly pronounced protandry. The flowering time of a perfect flower is 3–4 days, of a staminate flower – 1 day. The flowers are mainly visited by insects of two orders, Hymenoptera and Diptera. The presence of both perfect and staminate flowers, different times of their maturation and a strict synchrony of flowering of the perfect flowers of upper lateral racemes contribute to geitonogamy and also ensure cross-pollination of other individuals. Staminate flowers of lower lateral racemes or paracladia provide cross-pollination between individuals in different flowering phases.

Keywords: *Dorema microcarpum*, Apiaceae, andromonoecy, synflorescence, flowering biology, protandry

REFERENCES

- Davidov M.A., Isakova N. 2021. The ontogenesis of *Dorema microcarpum* Korov. (Apiaceae). — Science and education. P. 58–63 (In Uzb.).
- Demyanova E.I. 1995. To the study of anthecology and sexual polymorphism in Umbelliferae forest-steppe Trans-Urals. I. About protandry in Umbelliferae. — Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya. 2: 45–54 (In Russ.).
- Demyanova E.I., Klymenko E.W. 2011. About sexual polymorphism *Filipendula vulgaris* and *F. ulmaria* (Rosaceae) at West Ural. — Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya. 1: 4–13 (In Russ.).
- Demyanova E.I., Shestakova O.M., Detkova A.G. 2000. About sexual structure of gynodioecious populations

- of plants of Apiaceae in the West Ural territories. — Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya. 2: 58–61 (In Russ.).
- Endress P.K. 2020. Structural and temporal modes of heterodichogamy and similar patterns across angiosperms. — Bot. J. Linn. Soc. 193(1): 5–18.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa001>
- Godin V.N., Dozorova S.V., Arkhipova T.V. 2019. Andromonoecy of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region. — Tomsk State University Journal of Biology. 45: 47–68 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17223/19988591/45/3>
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — Tomsk State University Journal of Biology. 58: 96–112.
<https://doi.org/10.17223/19988591/58/5>
- Godin V.N., Perkova T.V. 2017. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species (Moscow region). — Bot. Zhurn. 102(1): 35–47 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
- Hall W.C. 1949. Effects of photoperiod and nitrogen supply on growth and reproduction in the gherkin. — Plant Physiology. 24(4): 753–769.
<https://doi.org/10.1104/pp.24.4.753>
- Kordyum E.L., Glushchenko G.I. 1976. Cytoembryological aspects of the problem of sex of angiosperms. Kiev. 197 p. (In Russ.).
- Korovin E.P. 1959. Sem. Umbelliferae. — In: Flora Uzbekistana [Flora of Uzbekistan]. Vol. 4. Tashkent. P. 243–244 (In Russ.).
- Kuznetsova T.V., Timonin A.C. 2017. Inflorescence: morphology, evolution, bearing on taxonomy (considered in the light of Bohr's principle of complementarity. Moscow. 183 p. (In Russ.).
- Limerk J. 1959. The influence of photoperiodicity on the sexual index in hemp (*Cannabis sativa* L.). — Biol. Plant. 1(3): 176–186.
<https://doi.org/10.1007/BF02927054>
- Minina E.G., Polozova L.Ya. 1952. Conditions for female sexualization of oak buds. — Dokl. AN SSSR. 86(1): 189–192 (In Russ.).
- Minina E.G. 1938. On phenotypic changes in sex traits in higher plants under the influence of changes in nutritional conditions and other external influences. — Dokl. AN SSSR. 21(6): 302–305 (In Russ.).
- Minina E.G. 1965. The sex bias value for selection. On the links of heterosis and polyploidy with sexualization. — Zhurn. obshch. biol. 26(4): 416–426. (In Russ.).
- Nitsch J.P., Kurtz E.B., Liverman J.L., Went F.W. 1952. The development of sex expression in cucurbit flowers. — Amer. J. Bot. 39(1): 32–43.
<https://doi.org/10.2307/2438091>
- Pechenitsyn V.P. 1990. Vliyaniye temperatury na morfogenez sredneaziatskikh tyul'panov [The influence of temperature on the morphogenesis of Central Asian tulips]. Tashkent. 81 p. (In Russ.).
- Pimenov M.G. 1988. Monographic revision of the genus *Dorema* D. Don (Umbelliferae). — Byull. Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otd. Biol. 93(2): 76–90 (In Russ.).
- Pimenov M.G., Klyuykov E.V. 2002. Umbelliferae of Kyrgyzstan. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Pimenov M.G., Klyuykov E.V. 2019. *Dorema microcarpum* Korovin. — In: Krasnaya kniga Respubliki Uzbekistan. Rasteniya [Red Book of the Republic of Uzbekistan. Plants]. Vol. 1. Tashkent. P. 83 (In Russ.).
- Pimenov M.G., Klyuykov E.V. 2023. Apiaceae. — In: Flora of Uzbekistan. Vol. 5. Tashkent. 469 p. (In Russ.).
- Pimenov M.G. 2009. *Dorema microcarpum* Korovin. — In: Krasnaya kniga Respubliki Uzbekistan [Red Book of the Republic of Uzbekistan]. Tashkent. P. 102 (In Russ.).
- Ponomarev A.N. 1960a. About proterandry in Umbelliferae. — Dokl. AN SSSR. 135: 750–752 (In Russ.).
- Ponomarev A.N. 1960b. Study of flowering and pollination of plants. — In: Polevaya geobotanika [Field geobotany]. Vol. 2. Moscow; Leningrad. P. 9–19 (In Russ.).
- Puchałka R., Spalik K., Trzeciak P., Banasiak Ł., Piwczyński M. 2023. Phylogenetic position of *Dorema* within *Ferula* (Apiaceae). — Plant Syst. Evol. 309: 28.
<https://doi.org/10.1007/s00606-023-01857-z>
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity — inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. — Plant Div. Evol. 128(1–2): 181–220.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. — Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133(7–8): 181–211.
- Schlessman M.A. 2010. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. — Plant Div. Evol. 128(1–2): 233–245.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0011>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Spalik K. 1991. On evolution of andromonoecy and “overproduction” of flowers: a resource allocation model. — Biol. J. Linn. Soc. 42(3): 325–336.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00566.x>
- Théry M., Casas J. 2002. Predator and prey views of spider camouflage. — Nature. 415: 133.
<https://doi.org/10.1038/415133a>
- Tojibaev K.Sh., Naralieva N.M. 2012. New findings of rare and endemic Apiaceae species in Uzbekistan. — Turczaninowia. 15(4): 31–33 (In Russ.).
- Webb C.J. 1981. Andromonoecism, protandry, and sexual selection in Umbelliferae. — N. Z. J. Bot. 19(3): 335–338.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1981.10426389>