

© Д. Г. Мельников

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ РОДА *ACINOS* (LAMIACEAE)Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Лаборатория растительных ресурсов
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2.

E-mail: DMelnikov@binran.ru

Поступила 23.11.2015

В статье кратко излагается история изменений таксономического статуса рода *Acinos* Mill. и положение рода *Ziziphora* L. в системе семейства. Рассматривается вопрос о родственных связях с другими близкими родами (*Clinopodium* L., *Calamintha* Mill., *Satureja* L., *Ziziphora*). На основании сопоставления морфологических признаков, таких как жизненная форма, форма и жилкование чашечки, особенности ее трихом, форма цветоножек и прицветников, тип жилкования листа, число хромосом, показано единство родов *Acinos* и *Ziziphora*, которое подтверждается и молекулярно-генетическими исследованиями других авторов. Осуществлены номенклатурные комбинации по переносу видов рода *Acinos* в род *Ziziphora* в составе отдельного подрода.

Ключевые слова: таксономия, жилкование листа, жилкование чашечки, номенклатурная комбинация, *Ziziphora*.

D. G. Melnikov

ON THE TAXONOMIC STATUS OF THE GENUS *ACINOS* (LAMIACEAE)Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences
Professora Popova Str., 2, 197376, St. Petersburg, Russia

E-mail: DMelnikov@binran.ru

The article represents the discussion of the relationships of the genus *Acinos* with four related genera: *Clinopodium*, *Calamintha*, *Satureja* and *Ziziphora*. The history of the taxonomic studies of the genera *Acinos* and *Ziziphora*, as well as the position of the latter in the family is traced. Earlier, comparative morphological (López González, Bayer, 1988) and molecular phylogenetic (Brauchler et al., 2010; Drew, Sytsma, 2012; etc.) data showed the close relationship between the genera *Acinos* and *Ziziphora*. In this context, we have made an attempt to confirm these data with additional morphological features. It is shown that the features shared by both genera are: 1. presence of annuals; 2. *Ziziphora*-type venation of the calyx; 3. common structure of multicellular simple hairs on the calyx; 4. flattened pedicels; 5. identical or similar type of leaf venation (craspedodromous, marginal or transition to marginal). In favor of the hypothesis of relationship of these two genera, examples from an article by G. López González and E. Bayer (1988) are given, with some additions, namely the androecium structure, the calyx shape, the chromosome number. We also briefly discuss the results of published molecular phylogenetic studies of the group. We propose to unite the genera *Acinos* and *Ziziphora*; all species formerly belonging to the former being transferred to a separate subgenus of the genus *Ziziphora*. The appropriate nomenclature combinations are proposed.

Key words: systematics, taxonomy, leaf venation, calyx venation, nomenclatural combination, *Ziziphora*.

Сложный цикл видов, принимаемый в последнее время в качестве одного полиморфного рода *Clinopodium* L. (Govaerts et al., 2008), морфологически очень неоднороден и давно привлекает внимание систематиков. Из этого цикла были описано несколько родов, таких как *Acinos* Mill. и *Calamintha* Mill. из Старого Света, а также ряд родов из Нового Света: *Conradina* A. Gray, *Gardoquia* Ruiz et Pav., *Minthostachys* (Benth.) Spach, *Monarda* L., *Xenopoma* Willd. и многие другие. Исследования последних лет (López González, Bayer, 1988; Brauchler et al., 2010; Drew, Sytsma, 2012) показали ранее не отмеченные родственные отношения между родами *Acinos* и *Ziziphora* L., которые мы хотели бы осветить в этой статье.

Название «*Acinos*» встречается еще у старых авторов (Bauhin, 1623), обычно в составе рода *Clinopodium*, следовательно, некоторые виды рода *Acinos* были известны ботаникам с давних пор. Современная же номенклатура (International..., 2011) и систематика этого рода начинается с работы К. Линнея «*Species Plantarum*» (Linnaeus, 1753), в которой он описывал два вида в составе рода *Thymus* L.: *Th. acinos* L. и *Th. alpinus* L. Годом позже Ф. Миллер (Miller, 1754) дал описание рода *Acinos*, а К. Мёнх (Moench, 1794) привел для этого рода два линнеевских вида: *A. thymoides* Moench (*Th. acinos*) и *A. alpinus* (L.) Moench (*Th. alpinus*). Ж.-Б. Ламарк (Lamarck, 1779) впервые стал рассматривать виды рода *Acinos* (а затем и *Clinopodium*) в составе рода *Calamintha*, создав тем самым определенную традицию.

Крупной вехой в систематике этого рода, как и всего семейства, явились работы Дж. Бентама. В работе «*Labiatarum genera et species*» (Bentham, 1834) он рассматривает виды рода *Acinos* в качестве установленной им секции в составе укрупненного рода *Melissa* L., к которому были отнесены также виды родов *Clinopodium* и *Calamintha* в составе одноименных секций. Секция *Acinos* была охарактеризована следующим образом: «*Verticillastri sub-6-flori, pedicellis erectis brevibus rigidis. Bracteae minutae vel nullae. Calyx basi infra gibbus, subteres, profunde striatus, fauce intus villosa*». По системе Дж. Бентама род *Melissa* был представлен в работе Дж. Дона (Don, 1838). В обработке сем. *Labiatae* для «*Prodrromus'a*» А. Декандоля Дж. Бентам (Bentham, 1848) изменил свою точку зрения на объем рода *Melissa*, сузив его до уровня современного понимания, а большую часть ранее входивших в него секций, в том числе *Acinos*, он перенес в род *Calamintha*. В этой работе к предыдущей характеристике секции он добавил: «*Herbae Eurapaeae vel Asiaticae, annuae vel perennes, rarius basi suffruticosae*». Интересно отметить, что Дж. Бентам относил к секции *Acinos* такие виды, как *Calamintha simensis* Benth. и *C. corsica* (Pers.) Benth. Этот же объем рода сохранился и в его обработке сем. *Labiatae* в «*Genera Plantarum*» (Bentham, 1876). По системе Дж. Бентама виды тех же секций объединялись в род *Calamintha* и у некоторых последующих авторов (Grenier, Godron, 1850; Willkom, Lange, 1870).

Е. Буассье (Boissier, 1879) во «*Flora orientalis*», описывая виды из родства *Clinopodium*, поместил их, в силу сложившейся традиции, в состав рода *Calamintha*. Причем его понимание родственных связей, отразившееся в секционном делении рода, было более близким современной точке зрения на систематику этих видов. Сохранив секцию *Acinos*, он описывает новую секцию *Cyclotrichium* Boiss., а секции *Calamintha* (Mill.) Benth. и *Clinopodium* (L.) Benth. Дж. Бентама объединяет в одну — *Eucalamintha* Boiss. (= sect. *Calamintha*). Саму же секцию *Acinos* (Mill.) Benth. он условно делит на две группы без определенного ранга: 1. *Perennes vel perennantes* (*C. alpina* (L.) Lam., *C. suaveolens* (Sm.) Boiss., *C. patavina* (Jacq.) Host) и 2. *Annuae* (*C. acinos* (L.) Clairv., *C. graveolens* (M. Bieb.) Benth., *C. maritima* Benth.).

К. Ниман (Nyman, 1881) рассматривает род *Clinopodium* в узком смысле, а в роде *Calamintha* признает две секции: *Eucalaminthae* и *Acinotes* Nyman. Последнюю секцию он, так же как и Е. Буассье, т. е. примерно в том же объеме, условно разделяет на две группы без ранга и без каких-либо комментариев: 1. *C. patavina*, *C. suaveolens*, *C. alpina*, *C. corsica* Benth.; 2. *C. acinos*, *C. graveolens*, *C. rotundifolia* Host, *C. maritima*.

Вопрос о том, в составе какого рода правильнее следует рассматривать секции *Acinos*, *Calamintha* и *Clinopodium*, в систематике XIX в. решался, как мы ви-

дели выше, по-разному. Кроме отнесения их к родам *Thymus*, *Melissa* и *Calamintha*, был сделан еще ряд комбинаций. Так, О. Кунце (Kuntze, 1891) одним из первых обратил внимание на то, что приоритетным названием для объединенного рода, включающего в себя *Clinopodium*, *Acinos* и *Calamintha*, является раннее линнеевское название, взятое им от Турнефора и Баугина, — *Clinopodium*. В связи с этим он сделал ряд номенклатурных комбинаций. Его концепция была поддержана рядом авторов (Britton, Brown, 1898; Koch, 1907), но не получила широкого признания. На приоритетность родового названия «*Clinopodium*» перед названиями «*Calamintha*» и «*Acinos*» при объединении их в один род указывал также Ю. Л. Меницкий (Menitskii, 1987).

Джордж Шееле (Scheele, 1843) принял род *Clinopodium* в узком смысле и род *Satureja* L. в широком смысле, включив в него *Satureja* s. str., *Micromeria* Benth., *Saturejoides*¹ Scheele, *Acinos* и *Calamintha*. Т. Карюэль (Caruel, 1884) также принимает один крупный род *Satureja*, который он еще больше расширил по сравнению с А. Шееле, включив в него *Clinopodium* s. str.

Джон Брике (Briquet, 1895, 1897) обобщил накопленные к тому времени результаты работ предыдущих систематиков и отразил их в монографии «Les labiées des Alpes Maritimes» и в обработке семейства для издания А. Энглера и К. Прантла «Die naturlichen Pflanzenfamilien». К сожалению, он не принял доводы О. Кунце о приоритетности линнеевского названия *Clinopodium* для близких видов и рассматривал их в составе рода *Satureja*. Тем не менее его система была широко принята в научной среде и с небольшими изменениями вошла во многие «Флоры» (Fritsch, 1897; Fedchenko, Flerov, 1910; Diels, 1936; Melchior, 1964; Gams, 1975; Thiebaut, 1953).

В то же время ряд авторов считали рода *Satureja*, *Calamintha*, *Clinopodium*, *Acinos*, *Micromeria* самостоятельными (Borisova, 1954; Shishkin, Iuzepchuk, 1954; Rothmaler, 1986).

О роде ZIZIPHORA

Род *Ziziphora* был описан Карлом Линнеем в 4-м издании «Genera Plantarum» (Linnaeus, 1752), но, согласно Кодексу ботанической номенклатуры (International., 2011), действительное обнародование названий родов и видов семенных растений отсчитывается с даты 1 мая 1753 г., т. е. с момента выхода «Species Plantarum» (Linnaeus, 1753), где этот род был законно описан. Карл Линней включил в него 3 вида однолетников: *Z. capitata* L., *Z. tenuior* L., *Z. acinoides* L.

Ж.-Б. Ламарк (Lamarck, 1791) описал *Z. clinopodioides* Lam. — первый из многолетних видов, но, так же как и линнеевские виды, имеющий две тычинки. I. H. Rudolph (1809, 1810) упорядочил морфологические описания известных на то время видов, приводимых авторами различных «Флор», но не делал попытки их классификации. Р. Э. Траутфеттер (Trautvetter, 1840) обратил внимание на наличие у некоторых однолетних видов придатков пыльников и на основании этого признака выделил из рода *Ziziphora* отдельный род *Faldermannia* Trautv.

Крупный знаток сем. *Lamiaceae* (*Labiatae*) Джордж Бентам (Bentham, 1834, 1848) относил этот род к трибе *Monardeae* Benth., включающей в себя роды с двумя тычинками, такие как *Perowskia* Benth., *Dorystaechas* Boiss. et Heldr. ex Benth., *Meriandra* Benth., *Salvia* L., *Audibertia* Benth., *Rosmarinus* L., *Monarda* L., *Blephilia* Raf.

¹ Не ясно, какие виды относил к этой группе А. Шееле, вероятно, это *nomen nudum*.

Швейцарский ботаник Джон Брике (Briquet, 1897) указал на гетерогенный состав трибы *Monardeae* Бентама и, в отличие от него, наоборот, сближает роды *Acinos*² и *Ziziphora*, помещая их в трибу *Saturejeae* Benth., подтрибу *Melissinae* Dumort., характеризуя последнюю наличием двух (иногда со второй парой стаминодиев) или четырех тычинок, восходящих под верхней губой венчика. Его система была принята, но с небольшими изменениями, многими авторами (Diels, 1936; Shishkin, Iuzepchuk, 1954; Melchior,³ 1964). В системе семейства Wunderlich (1967) положение родов *Ziziphora* и *Acinos* (здесь он рассматривается в составе рода *Satureja*) внутри трибы *Saturejeae* (подтриба *Melissinae*) осталось аналогичным системе Дж. Брике.

Таким образом, за последние 250 лет не происходило попыток сближения этих двух родов, как и не было всесторонних исследований родов из группы рода *Clinopodium* s. l.

Целью данной работы является анализ таксономически значимых признаков вышеназванных 5 родов и определение таксономического статуса рода *Acinos*.

Материал и методика

Изучение морфологических признаков производилось на гербарном материале LE, а также на живых растениях в условиях интродукционного питомника лекарственных растений Ботанического института им. В. Л. Комарова и во время экспедиций в Крым и на Кавказ в 2013—2015 гг. Листья из средней части стебля и развитые чашечки от периода цветения до начала плодоношения, полученные из гербарного материала, препарировались согласно методике, описанной М. Н. Прозиной (Prozina, 1960), Д. Л. Дилчером (Dilcher, 1974) и О. Ридингом (Ryding, 2007) с некоторыми нашими модификациями. Исследуемые органы выдерживались 24—36 ч в смеси этилового спирта (95 %), глицерина и воды (1 : 1 : 1), после чего окрашивались морилкой (ТУ 2390-021-87271621-2011) в течение 24 ч и готовились временные препараты. Препарированные образцы фотографировались и зарисовывались. Для сравнительного изучения признаков изучаемых родов нами были изучены следующие виды: ***Clinopodium***: *C. brevicalyx* (Epling) Harley et A. Granda, *C. hispanicum* Melnikov, *C. pulegium* (Rochel) Bräuchler, *C. vulgare* L.; ***Calamintha***: *C. betulifolia* Boiss. et Balansa, *C. grandiflora* (L.) Moench, *C. macra* Klok., *C. pamphylica* Boiss. et Heldr. ex Benth., *C. tauricola* (P. H. Davis) Govaerts; ***Acinos***: *A. alpinus*, *A. arvensis* (Lam.) Dandy; ***Ziziphora***: *Z. capitata*, *Z. clinopodioides*, *Z. taurica* M. Bieb.; ***Satureja***: *S. bzybica* Woronow, *S. hortensis* L. (список изученных образцов представлен в приложении).

Результаты и обсуждение

Для того чтобы определить таксономический статус вышеназванных родов, следует критически проанализировать морфологические признаки их представителей. Внутри каждого рода были изучены признаки типового вида и видов других секций. Полученные данные, дополненные данными других авторов, сведены в таблицу. Ниже приводится сравнительный анализ этих признаков.

² Род *Acinos* он принял в качестве секции рода *Satureja*.

³ У Мельхиора деление семейства было лишь незначительно изменено: подсем. *Stachyoideae* (= *Stachyoideae* Prantl), триба *Saturejeae* Benth., подтриба *Saturejiniae* Benth. nom. illeg. (*Melissinae* Dumort.).

Характерные морфологические признаки родов *Satureja*, *Clinopodium*, *Calamintha*, *Acinos* и *Ziziphora*
 Distinctive morphological features of the genera *Satureja*, *Clinopodium*, *Calamintha*, *Acinos* and *Ziziphora*

| Признак Distinctive feature | Роды Genera | | | | <i>Ziziphora</i> |
|---|---|--|---|---|---|
| | <i>Satureja</i> | <i>Clinopodium</i> | <i>Calamintha</i> | <i>Acinos</i> | |
| Особенности тычинок Peculiarities of stamens | Тычинок 4, все пыльники с 2 теками 4 stamens, all anthers with 2 thecae | Тычинок 4, все пыльники с 2 теками 4 stamens, all anthers with 2 thecae | Тычинок 4, все пыльники с 2 теками 4 stamens, all anthers with 2 thecae | Тычинок 4, все пыльники с 2 теками 4 stamens, all anthers with 2 thecae | Тычинок 2, редко 4. Пыльники с 2 или с 1 текой, вторая тека может быть редуцирована до придатка Stamens 2, rarely 4. Anthers with 2 or 1 thecae, the second theca sometimes reduced to an appendage |
| Чашечка Calyx | Трубчатая или колокольчатая, неясвенно двугубая, трубка прямая, у основания не вздутая, зев открытый, все зубцы более или менее прямые Tubular or campanulate, indistinctly bilabiate; tube straight, not inflated at the base; throat open; all the teeth more or less straight | Трубчатая, явственно двугубая, трубка прямая или изогнутая, у основания слегка вздутая или не вздутая, зев открытый, верхние зубцы вверх отогнутые Tubular, distinctly bilabiate; tube straight or curved, slightly inflated or not inflated at the base; throat open; upper teeth deflected upward | Трубчатая или трубчато-колокольчатая, явственно двугубая, трубка без сужений, у основания не вздутая, зев открытый, верхние зубцы более или менее прямые Tubular or tubular-campanulate, distinctly bilabiate; tube without constriction, not inflated at the base; throat open; upper teeth more or less straight | Трубчатая или трубчато-кувшинчатая, двугубая, трубка прямая или слегка изогнутая, у основания обычно вздутая, редко не вздутая, в зеве сомкнутая, верхние зубцы вверх отогнутые, раздвинутые Tubular or tubular-urceolate, bilabiate; tube straight or slightly curved, usually inflated at the base; rarely not inflated; throat closed; upper teeth deflected upward, remote | Узкотрубчатая, неясвенно двугубая, трубка прямая, в основании слегка вздутая, в зеве сомкнутая, обычно все зубцы сомкнутые Narrowly tubular, indistinctly bilabiate; tube straight, slightly inflated at the base; throat closed; all the teeth usually closed |

| | | | | |
|---|--|--|--|---|
| Особенности трихом чашечки Regularities of calyx trichomes | Нижняя клетка простого волоска цилиндрическая или конусовидная Basal cell of simple hair cylindrical or conical | Нижняя клетка простого волоска конусовидная или узко трапециевидно расширенная Basal cell of simple hair conical or narrowly trapezoidally dilated | Нижняя клетка простого волоска широко трапециевидно расширена Basal cell of simple hair widely trapezoidally dilated | Нижняя клетка простого волоска широко трапециевидно расширена Basal cell of simple hair widely trapezoidally dilated |
| Тип жилкования чашечки Type of calyx venation | Satureja-type with subtypes Climporodium-type | Climporodium-type Climporodium-type | Ziziphora-тип Ziziphora-type | Ziziphora-тип Ziziphora-type |
| Цветonoжки в сечении Pedicels in cross section | Округлые Rounded | Округлые Rounded | Уплощенные Complanate | Уплощенные Complanate |
| Прицветники Bracts | Узко- или широколанцетные, короче чашечки Narrowly or widely lanceolate, shorter than calyx | Шлифовидные с длинными ресничками (типичная секция) или узколанцетные, длиннее или короче чашечки Subulate with long cilia (type section), or narrowly lanceolate, longer or shorter than calyx | Узколанцетные, короче чашечки Narrowly lanceolate, shorter than calyx | Ланцетные или узколанцетные, короче чашечки Lanceolate or narrowly lanceolate, shorter than calyx |
| Жилкование листа Leaf venation | Камптодромное, полукраспедодромное Campitodromous, semicraspedodromous | Полукраспедодромное Semicraspedodromous | Полукраспедодромное, краспедодромное, промежуточное между краспедодромным и маргинатным Semicraspedodromous, craspedodromous, intermediate between craspedodromous and marginal | Краспедодромное и маргинатное Craspedodromous and marginal |

Жизненная форма однолетников или двулетников встречается только у родов *Satureja*,⁴ *Acinos* и *Ziziphora* и не встречается у *Clinopodium* и *Calamintha*.

Жилкование чашечки. Первым обратил внимание на таксономическое значение жилкования чашечек в сем. *Lamiaceae* Дж. Брике (Briquet, 1895), его наблюдение поддержали и развили позже А. Эль-Газар и Л. Уотсон (El-Gazzar, Watson, 1970) и О. Ридинг (Ryding, 2007). Для родов *Acinos* и *Ziziphora* является характерным признаком сужение трубки чашечки в зеве или узкая по всей длине чашечка, что отразилось и в типе жилкования — в суженной части (в зеве) несколько жилок, идущих от основания чашечки, истончаются и исчезают, способствуя более плотному схождению зубцов чашечки. Такой тип жилкования был назван нами *Ziziphora*-тип (см. рисунок, *b, d*, вкл.) (Melnikov, 2015), так как он характерен для рода *Ziziphora*, у представителей которого также имеются чашечки, суживающиеся к зеву, а кроме того, чашечки с целиком узкой трубкой, часть жилок в которых истончается и близ зева они совсем исчезают. Род *Satureja* имеет обычно почти правильную трубчатую или колокольчатую чашечку, чаще с 10, иногда с 13 (15) жилками (Gams, 1975). Для *Satureja*-типа жилкования характерно срастание боковых жилок соседних зубцов в одну общую жилку, в том числе между зубцами верхней и нижней губы. Наши наблюдения показывают, что в роде *Satureja* имеется несколько подтипов жилкования, не свойственных другим рассматриваемым здесь родам, и требующих специального изучения. Для родов *Clinopodium* и *Calamintha* характерен *Clinopodium*-тип жилкования (см. рисунок, *a, c*) (Melnikov, 2015), в котором на верхней губе чашечки находится 7 жилок, причем 3-я и 5-я жилки являются общими для центрального и боковых зубцов; на нижнюю губу, состоящую из двух зубцов, приходится 6 жилок, соседние жилки не срастаются между собой.

Особенности трихом чашечки. В опушении чашечек обсуждаемых здесь родов встречаются несколько типов трихом, но мы хотели бы заострить внимание на особенностях строения простых многоклеточных волосков, имеющих у всех родов и видов. Для родов *Satureja*, *Clinopodium* и *Calamintha* характерны цилиндрические, конусовидные, редко узко трапециевидные базальные клетки простых волосков. Для родов *Acinos* и *Ziziphora* базальные клетки простых многоклеточных волосков обычно расширенные — широко трапециевидные, уплощенные в сухом состоянии.

Цветоножки. Уплощенные цветоножки характерны только для двух родов: *Acinos* и *Ziziphora*, остальным родам присущи округлые в сечении цветоножки.

Прицветники, как видно из таблицы, имеют сходное строение во многих родах. Особенности их строения имеют значение только на уровне секций, например, для типовой секции рода *Clinopodium* характерны длинные шиловидные реснитчатые прицветники, у других секций этого рода прицветники обычно ланцетные, не реснитчатые.

Жилкование листа. Для рода *Acinos* характерно полукраспедодромное, краспедодромное жилкование и промежуточный тип жилкования между краспедодромным к маргинатным (жилка на большом протяжении пролегает по краю листа и заканчивается в зубце). Очень близкий тип жилкования характерен и для рода *Ziziphora*: краспедодромный и маргинатный. Для родов *Clinopodium* и *Calamintha* характерно только полукраспедодромное жилкование, а в роде *Satureja* кроме этого типа жилкования встречается еще и камптодромное.

⁴ В этой главе мы будем рассматривать эти пять родов в узком смысле.

Как видно из краткого обзора таксономически важных морфологических признаков 5 родов, род *Acinos* имеет гораздо большее родство с родом *Ziziphora*, чем с родами *Satureja*, *Calamintha* и *Clinopodium*, с которыми его сближали предыдущие авторы. Нужно сказать, что еще в 1988 г. ботаники Х. Лопес Гонсалес и Э. Байер (López González, Bayer, 1988) указали на ряд признаков, сближающих род *Acinos* с родом *Ziziphora*, таких как: строение андроеца, форма чашечки, строение пыльцевых зерен, числа хромосом, ультраструктура поверхности трихом. Ниже мы подробнее остановимся на наиболее значимых из них.

Андроец. Одним из существенных признаков, по которому часто разделяют роды *Acinos* и *Ziziphora* — наличие 4 фертильных тычинок у первого рода и 2 — у второго. Ближайшее рассмотрение строения андроеца показывает его сильную изменчивость внутри рода *Ziziphora*. Так, на основании строения тычинки, а именно по признаку наличия двух тек у пыльника или же редукции нижней теки до роговидного придатка, или даже полной ее редукции, Дж. Бентам делил род на секции, а Р. Э. Траутфеттер даже выделил род *Faldermannia*. Как выяснилось (López González, Bayer, 1988), в роде *Ziziphora* существуют и другие варианты развития тычинок. Так, на примере *Z. taurica* M. Bieb. было показано наличие 4 фертильных тычинок во многих популяциях, как это характерно для рода *Acinos*. А для близкого к нему вида — *Z. tenuior* было показано заложение в эмбриональном развитии 4 тычинок (Naghiloo et al., 2014), причем уже на ранних стадиях адаксиальная пара превышает абаксиальную в размерах. Впоследствии из 4 первоначально заложенных тычинок развиваются только две, причем каждая с одной развитой и одной abortивной (сохраняющейся в виде роговидного придатка) текой. У *Z. aragonensis*⁵ Рау можно видеть весь диапазон изменений: от пыльников с рудиментарной текой в виде рожка до пыльников с двумя неравными фертильными теками (López González, Bayer, 1988). Таким образом, в роде *Ziziphora* редукция андроеца не постоянное явление, а, скорее, эволюционная тенденция к редукции, присущая некоторым родам *Lamiaceae*, которая особенно ярко проявилась в американской ветви подтрибы *Menthinae* Endl. в таких родах, как *Monarda*, *Glechon* Spreng., *Cunila* Mill., *Rhabdocaulon* (Benth.) Epling и др. Среди родов Старого Света из подтрибы *Menthinae* только у *Ziziphora* имеется тенденция к редукции тычиночного аппарата, связанная, по всей видимости, со специализацией в опылении (Drew, Sytsma, 2012).

Форма чашечки. Как отмечают G. López González и E. Bayer (1988), чашечка у *Ziziphora* не прямая, как это часто пишут в описаниях, а имеет небольшую кривизну, причем в большей степени в основании. И именно здесь, в основании чашечки, у рода *Acinos* образуется характерное зобовидное выпячивание. Для вида *Z. aragonensis* это вздутие чашечки также очень характерно, поэтому не случайно у него есть синоним *Z. acinoides* Willk. et Lange, non L., кроме того, у него верхние зубцы чашечки также расширены в основании, как это обычно бывает у представителей рода *Acinos*.

Число хромосом. Род *Acinos* имеет одно основное хромосомное число $x = 9$ ($2n = 18$), такое же основное число ($x = 9$) имеется в роде *Ziziphora* наряду с двумя другими ($x = 6$ и 8 ; $2n = 12, 16, 18, 24, 32, 36$) (López González, Bayer, 1988; Kamari et al., 1994; Astanova, 2007, 2009; Selvi et al., 2015), причем основное число хромосом $x = 9$ не встречается в других трех родах (*Satureja*: $x = 6, 11, 12, 13$,

⁵ Вид распространен и описан из Испании. При первоописании не были даны признаки чашечки и венчика, но, судя по работе R. Morales и G. López González (2010) и приведенному в ней рисунку, этот вид несомненно близок роду *Acinos*.

14, 15; $2n = 12, 24, 26, 28, 30, 44, 45, 46-48, 48, 60$; *Clinopodium*: $x = 8, 10, 11, 12, 23$; $2n = 16, 20, 22, 46, 48$; *Calamintha*: $x = 10, 11, 12, 23$; $2n = 20, 22, 24, 46, 48$). Таким образом, в роде *Ziziphora* хромосомные перестройки происходили заметно чаще, что косвенно указывает на активно идущие эволюционные процессы с одной стороны, а с другой — подчеркивает близость к роду *Acinos*, особенно видов с основным числом хромосом $x = 9$ (например, *Z. aragonensis*, *Z. clinopodioides*, *Z. tenuior*, *Z. taurica*). Рода *Clinopodium* и *Calamintha* имеют одинаковые основные числа хромосом ($x = 8, 10, 11, 12, 23$) (Chromosome..., 1969; Kamari et al., 1994; Martin et al., 2011) и, несомненно, связаны между собой по происхождению. Род *Satureja* имеет большой диплоидный ряд, включающий эуплоидный и анеуплоидный ряды; основное число хромосом, по-видимому, нужно считать $x = 6$ с производными от него $x = 11, 12, 13, 14, 15$.

Данные филогенетических исследований

С внедрением в систематику растений методов молекулярной филогении положение отдельных родов в системе семейства было коренным образом пересмотрено. Что касается рассматриваемых здесь родов *Acinos* и *Ziziphora*, то неоднократно было показано их близкое родство и даже тождественность. Так, в статье Кристиана Бройхлера с соавт. (Brauchler et al., 2010) в результате анализа 278 видов из 38 родов подтрибы *Menthinae* и 11 родов внешней группы по последовательностям ДНК из трех регионов — хлоропластных trnK intron и trnL-F, и ядерном ITS — хорошо выделилась группа, объединяющая виды родов *Acinos* и *Ziziphora*. Также в работе Б. Дрю и К. Ситсмы (Drew, Sytsma, 2012) на филограммах, построенных на основании анализа регионов хлоропластной (спейсеры *ycf1*, *ycf1-rps15*; trnL-F и *rpl32-trnL* [UAG]) и ядерной (спейсеры ITS и ETS) ДНК, клада с видами *Acinos* и *Ziziphora* четко обособилась с высокой поддержкой от клад с родственными ей родами: *Clinopodium*, *Mentha* L., *Bystropogon* L'Hér., *Cyclotrichium* (Boiss.) Manden. et Scheng. Схожие результаты были получены в работах других исследователей (Trusty et al., 2004; Theodoridis et al., 2012).

Таксономические выводы

Тема двойственности положения в рассмотрении этих двух очень близких родов: считать их в качестве одного самостоятельного рода (с приоритетным названием *Ziziphora*) или же в составе рода *Clinopodium*, была затронута в работе К. Бройхлера с соавт. (Brauchler et al., 2010), но не получила дальнейшего обсуждения и исследования.

Так как по многим морфологическим признакам, а также по данным молекулярно-генетических исследований отчетливо видно, что роды *Acinos* и *Ziziphora* по сути являются одним цельным таксоном и, по нашему мнению, родового ранга. Не вызывает сомнений то, что представителей обоих родов целесообразно рассматривать в составе одного рода. В связи с этим предлагаются номенклатурные комбинации по переносу видов рода *Acinos* в род *Ziziphora* в составе отдельного подрода *Acinos*.

Род **Ziziphora** L. 1753, Sp. Pl. 1: 21.

Тип: *Z. capitata* L.

- Subgenus **Acinos** (Mill.) Melnikov **comb. et stat. nov.** — *Acinos* Mill., 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 4. [35].
 Тип: *Z. acinos* (L.) Melnikov (*Thymus acinos* L.).
- Секция Acinos** (Mill.) Melnikov **comb. nov.** — genus *Acinos* Mill., 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 4. [35].
 Тип: *Z. acinos* (L.) Melnikov (*Thymus acinos* L.).
- Ziziphora acinos** (L.) Melnikov **comb. nov.** — *Thymus acinos* L., 1753, Sp. Pl.: 591.
- Ziziphora acuminata** (Friv.) Melnikov **comb. nov.** — *Acinos acuminatus* Friv., 1835, Flora 18: 332.
- Ziziphora alpina** (L.) Melnikov **comb. nov.** — *Thymus alpinus* L., 1753, Sp. Pl.: 591.
- Ziziphora baumgartenii** (Simonk.) Melnikov **comb. nov.** — *Melissa baumgartenii* Simonk., 1886, Termesz. Fuzet. 10: 182.
- Ziziphora eglandulosa** (Klokov) Melnikov **comb. nov.** — *Acinos eglandulosus* Klokov, 1960, Fl. URSS, 9: 661.
- Ziziphora fominii** (Des.-Shost.) Melnikov **comb. nov.** — *Acinos fominii* Des.-Shost., 1938, Sympos. Mem. Fomin (Acad. Sc. Ukraine): 39.
- Ziziphora granatensis** (Boiss. et Reut.) Melnikov **comb. nov.** — *Calamintha granatensis* Boiss. et Reut., 1852, Pugill. Pl. Afr. Bor. Hispan.: 94.
- Ziziphora graveolens** (M. Bieb.) Melnikov **comb. nov.** — *Thymus graveolens* M. Bieb., 1808, Fl. Taur.-Caucas. 2: 60.
- Ziziphora hungarica** (Simonk.) Melnikov **comb. nov.** — *Calamintha hungarica* Simonk., 1886, Term. Füz. 10: 182.
- Ziziphora infecta** (Simonk.) Melnikov **comb. nov.** — *Acinos infectus* Klokov, 1960, Fl. URSS, 9: 663.
- Ziziphora majoranifolia** (Mill.) Melnikov **comb. nov.** — *Melissa majoranifolia* Mill., 1768, Gard. Dict. ed. 8: n.° 7.
- Ziziphora maritima** (Benth.) Melnikov **comb. nov.** — *Calamintha maritima* Benth. in A. P. de Candolle, 1848, Prodr. 12: 231.
- Ziziphora × mixta** (Ausserd. ex Heinr. Braun et Sennholz) Melnikov **comb. nov.** — *Calamintha × mixta* Ausserd. ex Heinr. Braun et Sennholz, 1890, Oesterr. Bot. Z. 40: 158.
- Ziziphora nana** (P. H. Davis et Doroszenko in P. H. Davis) Melnikov **comb. nov.** — *Acinos nanus* P. H. Davis et Doroszenko in P. H. Davis, 1988, Fl. Turkey 10: 236.
- Ziziphora orontia** (K. Malý) Melnikov **comb. nov.** — *Satureja orontia* K. Malý, 1920, Glasn. Zemaljsk. Muz. Bosni Hercegovini 32: 148.
- Ziziphora rotundifolia** (Pers.) Melnikov **comb. nov.** — *Acinos rotundifolius* Pers., 1806, Syn. Pl. 2: 131.
- Ziziphora schizodonta** (Klokov) Melnikov **comb. nov.** — *Acinos schizodontus* Klokov, 1960, Fl. URSS, 9: 663.
- Ziziphora suaveolens** (Sm.) Melnikov **comb. nov.** — *Thymus suaveolens* Sm. in J. Sibthorp et J. E. Smith, 1809, Fl. Graec. Prodr. 1: 420.
- Ziziphora subcrispa** (Klokov) Melnikov **comb. nov.** — *Acinos subcrispus* Klokov 1960, Fl. URSS, 9: 662.
- Ziziphora troodi** (Post) Melnikov **comb. nov.** — *Calamintha troodi* Post, 1900, Mem. Herb. Boissier 18: 97.
- Ziziphora villosa** (Pers.) Melnikov **comb. nov.** — *Acinos villosus* Pers., 1806, Syn. Pl. 2: 131.

Приложение

Изученные образцы в LE: *Clinopodium brevicalyx* (Epling) Harley et A. Granda: Turkey, prov. Adana distr. Karaisah (Cilicia) Külük Boğaz. № 16469. 31.08.1949. P. H. Davis; *C. hispanicum* Melnikov: Ad muros theatric antique Saguntini prope Murviedro copiose. VIII 1850. № 486. Willkomm; *C. pulegium* (Rochel) Bräuchler: Hungaria austro-orientalis. Comitatus Krassó-Szörény. In saxosis calcareis ad thermas Herculis (locus classicus). № 2953. A. Thaisz.; *C. vulgare*: Удмуртская Республика, Воткинский р-н, окр. пос. Новый. Сосняк, просека, опушечно-луговое сообщество. 11. 07. 2014. О. А. Капитонова; *Calamintha betulifolia* Boiss. et Balansa: Cilicia. Gyrel-Dere. Felsspaltum. 1896. № 64. W. Siehe; *C. grandiflora* (L.) Moench Абхазия, окрестности гагры, озеро Рица. 03. 11. 1954. № 17. А. Поляркова; *C. macra* Клок. Крым, степные склоны и кустарники выше с. Никита. 26. 07. 1968. А. Мишенкова. Ю. Меницкий; *C. pamphylica* Boiss. et Heldr. ex Benth.: In rapibus umbrosis montium prope Alaya. IV. 1845. Heldreich; *C. tauricola* (P. H. Davis) Govaerts: Plantae Syriae borealis. Mots Am...[неразборчиво] Dzebel. VII. 1909. № 3170. Manooğ Haradjian; *Acinos arvensis*: Республика Татарстан, Нижнекамский р-н, окр. с. Борок, остепненные склоны по правому коренному берегу р. Зай, примерно 1 км выше моста. 27. 06. 2011. Д. Г. Мельников; *A. alpinus*: Закарпатская обл. УССР, Раховский округ, гора Близниа, обнажение сланцев, альп. пояс. 28. 06. 1950. К. Н. Игошина; *Ziziphora capitata*: Тавр.[ическая] губ., Феод. уезд. Коктебель. Пруд, степные склоны, по дороге к нему. 3—. 06. 1912. Tranzschel W.; *Z. clinopodioides*: Барнаульск.[ий] у[езд]. Бельгагачская степь между Березовским Зимовьем и Камышенкой, степн. луг. 14. 07. 1013. П. Крылов; *Z. maritima* (Benth.) Melnikov: Iter Syriam. In m. Troivos. 26. 06. 1880. № 736. Sintenis et Rigo; *Z. taurica*: Крым, гора Агармыш, склоны. 16. 08. 1976. И. А. Грудзинская; *Satureja bzybica* Воронцов: Абхазская АССР. Правый берег р. Бзызь вдоль шоссе на оз. Рица. Известняковые скалы по склону к шоссе. 23. 09. 1963. № 61. Н. Цвелёв; *S. hortensis* L.: Каз.[анская] губ., землед. училище, разводится; одичалою 25. 06. 1897. И. И. Белоцкий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Astanova] Астанова С. Б. Числа хромосом цветковых растений флоры ущелья реки Кондара. Докл. АН Республики Таджикистан. 2007. Т. 50. Вып. 1. С. 57—62.
- [Astanova] Астанова С. Б. Числа хромосом цветковых растений флоры Таджикистана. Изв. АН Республики Таджикистан. Отд. биол. и мед. наук. 2009. Т. 166. № 1. С. 7—17.
- Bauhin C. *Pinax Theatri botanici Caspari Bauhini : Sive Index in Theophrasti, Dioscoridis, Plinii et botanicorum qui à seculo scripserunt opera: plantarum circiter sex millium ab ipsis exhibiturum nomina cum earundem synonymiis & differentiis methodicè secundum earum & genera & species proponens. Opus XL. annorum hactenus non editum summo perè expetitur & ad auctores intelligendos plurimum faciens.* 1623.
- Bentham G. *Labiatarum genera et species: or a description of the genera and species of plants of the order Labiatae.* 1834, London, P. 320—323.
- Bentham G. *Labiatae. De Candolle, A. P. de (ed.), Prodromus systematis universalis regni vegetabilis.* T. 12, 1848, Paris. P. 212—226.
- Bentham G. *Labiatae. G. Bentham and J. D. Hooker (editors). Genera Plantarum. Vol. 2,* 1876, London. P. 1160—1223.
- Boissier P. E. *Flora Orientalis sive Enumeratio plantarum in Oriente, a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum. Vol. 4,* 1879, Geneva; Basileae. 1276 p.
- [Borisova] Борисова А. Г. Род Чабер — *Satureja* L., Род Микромерия — *Micromeria* Benth., род Душевик — *Calamintha* Lam., род Пахучка — *Clinopodium* L., род Душевска — *Acinos* Moench. Флора СССР. Т. XXI. 1954. М., Л., с. 413—447.

- Brauchler Ch., Meimberg H., Heubl G. Molecular phylogeny of *Menthinae* (*Lamiaceae*, *Nepetoideae*, *Mentheae*) — taxonomy, biogeography and conflicts. *Molec. Phylog. Evol.* 2010. Vol. 55. P. 501—523. DOI: 10.1016/j.ympev.2010.01.016
- Briquet J. *Les labiées des Alpes Maritimes. Part. 3*, 1895, Geneve et Bale. P. 411—457.
- Briquet J. Labiatae. *A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd IV, Abteil. 3a*, 1897, Leipzig. P. 183—380.
- Britton N. L., Brown A. *An illustrated flora of the northern United States, Canada and the British possessions...* Vol. 3, 1898, New York. P. 107—110.
- Cantino P. D. Toward a phylogenetic classification of the Labiatae. *R. M. Harley, T. Reynolds (eds). Advances in Labiatae Science.* 1992, Richmond. P. 27—37.
- Caruel T. *Lamiaceae. Parlatore F. Flora italiana. Corolliflore. Firenze: Tipografia dei successori le Monnier.* Vol. 6, 1884, P. 42—329.
- [Chromosome...] Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. 1969. Л. 927 с.
- Diels L. Labiatae. *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien...*, 11e druk. 1936. Berlin. 419 p.
- Dilcher D. L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Botanical Review, Interpreting Botanical Progress.* 1974. Vol. 40. no. 1. P. 1—157.
- Don G. *A general history of the dichlamydeous plants: comprissing complete descriptions of the different orders...* Vol. 4, 1838, London. 908 p.
- Drew B. T., Sytsma K. J. Phylogenetics, biogeography, and staminal evolution in the tribe Mentheae (Lamiaceae). *American Journal of Botany.* 2012. Vol. 99. no. 5. P. 933—953.
- [Efimova] Ефимова В. А. Система семейства Губоцветные, построенная на основе анализа морфологического строя. *Вопр. сист. покрытосем. раст.* 1976, Орджоникидзе, с. 20—32.
- El-Gazzar A., Watson L. A taxonomic study of Labiatae and related genera. *New Phytol.* 1970. Vol. 69. P. 451—486.
- [Fedchenko, Flerov] Федченко Б. А., Флеров А. Ф. Флора Европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений европейской России и Крыма. 1910. СПб. 1204 с.
- Fritsch K. *Excursionsflora für Oesterreich (mit Ausschluss von Galizien, Bukowina und Dalmatien).* 1897, Wien. 664 p.
- Gams H. Fam. Labiatae. Lippenblütler. *Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd 5. Teil 4. Dicotyledones. 3 Teil. Labiatae — Solanaceae.* 1975. Berlin, Hamburg. S. 2255—2548.
- Govaerts, R., Paton, A., Harvey, Y. et Navarro, T. *World Checklist of Lamiaceae*, 2008, Kew. <http://www.kew.org/wcsp/> Дата просмотра: 12. 10. 2015.
- Grenier M., Godron M. *Flore de France, ou Description des plantes qui croissent naturellement en France et en Corse. T. 2*, 1850, Paris, 760 p.
- International code of nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011 / J. McNeill, F. R. Barrie, W. R. Buck et al. Koeltz Scientific Books, Königstein, XXX + 208 pp. [Regnum Vegetabile 154].
- Kamari G., Felber F., Garbari F. Mediterranean chromosome number reports — 4. *Flora Mediterranea.* Vol. 4, 1994. P. 233—301.
- Koch W. D. J. *Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora. T. 3, 3 ed.*, 1907, Leipzig. P. 2121—2124.
- Kuntze O. *Revisio generum plantarum vascularium omnium atque cellularium multarum secundum leges nomenclaturae internationales cum enumeratione plantarum exoticarum in itinere mundi collectarum...* 1891, Leipzig, Pars. P. 513—516.
- Lamarck J.-B. *Flore française, ou, Description succincte de toutes les plantes qui croissent naturellement en France: disposée selon une nouvelle méthode d'analyse, & à laquelle on a joint la citation de leurs vertus les moins équivoques en médecine, & de leur utilité dans les arts. Tome II*, 1779, Paris. 684 p.
- Lamarck J.-B. *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. Botanique. T. 1*, 1791, Paris. P. 63.
- Linnaeus C. *Genera plantarum... Editio quarta*, 1752, Halae Magdeburgicae. 495 p.
- Linnaeus C. *Species plantarum: exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas...* 1753, Holmiae [Stockholm]. P. 1—1200.
- López González G., Bayer E. El género Ziziphora L. (Labiatae) en el Mediterráneo occidental y sus relaciones con Acinos Miller. Parentesco o convergencia? *Lagascalia.* 1988. Vol. 15 (Extra). P. 49—64.
- Martin E., Cetin O., Dirmenci T., Ay H. Karyological studies of Clinopodium L. (Sect. Pseudomelissa) and Micromeria Benth. s. str. (Lamiaceae) from Turkey. *Caryologia.* 2011. Vol. 64. no. 4. P. 398—404.
- Melchior H. Labiatae. *A. Engler's Syllabus der natürlichen Pflanzenfamilien: mit besonderer Berücksichtigung der Nutzpflanzen nebst einer Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde, 12th ed. Bd II*, 1964, Berlin. P. 438—444.

- [Melnikov] Мельников Д. Г. Особенности строения чашечки в подтрибе Menthinae (Lamiaceae). *Тез. докл. III (XI) Междунар. ботанич. конф. молодых ученых в Санкт-Петербурге 4 — 9 октября 2015 года*. 2015, СПб. С. 7—8.
- [Menitskii] Меницкий Ю. Л. Род *Clinopodium* L., Пахучка. *Флора Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна*. Т. 8, 1987, Ереван. С. 140—142.
- Moench C. *Methodus plantarum horti botanici et agri Marburgensis, a staminum situ describendi*. 1794, Marburgi. 780 p.
- Morales R., Lopez Gonzalez G. Ziziphora L. *Flora Iberica: Plantas vasculares de la Peninsula Ibérica / editores R. Morales et al. Madrid: Real Jardín Botánico, Vol. XII*, 2010. P. 442—445.
- Miller Ph. *The Gardener's Dictionary containing the Methods of Cultivating and Improving the Kitchen Fruit and Flower Garden. 4-th ed.* 1754, London. [no pages].
- Naghiloo S., Khodaverdi M., Esmailou Z., Dadpour M. R., Rudall P. J. Comparative floral development in the tribe Mentheae (Nepetoideae: Lamiaceae) and its bearing on the evolution of floral patterns in asterids. *J. Syst. Evol.* 2014. Vol. 52. no. 2. P. 195—214. DOI: 10.1111/jse.12072
- Nyman C. F. *Conspectus Florae Europaeae. Part. III*, 1881, Örebro Sueciae. P. 587—589.
- [Prozina] Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. 1960. М. 206 с.
- Rothmaler W. *Excursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD. Bd. 4 (Kritischer Band). 6-te Auflage*, 1986, Berlin. 811 s.
- Rudolph I. H. Commentatio botanica in genus Ziziphora dictum. *Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg*. 1809. T. 1. P. 423—437.
- Rudolph I. H. Commentatio botanica in genus Ziziphora dictum. Sectio III. *Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg*. 1810. T. 2. P. 307—317.
- Ryding O. Amount of calyx fibres in Lamiaceae, relation to calyx structure, phylogeny and ecology. *Pl. Syst. Evol.* 2007, Vol. 268. P. 45—58.
- Scheele G. H. A. Beiträge zur deutschen und schweizerischen Flora. *Flora*. 1843. T. 26. S. 557—586.
- Selvi S., Satil F., Martin E., Celenk S., Dirmenci T. Some evidence for infrageneric classification in Ziziphora L. (*Lamiaceae: Mentheae*). *Pl. Biosystems*. 2015. Vol. 149. no. 2. P. 415—423. DOI: 10.1080/11263504.2013.853701
- [Shishkin, Iuzerpchuk] Шишкин Б. К., Юзепчук С. В. Сем. Губоцветные — Labiatae Juss. *Флора СССР, Т. XX, XXI*, 1954, М., Л. С. 1—502, 1—641.
- Theodoridis S., Stefanaki A., Tezcan M., Aki C., Kokkini S., Vlachonassios K. E. DNA barcoding in native plants of the Labiatae (Lamiaceae) family from Chios Island (Greece) and the adjacent Çeşme-Karaburun Peninsula (Turkey). *Molecular Ecology Resources*. 2012. Vol. 12. P. 620—633. DOI: 10.1111/j.1755—0998.2012.03129.x
- Thiebaut J. *Flore Libano-Syrienne*. Part. 3, 1953. Paris. 360 p.
- Trautvetter E. R. Eine neue einheimische Pflanzengattung... *Bull. Sci. Acad. Imp. Sci. Saint Pétersbourg*. 1840. T. 6. P. 184—186.
- Trusty J. L., Olmstead R. G., Bogler D. J., Santos-Guerra A., Francisco-Ortega J. Using Molecular Data to Test a Biogeographic Connection of the Macaronesian Genus *Bystropogon* (Lamiaceae) to the New World: A Case of Conflicting Phylogenies. *Syst. Bot.* 2004. Vol. 29. no. 3. P. 702—715.
- Willkom M., Lange J. *Prodromus florum Hispanicae: seu Synopsis methodica omnium plantarum in Hispania, sponte nascentium vel frequentius cultarum quae innotuerunt*. Vol. 2. 1870. Stuttgartiae. 680 p.
- Wunderlich R. Ein Vorschlag zur natürlichen Gliederung der Labiaten. *Oesterr. Bot. Z.* 1967. T. 114. S. 383—483.

REFERENCES

- Astanova S. B. The numbers of chromosomes of flowering plants of the flora river gorges Condara. *Dokl. AN Respubliki Tadjikistan*. 2007, т. 50, no. 1, s. 57—62. (In Russ.).
- Astanova S. B. The numbers of chromosomes of flowering plants of the flora of Tajikistan. *Izv. AN Respubliki Tadjikistan. Otd. biol. i med. nauk*. 2009, т. 166, no. 1, с. 7—17. (In Russ.).
- Bauhin C. Pinax Theatri botanici Caspari Bauhini : ... sive Index in Theophrasti, Dioscoridis, Plinii et botanicorum qui a seculo scripserunt opera: plantarum circiter sex millium ab ipsis exhibitarum nomina cum earundem synonymiis & differentiis methodicè secundum earum & genera & species proponens. Opus XL. annorum hactenus non editum summoperè expetitum & ad auctores intelligendos plurimùm faciens ... 1623.
- Bentham G. Labiatarum genera et species: or a description of the genera and species of plants of the order Labiatae. 1834, London, P. 320—323.
- Bentham G. Labiatae. *De Candolle, A. P. de (ed.), Prodromus systematis universalis regni vegetabilis*. T. 12, 1848, Paris. P. 212—226.

- Bentham G. Labiatae. *G. Bentham and J. D. Hooker (editors). Genera Plantarum. Vol. 2*, 1876, London. P. 1160—1223.
- Boissier P. E. *Flora Orientalis sive Enumeratio plantarum in Oriente, a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum. Vol. 4*, 1879, Geneva; Basileae. 1276 p.
- Borisova A. G. Genus *Satereja* L., Genus *Micromeria* Benth., Genus *Calamintha* Lam., Genus *Clinopodium* L., Genus *Acinos* Moench. *Флора СССР. Т. XXI*. 1954. М., Л., с. 413—447.
- Brauchler Ch., Meimberg H., Heubl G. Molecular phylogeny of Menthinae (Lamiaceae, Nepetoideae, Mentheae) — taxonomy, biogeography and conflicts. *Molec. Phylog. Evol.* 2010. Vol. 55. P. 501—523. DOI: 10.1016/j.ympev.2010.01.016
- Briquet J. Les labiées des Alpes Maritimes. Part. 3, 1895, Geneve et Bale. P. 411—457.
- Briquet J. Labiatae. *A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd IV, Abteil. 3a*, 1897, Leipzig. P. 183—380.
- Britton N. L., Brown A. An illustrated flora of the northern United States, Canada and the British possessions... Vol. 3, 1898, New York. P. 107—110.
- Caruel T. *Lamiaceae. Parlatore F. Flora italiana. Corolliflore. Firenze: Tipografia dei successori le Monnier. Vol. 6*, 1884, p. 42—329.
- Chromosome numbers of flowering plants, ed. A. Fedorov. 1969, Leningrad. 927 c. (In Russ.).
- Diels L. Labiatae. *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien... 11e druk*. 1936. Berlin. 419 p.
- Dilcher D. L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Botanical Review, Interpreting Botanical Progress*, 1974, vol. 40, no. 1, p. 1—157.
- Don G. A general history of the dichlamydeous plants: comprising complete descriptions of the different orders.... Vol. 4, 1838, London. 908 p.
- Drew B. T., Sytsma K. J. Phylogenetics, biogeography, and staminal evolution in the tribe Mentheae (Lamiaceae). *American Journal of Botany*, 2012. vol. 99, no. 5, p. 933—953.
- El-Gazzar A., Watson L. A taxonomic study of Labiatae and related genera. *New Phytol*, 1970, vol. 69, p. 451—486.
- Fedchenko B. A., Flerov A. F. The flora of European Russia. Illustrated Manual of the wild plants in European Russia and the Crimea. 1910, SPb. 1204 s. (In Russ.).
- Fritsch K. *Excursionsflora für Oesterreich (mit Ausschluss von Galizien, Bukowina und Dalmatien)*. 1897, Wien. 664 p.
- Gams H. Fam. Labiatae. Lippenblütler. *Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 5. Teil 4. Dicotyledones. 3 Teil. Labiatae — Solanaceae*. 1975, Berlin, Hamburg, S. 2255—2548.
- Govaerts, R., Paton, A., Harvey, Y. et Navarro, T. *World Checklist of Lamiaceae*, 2008, Kew. <http://www.kew.org/wcps/> (Access date: 12. 10. 2015).
- Grenier M., Godron M. Flore de France, ou Description des plantes qui croissent naturellement en France et en Corse. T. 2, 1850, Paris. 760 p.
- International code of nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011 / J. McNeill, F. R. Barrie, W. R. Buck et al. Koeltz Scientific Books, Königstein, XXX + 208 pp. [Regnum Vegetabile 154].
- Kamari G., Felber F., Garbari F. Mediterranean chromosome number reports — 4. *Flora Mediterranea*. Vol. 4, 1994. P. 233—301.
- Koch W. D. J. Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora. T. 3, 3 ed., 1907, Leipzig. P. 2121—2124.
- Kuntze O. Revisio generum plantarum vascularium omnium atque cellularium multarum secundum leges nomenclaturae internationales cum enumeratione plantarum exoticarum in itinere mundi collectarum ... 1891, Leipzig, Pars. P. 513—516.
- Lamarck J.-B. Flore française, ou, Description succincte de toutes les plantes qui croissent naturellement en France: disposée selon une nouvelle méthode d'analyse, & à laquelle on a joint la citation de leurs vertus les moins équivoques en médecine, & de leur utilité dans les arts. Tome II, 1779, Paris. 684 p.
- Lamarck J.-B. Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. Botanique. T. 1, 1791, Paris. P. 63.
- Linnaeus C. *Genera plantarum...* Editio quarta, 1752, Halae Magdeburgicae. 495 p.
- Linnaeus C. *Species plantarum: exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas...* 1753, Holmiae [Stockholm]. P. 1—1200.
- López González G., Bayer E. El género *Ziziphora* L. (Labiatae) en el Mediterráneo occidental y sus relaciones con *Acinos* Miller. Parentesco o convergencia? *Lagascalia*. 1988. Vol. 15 (Extra). P. 49—64.
- Martin E., Cetin O., Dirmenci T., Ay H. Karyological studies of *Clinopodium* L. (Sect. *Pseudomelissa*) and *Micromeria* Benth. s. str. (Lamiaceae) from Turkey. *Caryologia*. 2011, vol. 64, no. 4, p. 398—404.

Melchior H. Labiatae. *A. Engler's Syllabus der natürlichen Pflanzenfamilien: mit besonderer Berücksichtigung der Nutzpflanzen nebst einer Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde, 12th ed. Bd II*, 1964, Berlin. P. 438—444.

Melnikov D. G. The structure of the calyx in subtribe Menthinae (Lamiaceae). *Proceedings of III (XI) International Botanical Conference of Young Scientists in Saint Petersburg 4—9 October 2015*. 2015. Saint Petersburg. P. 7—8.

Menitskii Iu. L. Genus *Clinopodium* L. *Flora of Armenia / Ed. A. L. Takhtadzhyan, T. 8*, 1987, Erevan. P. 140—142.

Moench C. *Methodus plantas horti botanici et agri Marburgensis, a staminum situ describendi*. 1794, Marburgi. 780 p.

Morales R., Lopez Gonzalez G. *Ziziphora* L. *Flora Iberica: Plantas vasculares de la Peninsula Ibérica / Ed. by R. Morales et al. Madrid: Real Jardín Botánico, Vol. XII*, 2010. P. 442—445.

Muller Ph. *The Gardener's Dictionary containing the Methods of Cultivating and Improving the Kitchen Fruit and Flower Garden*. 4th ed. 1754, London. [no pages].

Naghiloo S., Khodaverdi M., Esmailou Z., Dadpour M. R., Rudall P. J. Comparative floral development in the tribe Mentheae (Nepetoideae: Lamiaceae) and its bearing on the evolution of floral patterns in asterids. *J. Syst. Evol.* 2014, vol. 52, no. 2, p. 195—214. DOI: 10.1111/jse.12072

Nyman C. F. *Conspectus Florae Europaeae. Part. III*, 1881, Örebro Sueciae. P. 587—589.

Prozina M. N. *Botanical Mikrotechnique*. 1960. Moscow. 206 p.

Rothmaler W. *Excursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD. Bd. 4 (Kritischer Band)*. 6-te Auflage, 1986, Berlin. 811 s.

Rudolph I. H. *Commentatio botanica in genus Ziziphora dictum. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg*. 1809. T. 1. P. 423—437.

Rudolph I. H. *Commentatio botanica in genus Ziziphora dictum. Sectio III. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg*. 1810. T. 2. P. 307—317.

Ryding O. Amount of calyx fibres in Lamiaceae, relation to calyx structure, phylogeny and ecology. *Pl. Syst. Evol.* 2007, vol. 268, p. 45—58.

Scheele G. H. A. *Beiträge zur deutschen und schweizerischen Flora. Flora*. 1843. T. 26. S. 557—586.

Selvi S., Satil F., Martin E., Celenk S., Dirmenci T. Some evidence for infrageneric classification in *Ziziphora* L. (Lamiaceae: Mentheae). *Pl. Biosystems*. 2015, vol. 149, no. 2, p. 415—423. DOI: 10.1080/11263504.2013.853701

Shishkin B. K., Iuzepchuk S. V. Labiatae Juss. *Flora URSS, T. XX, XXI*, 1954, Moscow, Leningrad. Pp. 1—502, 1—641.

Theodoridis S., Stefanaki A., Tezcan M., Aki C., Kokkini S., Vlachonassios K. E. DNA barcoding in native plants of the Labiatae (*Lamiaceae*) family from Chios Island (Greece) and the adjacent Çeşme-Karaburun Peninsula (Turkey). *Molecular Ecology Resources*. 2012. Vol. 12. P. 620—633. DOI: 10.1111/j.1755—0998.2012.03129. x

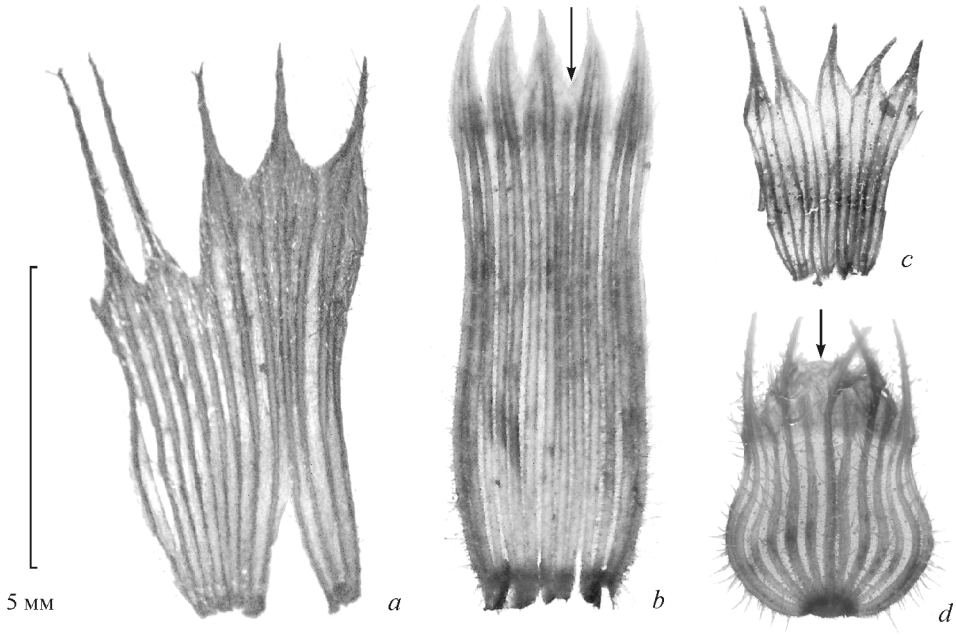
Thiebaut J. *Flore Libano-Syrienne. Part 3*, 1953. Paris. 360 p.

Trautvetter E. R. Eine neue einheimische Pflanzengattung... *Bull. Sci. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg*. 1840. T. 6. P. 184—186.

Trusty J. L., Olmstead R. G., Bogler D. J., Santos-Guerra A., Francisco-Ortega J. Using Molecular Data to Test a Biogeographic Connection of the Macaronesian Genus *Bystropogon* (Lamiaceae) to the New World: A Case of Conflicting Phylogenies. *Syst. Bot.* 2004. Vol. 29. no. 3. P. 702—715.

Willkom M., Lange J. *Prodromus florum Hispanicae: seu Synopsis methodica omnium plantarum in Hispania, sponte nascentium vel frequentius cultarum quae innotuerunt*. Vol. 2. 1870. Stuttgartiae. 680 p.

Wunderlich R. Ein Vorschlag zur natürlichen Gliederung der Labiaten. *Oesterr. Bot. Z.* 1967, t. 114, s. 383—483.



Жилкование чашечек.

a — *Clinopodium vulgare*, *b* — *Ziziphora capitata*, *c* — *Clinopodium pulegium*, *d* — *Ziziphora acinos*. Стрелкой показана редуцированная жилка.

Calyx venation.

a — *Clinopodium vulgare*, *b* — *Ziziphora capitata*, *c* — *Clinopodium pulegium*, *d* — *Ziziphora acinos*. The arrow shows a reduced vein.