

 pismavavilov.ru

doi 10.18699/letvjgb-2025-11-05

Оригинальное исследование

## Половой полиморфизм гинодиэцичного растения *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae)

Н.И. Гордеева 

**Аннотация:** Исследован половой полиморфизм *Geranium sylvaticum* L. в двух популяциях в луговом и лесном фитоценозах подтаежного правобережья Оби (окрестности г. Новосибирска). В зависимости от комбинации обоеполых, пестичных и частично андростерильных цветков обнаружены три половых фенотипа: гермафродитный, женский и гиномоноэцичный. У ряда гермафродитных фенотипов формируются частично андростерильные цветки, среди которых преобладают цветки с 5 стаминодиями и 5 нормальными тычинками. Частично андростерильные цветки малочисленны и образуются в верхней и/или нижней части соцветия в начале и/или конце цветения растений. Гиномоноэцичные фенотипы представлены в двух вариантах: женский фенотип с единичными частично андростерильными цветками и гермафродитный фенотип с несколькими пестичными цветками. Женские фенотипы образуют приблизительно в 2 раза меньше цветков и в 1.6 раза меньше плодов, чем гермафродитные (различия статистически значимы), однако образование плодов в расчете на цветок у женских фенотипов в 1.4 раза выше, чем у гермафродитных. В условиях низкой освещенности гермафродитные фенотипы с частично андростерильными цветками встречаются в 2.2 раза чаще, чем при высоком уровне освещения. Соотношение двух форм гермафродитных фенотипов (с частично андростерильными цветками и без них) в луговом и лесном фитоценозах различается статистически значимо ( $p = 0.0247 < 0.05$ ). При высоком уровне освещения гермафродитные фенотипы продуцируют в 1.6 раза больше плодов, чем при низком; различия статистически значимы ( $p < 0.05$ ). В исследуемых популяциях *G. sylvaticum* выявлена низкая доля женских фенотипов как в луговом, так и в лесном фитоценозах: 7.1 и 4.7 % соответственно. Гиномоноэцичные фенотипы в популяциях отмечаются единично – 0.8–1.6 %. Для *G. sylvaticum* характерна сравнительно низкая встречаемость женских и гиномоноэцичных фенотипов и заметная доля гермафродитных с частично андростерильными цветками в европейской и азиатской частях ареала вида.

**Ключевые слова:** *Geranium sylvaticum* L.; гинодиэция; гиномоноэция; фенотип; соотношение половых фенотипов

**Для цитирования:** Гордеева Н.И. Половой полиморфизм гинодиэцичного растения *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;11(1):29-35. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-05

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


Original article


## Sexual polymorphism of a gynodioecious plant *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae)

N.I. Gordeeva 

**Abstract:** Sexual polymorphism of a gynodioecious plant *Geranium sylvaticum* L. were investigated in meadow and forest phytocoenoses in subtaiga of the Ob right riverside (surroundings of Novosibirsk). In the populations of *G. sylvaticum* depending on the combination of bisexual, pistillate and intermediate flowers of one individual, three sexual phenotypes are distinguished: hermaphrodite, female and gynomonoeocious. In hermaphrodite phenotypes, flowers with 5 staminodes and 5 normal stamens prevailed among intermediate flowers. Gynomonoeocious phenotypes are presented in two variants: initially a female individual with single intermediate flowers and initially hermaphrodite individuals with several pistillate flowers. Intermediate flowers are few in number and are formed in the upper and/or lower part of the inflorescence, at the beginning and/or end of flowering plants. Females produce approximately 2 times fewer flowers and 1.6 times fewer fruits than hermaphrodite phenotypes; the differences are statistically significant ( $p < 0.05$ ); however, fruit formation per flower in females is 1.4 times higher than in hermaphrodites. In low-light conditions, hermaphrodites with intermediate flowers occur 2.2 times more than in high-light conditions; the ratio of two forms of hermaphrodites (with and without intermediate flowers) between meadow and forest phytocenoses differs statistically significantly ( $p = 0.0247 < 0.05$ ). At a high level of light, hermaphrodites produce 1.6 times more fruits than at a low level of light; the differences are statistically significant

Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия  
Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

 nataly.gordeeva@gmail.com

 Гордеева Н.И., 2025

( $p < 0.05$ ). A low proportion of *G. sylvaticum* females was detected in both meadow and forest communities: 7.1 and 4.7 %, respectively. Gynomonoeious phenotypes in cenopulations are rarely observed only once: 0.8–1.6 %. *G. sylvaticum* is characterized by a relatively low frequency of females and gynomonoeious phenotypes and a noticeable participation of hermaphrodites with intermediate flowers in the European and Asian parts of the species' range.

**Key words:** *Geranium sylvaticum* L.; gynodioecy; gynomonoeicy; phenotype; sex ratio

**For citation:** Gordeeva N.I. Sexual polymorphism of a gynodioecious plant *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2025;11(1):29–35. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-05 (in Russian)

**Funding:** The work was carried out within the framework of the State task of the Central Siberian Botanical Garden, SB RAS No. AAAA-A21-121011290026-9.

## Введение

Гинодиэция – тип полового полиморфизма у растений, при котором в природных популяциях совместно произрастают растения с обоеполюми цветками (гермафродитный фенотип) и растения с пестичными цветками (женский фенотип) (Darwin, 1897; Charlesworth, 2006). Гинодиэция описана примерно у 7 % цветковых растений и встречается во многих семействах покрытосеменных (Richards, 1997). Морфофизиологические различия у половых фенотипов растений являются наследственно устойчивыми (Меликян, 2000). Гинодиэция обеспечивает аутбридинг особей в популяциях, влияет на популяционную изменчивость видов и способствует адаптации растений к условиям окружающей среды. По современным представлениям, в основе гинодиэции выявлены две главные генетические системы, которые связаны с генами, вызывающими мужскую стерильность: 1) мутации ядерных генов; 2) мутации митохондриальных и хлоропластных генов (генов цитоплазматической мужской стерильности – ЦМС) (Couvet et al., 1990, 1998; Charlesworth, Laporte, 1998; Chase, 2007; Dufay, Billard, 2012). Ядерные или цитоплазматические гены мужской стерильности нарушают процесс образования фертильной пыльцы, в результате чего формируются пестичные цветки с недоразвитыми тычинками. Гены ЦМС могут взаимодействовать с ядерными генами-восстановителями фертильности, что приводит к восстановлению фертильности пыльцы (Couvet et al., 1990, 1998; Chase, 2007).

Для многих видов рода *Geranium* L. (семейство Geraniaceae Juss.) свойствен половой полиморфизм в форме гинодиэции (Knuth, 1898; Демьянова, 1985; Годин, 2020). Гинодиэцичные виды рода характеризуются следующими признаками полового дифференцирования растений: обоеполые цветки имеют больший размер лепестков по сравнению с пестичными цветками и фертильные тычинки; у пестичных цветков андроцей представлен стаминодиями со стерильными пыльниками или вовсе без пыльников (Knuth, 1898; Asikainen, Mutikainen, 2003; Chang, 2006; Демьянова, 2013; Varga, Kytöviita, 2016; Abdusalam et al., 2017; Гордеева, 2020; Гордеева, Комаревцева, 2023). Среди представителей рода *Geranium* обнаружены также виды с гиномоноэцичными фенотипами (растения с обоеполюми и пестичными цветками на одном растении): *G. sylvaticum* L., *G. pratense* L. (Демьянова, Аксенова, 2009; Varga, Kytöviita, 2016) и андромоноэцичными фенотипами (растения с обоеполюми и тычиночными цветками на одном растении): *G. linearilobum* DC. (= *G. transversale* (Kar. et Kir) Vved. ex Pavlov) (Abdusalam et al., 2017).

*Geranium sylvaticum* L. относится к растениям, система размножения которых хорошо изучена. В популяциях вида,

кроме гермафродитных и женских фенотипов, встречаются гиномоноэцичные, а также гермафродитные с частично андростерильными цветками (Asikainen, Mutikainen, 2003; Демьянова, Аксенова, 2009). Частично андростерильные цветки имеют одинаковый с обоеполюми цветками размер, но помимо фертильных пигментированных тычинок в них имеются от 1 до 9 стаминодиев с белыми недоразвитыми пыльниками (Asikainen, Mutikainen, 2003; Varga, Kytöviita, 2016). У женских фенотипов установлена либо немного более высокая семенная продуктивность по сравнению с гермафродитными (Asikainen, Mutikainen, 2003), либо почти одинаковая с ними (Varga, Kytöviita, 2016). Доля женских фенотипов может варьировать в разных местообитаниях от 0.4 до 27.2 % (Asikainen, Mutikainen, 2003; Демьянова, 2013).

S. Varga, M.M. Kytöviita (2016) исследовали половую экспрессию растений *G. sylvaticum*, которую определяли в зависимости от числа фертильных тычинок в цветках: 0 тычинок – пестичные цветки,  $\geq 1$  тычинки – обоеполые цветки (в том числе от 1 до 9 тычинок – частично андростерильные цветки). Показатель рассчитывали как среднее значение фертильных тычинок на цветок в конце каждого периода цветения растений. Установлено, что половая экспрессия фенотипов *G. sylvaticum* нестабильна по годам и находится в зависимости от условий освещения. Доля растений, изменяющих свою половую экспрессию при пересадке в условия с высокой освещенностью, была выше, чем доля растений, пересаженных в места с низкой освещенностью (Varga, Kytöviita, 2016). На частоту встречаемости женских фенотипов в популяциях *G. sylvaticum* могут влиять условия окружающей среды: при низком содержании минеральных веществ в почве женские фенотипы получают преимущество (Asikainen, Mutikainen, 2005). Детальные исследования опыления обоеполых и пестичных цветков *G. sylvaticum* позволяют предположить, что диморфизм размеров цветков вида приспособлен для оптимального опыления и, возможно, способствует эволюционному развитию *G. sylvaticum* по направлению к диэции (двудомности) (Soininen, Kytöviita, 2022).

В настоящее время отсутствуют данные об особенностях полового полиморфизма *G. sylvaticum* в азиатской части ареала вида. Цель настоящей работы – исследование гинодиэции *G. sylvaticum* L. в луговом и лесном сообществах подтаежного правобережья Оби (окрестности г. Новосибирска). Для этого проводили наблюдение за образованием типов цветков и плодов у растений в течение одного сезона и определяли соотношение половых фенотипов в двух популяциях с разными условиями освещенности.

## Материалы и методы

*Geranium sylvaticum* L. относится к короткостебельным травянистым поликарпикам с евразийским ареалом (общее распространение: Атлантическая, Северная, Центральная, Южная, Восточная Европа; Кавказ, Арктика, Западная и Восточная Сибирь, Средняя Азия). Произрастает на суходольных и лесных лугах, в осиново-березовых, осиновых и смешанных, темнохвойно-осиновых лесах, на просеках, в зарослях кустарников; вид заходит в субальпийский пояс (Пешкова, 1996; Трошкина, 2019). Генеративная сфера (синфлуоресценция) *G. sylvaticum* представляет собой закрытый тирс из монохазиев, паракладии немногочисленные (Кузнецова и др., 1992).

Исследования проводились в двух популяциях *G. sylvaticum* в луговом и лесном сообществах в 2023 г. в окрестности г. Новосибирска (подтаежное правобережье Оби).

1. Лесной злаково-разнотравный луг на вырубке березово-соснового леса (54°49'22.64" с. ш., 83°06'27.85" в. д.). Общее проективное покрытие (ОПП) – 100 %, проективное покрытие (ПП) вида *G. sylvaticum* – 2 %. Доминанты: *Aegopodium podagraria* L., *Dactylis glomerata* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth., *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Heracleum dissectum* Ledeb.
2. Разнотравный сосново-березовый лес (54°50'00.83" с. ш., 83°06'08.50" в. д.). ОПП – 90 %, ПП *G. sylvaticum* – 1 %. Доминанты: *Aegopodium podagraria*, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Dactylis glomerata*, *Urtica dioica* L., *Carex pediformis* var. *macroura* (Meinsh.) Kük.

Для учета фертильных тычинок vs стаминодиев (видоизмененных, недоразвитых, лишенных пыльника тычинок, утративших способность производить пыльцу) в цветках разных фенотипов *G. sylvaticum* в каждой популяции в начале фазы цветения отмечали 20 растений с обоеполюми цветками и 6–9 растений с пестичными цветками (все обнаруженные женские фенотипы на начало наблюдений). Несколько отмеченных растений были повреждены в процессе вегетации и потому не включены в окончательную обработку данных. В результате в популяции № 1 выборка состояла из 19 растений с первоначально обоеполюми цветками и 9 растений с пестичными цветками. В популяции № 2 выборка состояла из 20 растений с первоначально обоеполюми цветками и 2 растений с пестичными цветками. Во время цветения через каждые сутки у отмеченных особей просматривали раскрытые цветки и подсчитывали в них число тычинок и стаминодиев. Фертильными считали тычинки, пыльники которых были пурпурно окрашены и содержали пигментированную пыльцу (Asikainen, Mutikainen, 2003). Стаминодии либо отличались стерильными пыльниками белого цвета, либо были короткими и без пыльников. Наблюдения за особями проводили в течение 20 дней до фазы «конец цветения–начало плодоношения».

Число цветков и плодов у особей *G. sylvaticum* определяли в каждой популяции в начале периода плодоношения растений. Большая часть плодов находилась на ранней стадии формирования, поэтому семена не подсчитывали. Ранее при изучении *G. sylvaticum* выявлено, что различия между фенотипами по показателю числа плодов коррели-

руют с количеством семян, т. е. с семенной продуктивностью (Asikainen, Mutikainen, 2003). Сравнение гермафродитных и женских фенотипов по показателям числа цветков и плодов в расчете на одну особь проводили с помощью *t*-критерия Уэлча для выборок с неодинаковой дисперсией ( $p < 0.05$ ) только в популяции № 1, так как в популяции № 2 фазы плодоношения достигли лишь две женские формы из всех первоначально отмеченных.

Исследуемые популяции *G. sylvaticum* лугового (№ 1) и лесного (№ 2) фитоценозов различались условиями освещения. Освещенность местообитаний определяли во время массового цветения *G. sylvaticum* в середине июня с помощью прибора Люксметр Ю-116 в безоблачный день в 12:00 ч на двадцати произвольно выбранных точках на уровне травянистого яруса, затем данные усреднялись. В луговом сообществе уровень освещенности составлял около 70 000 ± 4400 лк, в лесном сообществе под древесным пологом – в 4.4 раза меньше, около 16 000 ± 3400 лк. Влияние условий освещения на образование частично андростерильных цветков исследовали только у гермафродитных фенотипов каждой выборки, поскольку женские фенотипы были малочисленны. Для этого оценивали различия в распределении двух гермафродитных фенотипов в двух популяциях с помощью точного критерия Фишера для малых выборок ( $p < 0.05$ ) (Зайцев, 1991). Влияние условий освещения на образование плодов у гермафродитных особей в популяциях анализировали с помощью критерия Стьюдента,  $p < 0.05$  (Зайцев, 1991).

Соотношение разных половых фенотипов в популяциях *G. sylvaticum* определяли в период массового цветения растений по общепринятым методикам, путем подсчета всех генеративных особей в популяциях на площадях 200–300 м<sup>2</sup> (Asikainen, Mutikainen, 2003). Для удобства подсчета растений исследуемую площадь разбивали на трансекты 2–5 м шириной. Выборка в популяции № 1 составляла 139 особей, в популяции № 2 – 128 особей.

## Результаты

### Типы цветков и половые фенотипы

В результате исследования *G. sylvaticum* выявлено три типа цветков: обоеполые, пестичные и частично андростерильные (табл. 1, рис. 1). Частично андростерильные цветки, кроме фертильных тычинок, имели разное число стаминодиев. В большинстве цветков в андроее отмечалось 5 стаминодиев (92 % от всех частично андростерильных цветков), в единичных случаях – 8 или 9 стаминодиев (8 %). В зависимости от сочетания разных типов цветков у одной особи могут формироваться: 1 – только обоеполые цветки (гермафродитные фенотипы); 2 – только пестичные цветки (женские фенотипы); 3 – совместно обоеполые и частично андростерильные цветки (гермафродитные фенотипы); 4 – совместно обоеполые и пестичные цветки (гиномоноэцичные фенотипы); 5 – совместно пестичные и частично андростерильные цветки (гиномоноэцичные фенотипы) (см. табл. 1).

В исследуемых выборках гермафродитные фенотипы с постоянным числом фертильных тычинок (10 шт.) и женские без фертильных тычинок составляют значительную долю:

**Таблица 1.** Половые фенотипы и типы цветков *Geranium sylvaticum*  
**Table 1.** Sexual phenotypes and flower types of *Geranium sylvaticum*

Фенотип	Число особей	Число цветков на одно растение, $\frac{M \pm m}{\%}$		
		обоеполюх	пестичных	частично андростерильных
Популяция № 1				
1	11	$\frac{34.0 \pm 5.9}{100}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
2	8	$\frac{0}{0}$	$\frac{15.4 \pm 2.4}{100}$	$\frac{0}{0}$
3	8	$\frac{32.3 \pm 6.2}{94.4}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{1.9 \pm 0.3}{5.6}$
4	1	$\frac{0}{0}$	$\frac{11.0}{91.7}$	$\frac{1.0}{8.3}$
Популяция № 2				
1	4	$\frac{30.8 \pm 8.4}{100}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
2	2	$\frac{0}{0}$	$\frac{11.5 \pm 1.5}{100}$	$\frac{0}{0}$
3	14	$\frac{21.5 \pm 3.4}{94.1}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{1.4 \pm 0.2}{5.9}$
5	5	$\frac{22.0 \pm 11.0}{88.0}$	$\frac{2.5 \pm 1.5}{10.0}$	$\frac{1.0}{2.0}$

Примечание. Фенотипы: 1 – особи с обоеполюми цветками (гермафродитный фенотип); 2 – особи с пестичными цветками (женский фенотип); 3 – особи с обоеполюми и частично андростерильными цветками (гермафродитный фенотип); 4 – особи с пестичными и частично андростерильными цветками (гиномоноэцичный фенотип); 5 – особи с обоеполюми, частично андростерильными и пестичными цветками (гиномоноэцичный фенотип).  $\frac{M \pm m}{\%}$  – над чертой среднее значение и ошибка среднего, под чертой – доля от общего числа цветков.



**Рис. 1.** Типы цветков *Geranium sylvaticum*: a – обоеполюый; b – частично андростерильный; c – пестичный  
**Fig. 1.** Type of *Geranium sylvaticum* flowers: a, bisexual; b, intermediate; c, pistillate

68 и 27 % растений для первой и второй популяций соответственно. Обнаружено большое количество гермафродитных фенотипов с частично андростерильными цветками: 29 и 64 % растений для первой и второй популяций соответственно. Однако число частично андростерильных цветков на отдельных гермафродитных фенотипах очень мало: 1–3 шт. на растение (5.6 и 5.9 % от всех цветков). Эти цветки формируются в начале и/или в конце цветения растений в верхней и нижней частях соцветия.

Гиномоноэцичные фенотипы малочисленны и обнаружены в двух вариантах: первоначально женский фенотип с единичными частично андростерильными цветками (одно растение в популяции № 1) и первоначально гермафродитные фенотипы с несколькими пестичными цветками (два растения в популяции № 2) (см. табл. 1). По нашим наблюдениям, у гиномоноэцичных фенотипов частично андростерильные и пестичные цветки образуются единично в верхней части соцветия в конце цветения растений.



**Таблица 2.** Число цветков и плодов гермафродитных фенотипов *Geranium sylvaticum*  
**Table 2.** Number of flowers and fruits of hermaphrodite of *Geranium sylvaticum*

Фенотип	Число цветков на одно растение			Число плодов на одно растение		
	Min–max	$M \pm m$	$C_v$ , %	Min–max	$M \pm m$	$C_v$ , %
Популяция № 1						
A	10–69	$34.0 \pm 5.95$	58.1	9–39	$19.5 \pm 3.44$	58.6
B	16–67	$34.1 \pm 6.39$	53.0	9–40	$22.1 \pm 4.06$	52.0
Популяция № 2						
A	6–44	$30.8 \pm 8.44$	54.9	3–23	$14.8 \pm 4.33$	58.7
B	7–44	$24.5 \pm 3.30$	48.6	1–27	$11.9 \pm 2.12$	66.6

Примечание. А – фенотипы с обоеполыми цветками, В – фенотипы с обоеполыми и частично андростерильными цветками; Min–max – минимальное и максимальное значения;  $M \pm m$  – среднее значение и ошибка среднего;  $C_v$  – коэффициент вариации.

### Плоды

В популяции № 1 между гермафродитными и женскими фенотипами *G. sylvaticum* установлены статистически значимые различия по показателю числа цветков и плодов ( $p < 0.05$ ):  $t_{крит2,14} = 3.88$  и  $t_{крит2,2} = 2.54$  соответственно. Женские фенотипы образуют приблизительно в 2 раза меньше цветков и в 1.6 раза меньше плодов, чем гермафродитные (рис. 2). Однако образование плодов в расчете на один цветок у женских фенотипов в 1.4 раза выше, чем у гермафродитных. Коэффициенты вариации показателей у разных половых фенотипов сравнительно близкие и составляют 43.8 % (женские) и 54.4 % (гермафродитные).

### Влияние условий освещения

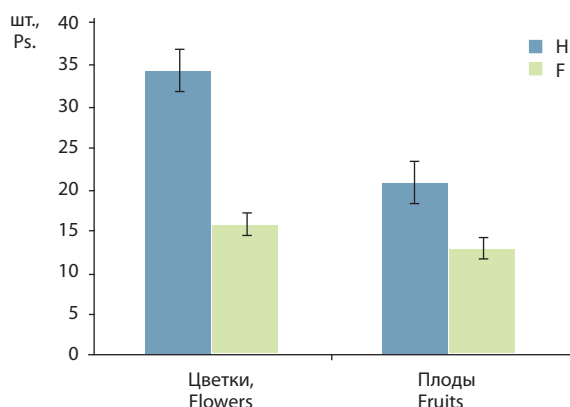
Анализ, проведенный с помощью критерия Фишера, показал, что в условиях низкой освещенности гермафродитные фенотипы с частично андростерильными цветками встречаются в 2.2 раза чаще, чем в фитоценозе с высокой освещенностью; различия статистически значимы (см. табл. 1). В разных условиях освещения не установлено статистически значимых различий по числу цветков у гермафродитных фенотипов (табл. 2). Однако в условиях высокой освещенности у гермафродитных фенотипов образуется в 1.6 раза больше плодов (в среднем на одно растение), чем при низком уровне освещенности; различия статистически значимы ( $t = 2.87$ ,  $p < 0.05$ ) (см. табл. 2).

### Соотношение половых фенотипов

В популяциях как лугового, так и лесного сообществ преобладают гермафродитные фенотипы: 92.1 и 93.7 % соответственно. Встречаемость женских фенотипов намного ниже: 7.1 и 4.7 % для лугового и лесного сообществ. Кроме того, в популяциях отмечаются единично гиномоноэцичные фенотипы: 0.8 и 1.6 % для лугового и лесного сообществ соответственно.

### Обсуждение

При исследовании *G. sylvaticum* в зависимости от комбинации обоеполых, пестичных и частично андростерильных цветков обнаружены три половых фенотипа: гермафродитные, женские и гиномоноэцичные. Выявленные фенотипы характерны для вида также в других частях его ареала (Asikainen, Mutikainen, 2003; Varga, Kytöviita, 2016).



**Рис. 2.** Число цветков и плодов у гермафродитных (H) и женских (F) фенотипов *Geranium sylvaticum* в луговом сообществе

**Fig. 2.** Number of flowers and fruits in hermaphrodite (H) and female (F) phenotypes of *Geranium sylvaticum* in the meadow community

В литературе имеются противоречивые сведения в отношении семенной продуктивности гермафродитных и женских фенотипов *G. sylvaticum*. Одни авторы отмечают небольшое превышение семенной продуктивности для женских фенотипов: число семян на цветок у женских особей в 1.2–1.7 раза выше, чем у гермафродитных (Asikainen, Mutikainen, 2003). Другие указывают, что число семян не различается (Varga, Kytöviita, 2016). Наши исследования показали, что женские фенотипы *G. sylvaticum* отличаются меньшим числом плодов, чем гермафродитные, однако в расчете на один цветок у женских образуется в 1.4 раза больше плодов. Эти результаты подтверждают предположение J.O. Soininen, M.M. Kytöviita (2022) о том, что пестичные цветки *G. sylvaticum* опыляются успешнее, чем обоеполые, и, возможно, успешности опыления способствует диморфизм по размеру цветков. В работе (Varga, Kytöviita, 2016) не обнаружено связи между частичной андростерильностью цветков и семенной продуктивностью у гермафродитных фенотипов *G. sylvaticum*. Мы также не установили статистически значимых различий для *G. sylvaticum* по числу плодов между двумя формами гермафродитных фенотипов (с обоеполыми цветками или наличием частично андростерильных цветков), что позволяет предположить отсутствие связи между образованием частично андростерильных цветков и наличием плодов.

При исследовании соотношения половых фенотипов в популяциях *G. sylvaticum* следует учитывать, что образование пестичных цветков у гиномоноэичных фенотипов происходит в начале или в конце цветения растений (Демьянова, Аксенова, 2009; наша работа). В лесных и лесостепных местообитаниях европейской части ареала встречаемость женских фенотипов невысока и составляет в среднем около 11.5 % (от 0.4 до 27.4 %) от числа всех генеративных особей (Asikainen, Mutikainen, 2003; Демьянова, 2013). Доля гиномоноэичных фенотипов в популяциях еще меньше – до 2 % (Демьянова, Аксенова, 2009). По нашим данным, в популяциях наблюдается низкая встречаемость женских фенотипов (4.7–7.1 %) от всех генеративных особей, гиномоноэичные фенотипы отмечаются еще реже (1.6 %). Согласно (Демьянова, Аксенова, 2009), в популяциях гермафродитные фенотипы с частично андростерильными цветками составляют около 26 %; в наших исследованиях этот показатель не превышает 11 %. Таким образом, *G. sylvaticum* характеризуются сравнительно низкой долей женских и гиномоноэичных фенотипов и заметным участием гермафродитных фенотипов с частично андростерильными цветками.

Причины возникновения половых различий у видов рода *Geranium* обсуждаются. По мнению ряда авторов, одна из основных причин недоразвития гинецея и андроеца при морфогенезе цветка – ядерно-цитоплазматический контроль в системе размножения организмов, который влияет на мужскую стерильность, т. е. нарушает образование фертильной пыльцы (Asikainen, Mutikainen, 2005; Varga, Kutöviita, 2016). В этом случае у пестичных цветков формируются вместо тычинок стаминодии, что определяет женский фенотип растения. А. Abdusalam с коллегами (2017) при изучении *G. linearilobum* обнаружили, помимо обоеполюх и пестичных цветков, тычиночные цветки, которые отличаются от обоеполюх только недоразвитием столбиков в пестиках, хотя в завязи имеются семяпочки нормального размера, как у обоеполюх цветков. Они предположили, что недоразвитие гинецея в тычиночных цветках *G. linearilobum* может быть связано с влиянием неблагоприятных условий окружающей среды, т. е. с экологическими факторами, а не детерминировано генетическими факторами ядерно-цитоплазматического контроля (Abdusalam et al., 2017). В наших исследованиях в условиях с низкой освещенностью отмечается увеличение числа особей с частично андростерильными цветками в популяции. Кроме того, обнаружено, что частично андростерильные цветки образуются в начале периода цветения растений при нестабильной весенней температуре и в конце цветения при ухудшении освещенности из-за развития растений более высоких ярусов. Мы предполагаем, что частичная андростерильность *G. sylvaticum* связана с влиянием неблагоприятных условий на экспрессию генов репродуктивной системы и не зависит от ядерно-цитоплазматического контроля мужской стерильности.

## Заключение

В зависимости от сочетания обоеполюх, пестичных и частично андростерильных цветков обнаружены три половых фенотипа: гермафродитные, женские и гиномоноэичные. Частично андростерильные цветки малочисленны (1–3 шт.,

в среднем 2.3 % от всех цветков) и образуются в верхней или в нижней частях соцветия в начале и/или конце цветения растений. Гиномоноэичные фенотипы встречаются в двух вариантах: первоначально женские с единичными частично андростерильными цветками и первоначально гермафродитные с несколькими пестичными цветками. В условиях низкой освещенности гермафродитные фенотипы с частично андростерильными цветками встречаются в 2.2 раза чаще, чем в условиях с высокой освещенностью (различия статистически значимы,  $p=0.0247 < 0.05$ ). Женские фенотипы образуют приблизительно в 2 раза меньше цветков и в 1.6 раза меньше плодов, чем гермафродитные (различия статистически значимы,  $p < 0.05$ ), однако образование плодов в расчете на цветок у женских фенотипов в 1.4 раза выше, чем у гермафродитных. В условиях высокой освещенности гермафродитные фенотипы продуцируют в 1.6 раза больше плодов, чем при низком уровне освещенности (различия статистически значимы,  $p < 0.05$ ).

Выявлена низкая доля женских фенотипов *G. sylvaticum* в луговом и лесном сообществах: 7.1 и 4.7 % соответственно. Гиномоноэичные фенотипы в исследованных популяциях отмечаются единично – 0.8–1.6 %. Для *G. sylvaticum* характерна сравнительно низкая встречаемость женских и гиномоноэичных фенотипов и заметное участие гермафродитных фенотипов с частично андростерильными цветками в разных частях ареала вида.

## Список литературы / References

- Годин В.Н. Распространение гинодиэции у цветковых растений. *Ботанический журнал*. 2020;105(3):236-252. doi 10.31857/S0006813620030023
- [Godin V.N. Distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskii Zhurnal*. 2020;105(3):236-252. doi 10.31857/S0006813620030023 (in Russian)]
- Гордеева Н.И. Гинодиэция *Geranium bifolium* (Geraniaceae). *Ботанический журнал*. 2020;105(3):293-299. doi 10.31857/S0006813620030035
- [Gordeeva N.I. Gynodioecia of *Geranium bifolium* (Geraniaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 2020;105(3):293-299. doi 10.31857/S0006813620030035 (in Russian)]
- Гордеева Н.И., Комаревцева Е.К. Гинодиэция *Geranium pseudosibiricum* (Geraniaceae). *Ботанический журнал*. 2023;108(12):1093-1099. doi 10.31857/S0006813623120049
- [Gordeeva N.I., Komarevceva E.K. Gynodioecia of *Geranium pseudosibiricum* (Geraniaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 2023;108(12):1093-1099. doi 10.31857/S0006813623120049 (in Russian)]
- Демьянова Е.И. Распространение гинодиэции у цветковых растений. *Ботанический журнал*. 1985;70(10):1289-1301
- [Dem'yanova E.I. Distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskii Zhurnal*. 1985;70(10):1289-1301 (in Russian)]
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм некоторых степных растений Центрально-Черноземного заповедника. *Вестник Пермского университета. Серия: Биология*. 2013;2:11-18
- [Dem'yanova E.I. Sexual polymorphism of some steppe plants of Central Chernozomnii reserve. *Bulletin of Perm University. Biology*. 2013;2:11-18 (in Russian)]
- Демьянова Е.И., Аксенова Л.В. Половая структура популяций *Geranium sylvaticum* L. и *G. pratense* L. в Приуралье. В: Ботанические исследования на Урале. Пермь, 2009;101-102
- [Dem'yanova E.I., Aksenova L.V. The sexual structure of the populations of *Geranium sylvaticum* L. and *G. pratense* L. in the Ural. In: Botanical Research in the Urals. Perm, 2009;101-102 (in Russian)]

- Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М., 1991 [Zaitsev G.N. Mathematical Analysis of the Biological Data. Moscow, 1991 (in Russian)]
- Кузнецова Т.В., Прякина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992 [Kuznetsova T.V., Pryakhina N.I., Yakovlev G.P. Inflorescences. The Morphological Classification. St. Petersburg, 1992 (in Russian)]
- Меликян А.П. Половой полиморфизм. В: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. Т. 3. СПб., 2000;73-75 [Melikyan A.P. Sex polymorphism. In: Embryology of Flowering Plants. Terminology and Concepts. Reproductive Systems. Vol. 3. St. Petersburg, 2000;73-75 (in Russian)]
- Пешкова Г.А. Семейство Geraniaceae. Флора Сибири. Т. 10. Новосибирск, 1996;8-22 [Peshkova G.A. Family Geraniaceae. In: Flora of Siberia. Vol. 10. Novosibirsk, 1996;8-22 (in Russian)]
- Трошкина В.И. Конспект видов рода *Geranium* (Geraniaceae) Алтайской горной страны. *Растительный мир Азиатской России*. 2019;3:13-28. doi 10.21782/RMAR1995-2449-2019-3(13-28) [Troshkina V.I. The synopsis of the genus *Geranium* (Geraniaceae) of the Altai mountain country. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2019;3:13-28. doi 10.21782/RMAR1995-2449-2019-3(13-28) (in Russian)]
- Abdusalam A., Tan D., Chang S.M. Sexual expression and reproductive output in the ephemeral *Geranium transversale* are correlated with environmental conditions. *Am J Bot*. 2017;104(12):1920-1929. doi 10.3732/ajb.1700258
- Asikainen E., Mutikainen P. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). *Am J Bot*. 2003;90(2):226-234. doi 10.3732/ajb.90.2.226
- Asikainen E., Mutikainen P. Pollen and resource limitation in a gynodioecious species. *Am J Bot*. 2005;92(3):487-494. doi 10.3732/ajb.92.3.487
- Chang S.M. Female compensation through the quantity and quality of progeny in a gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). *Am J Bot*. 2006;93(2):263-270. doi 10.3732/ajb.93.2.263
- Charlesworth D. Evolution of plant breeding systems. *Curr Biol*. 2005;16(17):R726-R735. doi 10.1016/j.cub.2006.07.068
- Charlesworth D., Laporte V. The male-sterility polymorphism of *Silene vulgaris*: analysis of genetic data from two populations and comparison with *Thymus vulgaris*. *Genetics*. 1998;150(3):1267-1282. doi 10.1093/genetics/150.3.1267
- Chase C.D. Cytoplasmic male sterility: a window to the world of plant mitochondrial-nuclear interactions. *Trends Genet*. 2007;23(2):81-90. doi 10.1016/j.tig.2006.12.004
- Couvet D., Atlan A., Belhassen E., Gliddon C., Gouyon P.H., Kjellberg F. Co-evolution between two symbionts: the case of cytoplasmic male-sterility in higher plants. In: Futuyma D.J., Antonovics J. (Eds) *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Vol. 7. Oxford University Press, 1990;225-249
- Couvet D., Ronce O., Gliddon C. The maintenance of nucleocytoplasmic polymorphism in a metapopulation: the case of gynodioecy. *Am Nat*. 1998;152(1):59-70. doi 10.1086/286149
- Darwin C. *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. New York: D. Appleton, 1897
- Dufay M., Billard E. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. *Ann Bot*. 2012;109(3):505-519. doi 10.1093/aob/mcr062
- Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. II. Leipzig: W. Engelmann, 1898. doi 10.5962/bhl.title.23080
- Richards A.J. *Plant Breeding Systems*. Garland Science, 1997
- Soininen J.O., Kytöviita M.M. *Geranium sylvaticum* increases pollination probability by sexually dimorphic flowers. *Ecol Evol*. 2022;12(12):e9670. doi 10.1002/ece3.9670
- Varga S., Kytöviita M.M. Light availability affects sex lability in a gynodioecious plant. *Am J Bot*. 2016;103(11):1928-1936. doi 10.3732/ajb.1600158

**Конфликт интересов.** Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 12.11.2024. После доработки 14.01.2025. Принята к публикации 30.01.2025.