

УДК 582.711.711:581.33

ИССЛЕДОВАНИЕ МУЖСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ У *SPIRAEA SALICIFOLIA* L. (SPIRAEOIDEAE; ROSACEAE) В СВЯЗИ С ВОЗМОЖНЫМИ ПРОЯВЛЕНИЯМИ ПОЛОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА

Н.Г. Широкова

В цветках *Spiraea salicifolia* L. обнаружены многочисленные нарушения в мужской генеративной сфере, соответствующие последовательным степеням редукции андроеца: увеличению количества дефектных пыльцевых зерен (неполная дегенерация большинства пыльцевых зерен в пыльнике; полная дегенерация значительной части пыльцевых зерен в пыльнике) и образованию стерильных пыльников. Показано, что та или иная степень редукции андроеца присутствует у большинства исследованных цветков *S. salicifolia*. Известно, что данный тип редукции андроеца характерен для гинодиэции. Однако у *S. salicifolia* цветки как без явной редукции андроеца, так и с разной степенью редукции расположены на одном растении, что типично для гиномоноэции – варианта полового полиморфизма, тесно связанного с гинодиэцией.

Ключевые слова: *Spiraea salicifolia*, Spiraeoideae, пыльца, половой полиморфизм.

Сведения о проявлениях полового полиморфизма у представителей подсемейства Spiraeoideae (семейство Rosaceae) немногочисленны. Так, известно, что виды, относящиеся к родам *Aruncus* Adans. (Пояркова, 1939) и *Sibiraea* Maxim. (Шипчинский, 1954), являются двудомными. Согласно другим данным, виды рода *Sibiraea* следует относить к полигамно-двудомным (Jampolsky C., Jampolsky H., 1922); у *Aruncus vulgaris* Raf. выявлены три половые формы – гермафродитная, собственно двудомная (диэцичная) и андромоноэцичная (Кордюм, Глущенко, 1976).

Слабо изучены проявления полового полиморфизма в роде *Spiraea* L. Лишь у некоторых видов (*S. blumei* G. Don; *S. bella* Sims.; *S. expansa* Wall.; *S. fastigiata* Wall.; *S. decumbens* W. Koch; *S. Hacquetii* Fenzl. et Koch) отмечено наличие, наряду с обоеполами, также и раздельнополых цветков (Шульгина, 1954). У *S. trilobata* L., *S. hypericifolia* L., а в отдельные годы – у *S. media* Fr. Schmidt наблюдается увеличенное процентное содержание дефектных пыльцевых зерен (Немова, Широкова, 2011; Широкова, 2011). Известно, что количество дефектной пыльцы считают значительным, если оно превышает 11% от общего числа пыльцевых зерен в пыльнике (Куприянов, Жолобова, 1975). Ряд исследователей (Stout, 1919; Хохлов, Зайцева, 1975; Stewart, Barlow, 1976), рассматривают увеличенное количество дефектной пыльцы как нарушение развития мужской генеративной сферы, типичное для некоторых вариантов полового полиморфизма. Такими вариантами, в частности, являются: моноэция (однодомность), диэция (двудомность), гинодиэция (на разных растениях развиваются обоеполые и пестичные цветки), гиномоноэция (обоеполые и пестичные цветки расположены

на одном растении) (Кордюм, Глущенко, 1976; Демьянова, 2000; Меликян, 2000).

Широко распространенный в природе и культуре вид рода *Spiraea* – *Spiraea salicifolia* L. – по данным ряда исследователей (Попович, 2006; Левицкая, Самошкин, 2009), также характеризуется низкой жизнеспособностью пыльцы, ее морфологической неоднородностью, связанной, в частности, с наличием дефектных пыльцевых зерен, и отдельными нарушениями в процессе ее развития. Цель настоящей работы – детальное исследование мужской генеративной сферы *Spiraea salicifolia* L. в связи с возможными проявлениями полового полиморфизма.

В ходе исследования нами были поставлены следующие задачи:

1) выявление возможных нарушений в мужской генеративной сфере у изучаемого вида и их характеристика;

2) оценка общей частоты указанных нарушений у исследованных образцов *S. salicifolia*, а также ее зависимости от принадлежности цветков к разным популяциям, разным экземплярам (кустов) растений в пределах образца, к разным соцветиям в пределах куста, от положения их в соцветии и от сроков цветения.

Материал и методика

Исследования проводили в 2011–2012 гг. на территории ГБС РАН им. Н.В. Цицина и Ботанического сада МГУ. В опыты были включены два образца *Spiraea salicifolia*.

Образец из ГБС РАН (образец № 1) был привезен из окрестностей г. Советская Гавань (Хабаровский край) в 1961 г., а образец из Ботанического сада МГУ (об-

разец № 2) – из окрестностей заповедника Кедровая Паадь (Приморский край) в 1997 г. Образец № 1 представлен двумя кустами (в 2011 г. цвели оба куста, а в 2013 – лишь куст № 1), образец № 2 – одним кустом. Состояние вегетативных органов у всех кустов, включенных в опыт, хорошее.

В 2011 г. сбор материала проводили в первой половине цветения *S. salicifolia* (с 29 июня по 18 июля), а в 2012 г. – с начала цветения (26 июня) до его конца (у образца № 1 – до 13 июля, а у образца № 2 – до 27 июля). Собирали и фиксировали бутоны за сутки до их распускания, отдельно из верхней и нижней частей соцветия. В верхней части соцветий бутоны собирали с главной оси и с паракладиев 1-го порядка, а в нижней – с паракладиев 1-го и 2-го порядков; однако бутоны с самых нижних осей соцветий, распускающиеся значительно позже остальных, в исследованиях не включали. Объем выборки, как правило, составлял не менее 25 бутонов. Для фиксации использовали 70%-й спирт, фиксатор Кларка и фиксатор ФАА (Барыкина и др., 2000).

Морфометрические исследования фиксированного материала проводили с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9 с окуляр-микрометром. Затем из бутонов вычленили пыльники, изготовляли давленные препараты и оценивали жизнеспособность пыльцы методом окрашивания ацетокармином (Барыкина и др., 2000). Число исследованных пыльцевых зерен на препарате, как правило, составляло не меньше 300. Измерения пыльцевых зерен проводили также на препаратах, окрашенных ацетокармином, с помощью окуляр-микрометра

Кроме окраски ацетокармином, пыльцевые зерна *S. salicifolia* обрабатывали реактивом Шиффа (он использовался как ядерный краситель) и спиртовым раствором йода для оценки количества запасного крахмала (Барыкина и др., 2000).

Количество пыльцы в пыльнике определяли по методу А. Г. Араратяна (1956).

Для исследования строения стенок пыльников *S. salicifolia* материал проводили через спирт-ксилол, заливали в парафин (Барыкина и др., 2000), с помощью микротомы изготовляли срезы и окрашивали их ацет-железо-гематоксилином (Рыбин, 1967), а также сафранином (Барыкина и др., 2000). При фотосъемке препаратов был использован микроскоп OLYMPUS с фотокамерой OVT2610.

При статистической обработке данных был использован пакет программ STATISTICA 6,0 для Windows.

Результаты и их обсуждение

Андроцей цветка *Spiraea salicifolia* образован двумя кругами тычинок; число их колеблется у образца № 1 от 20 до 42, а у образца № 2 – от 20 до 34. В пыльнике у каждого образца содержится около 1200 пыльцевых зерен.

Пыльца *S. salicifolia* может быть подразделена на нормально сформированную, дегенерирующую и практически лишенную содержимого.

Нормально сформированные пыльцевые зерна у образца № 1 имеют длину полярной оси $16,81 \pm 0,31$ ($14,40-21,00$) мкм и экваториальный диаметр $18,58 \pm 0,26$ ($15,80-20,60$) мкм. У образца № 2 эти показатели соответственно равны $17,26 \pm 0,31$ ($15,40-21,40$) мкм и $19,96 \pm 0,25$ ($18,00-23,00$) мкм; изредка в пыльниках встречаются более крупные пыльцевые зерна с полярной осью $22,26 \pm 0,34$ ($19,60-26,60$) мкм и экваториальным диаметром $28,31 \pm 0,30$ ($26,40-32,60$) мкм. Нормально сформированная пыльца интенсивно и равномерно окрашивается ацетокармином, ее цитоплазма богата запасным крахмалом. Пыльцевые зерна двухклеточные; ядро вегетативной клетки обычно крупнее и более слабо окрашивается реактивом Шиффа, чем ядро генеративной клетки (рис. 1, а).

Нити тычинок, в пыльниках которых преобладает нормально сформированная пыльца, у образца № 1 имеют длину $1,99 \pm 0,06$ мм в наружном круге и $1,07 \pm 0,03$ мм во внутреннем круге. У образца № 2 значения этих показателей соответственно равны $2,14 \pm 0,03$ мм и $1,17 \pm 0,02$ мм. Пыльники окрашены в ярко-розовый цвет. У образца № 1 их длина $0,37 \pm 0,003$ мм, а ширина $0,42 \pm 0,004$ мм; у образца № 2 длина пыльников равна соответственно $0,44 \pm 0,004$ и $0,47 \pm 0,004$ мм.

В стенке пыльника с преобладанием нормально сформированной пыльцы (рис. 2, а) выделяются эпидермис и эндотеций с фиброзными утолщениями клеточных стенок. Тапетум обычно отсутствует.

Дегенерирующие пыльцевые зерна у образца № 1 имеют длину полярной оси $13,80 \pm 0,18$ ($12,00-15,60$) мкм и экваториальный диаметр $16,43 \pm 0,17$ ($15,00-17,80$) мкм. У образца № 2 размеры этих пыльцевых зерен равны соответственно $13,42 \pm 0,15$ ($12,20-14,60$) мкм и $15,44 \pm 0,17$ ($14,20-17,20$) мкм. Таким образом, размеры дегенерирующих пыльцевых зерен у обоих образцов достоверно (при уровнях значимости, не превышающих 0,05) меньше, чем размеры нормально сформированной пыльцы.

Дегенерирующие пыльцевые зерна неравномерно окрашиваются ацетокармином, их цитоплазма бедна крахмалом, она сильно вакуолизирована (рис. 1, б), часто отходит от клеточных стенок (рис. 1, в). В то же время, как и нормально сформированные пыльцевые зерна, они являются двухклеточными. Сохранение ядер вегетативной и генеративной клеток, а также обычно довольно значительного объема цитоплазмы, указывают на неполную дегенерацию этих пыльцевых зерен.

Нити тычинок, в пыльниках которых преобладает дегенерирующая пыльца (ее содержание в отдельных случаях может достигать более 90% от общего количе-

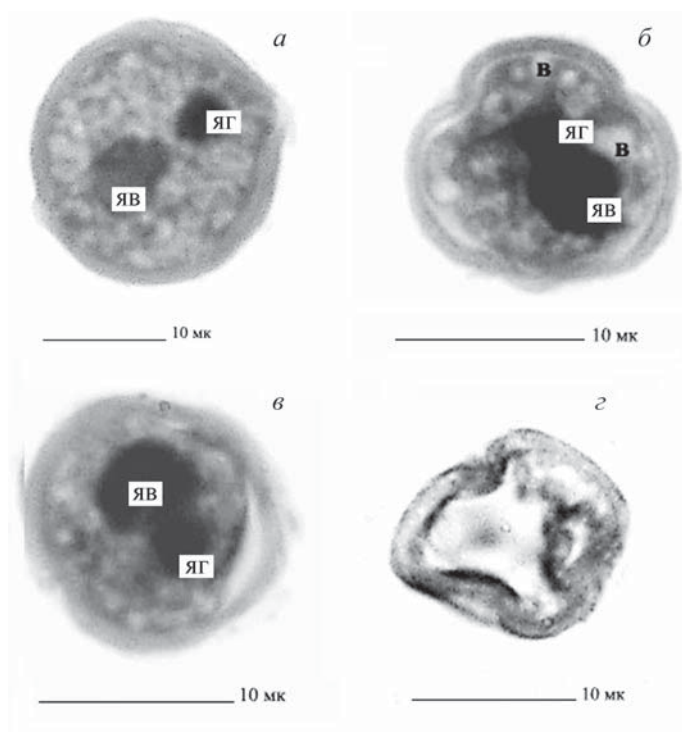


Рис. 1. Пыльцевые зерна *Spiraea salicifolia* L.: а – нормально сформированное пыльцевое зерно; б – дегенерирующее пыльцевое зерно с сильно вакуолизированной цитоплазмой; в – дегенерирующее пыльцевое зерно с цитоплазмой, отходящей от клеточной стенки; з – пыльцевое зерно, лишенное содержимого. Объектив 100 \times (яв – ядро вегетативной клетки; яг – ядро генеративной клетки; в – вакуоль)

ства пыльцы в пыльнике), у образца № 1 в наружном круге имеют длину 1,86 \pm 0,03 мм, а во внутреннем 1,02 \pm 0,02 мм. Таким образом, они достоверно не отличаются по длине от нитей тычинок с преобладанием нормальной пыльцы. В то же время у образца № 2 длина нитей таких тычинок достоверно меньше, чем у тычинок с нормальной пыльцой и составляет в наружном круге 1,45 \pm 0,02 мм, а во внутреннем – 1,00 \pm 0,02 мм.

Пыльники с дегенерирующей пыльцой также окрашены в ярко-розовый цвет. У образца № 1 их размеры (длина 0,37 \pm 0,004 мм, ширина 0,40 \pm 0,003 мм) достоверно не отличаются от размеров пыльников с нормальной пыльцой, а у образца № 2 они (соответственно 0,33 \pm 0,006 мм и 0,41 \pm 0,005 мм) достоверно меньше.

Стенки пыльников с дегенерирующей пыльцой состоят из тех же слоев, что и стенки пыльников с преобладанием нормально сформированной пыльцы, кроме того, в них присутствует тапетум, представленный вытянутыми клетками с темноокрашенным содержимым (рис. 2, б). Можно предположить, что для пыльников с преобладанием нормальной пыльцы характерна сравнительно ранняя резорбция тапетума, тогда как в пыльниках с дегенерирующей пыльцой его резорбция задерживается. Е.Л. Кордюм и Г.И. Глу-

щенко (1976) рассматривают это явление как одну из аномалий развития тапетума, типичных при стерилизации пыльников.

Пыльца, практически лишенная содержимого, отличается наиболее мелкими размерами. У образца № 1 ее полярная ось равна 13,42 \pm 0,16 (11,40 – 15,00) мкм, а экваториальный диаметр – 14,94 \pm 0,17 (13,00–17,00) мкм; у образца № 2 – соответственно 14,90 \pm 0,20 (12,60–16,40) мкм и 16,59 \pm 0,19 (15,40–18,00) мкм. Эти пыльцевые зерна почти не окрашиваются ацетокармином. Они не содержат запасных питательных веществ; цитоплазма деструктурирована и представляет собой лишь небольшой сгусток. Ядра вегетативной и генеративной клеток не выявляются (рис. 1, з). Пыльцевые зерна, лишенные содержимого, встречаются в пыльниках наряду с нормально сформированными.

Данные о соотношении нормально сформированных, дегенерирующих и лишенных содержимого пыльцевых зерен в исследованных пыльниках *Spiraea salicifolia* приведены в таблице.

Помимо дефектной пыльцы, у *S. salicifolia* отмечено также наличие дефектных пыльников. Содержимое их представляет собой единую темноокрашенную массу; лишь изредка наблюдаются отдельные пыльцевые зерна, сильно деформированные и лишенные содержимого (рис. 2, в). Иногда лишенным пыльцы оказывается не весь пыльник, а лишь одна из его половин (тек) или ее часть.

Нити тычинок с дефектными пыльниками у образца № 1 имеют длину 1,68 \pm 0,04 мм в наружном круге и 0,93 \pm 0,03 мм во внутреннем круге; у образца № 2 – соответственно 1,58 \pm 0,03 и 0,88 \pm 0,03 мм. Дефектные пыльники выделяются темно-коричневой или почти черной окраской. Их длина у обоих изученных образцов равна 0,22 \pm 0,006 мм, а ширина – 0,21 \pm 0,006 мм. Таким образом, и длина тычиночных нитей, и размеры пыльников у таких тычинок существенно меньше, чем у тычинок с преобладанием нормальной пыльцы. Строение стенок дефектных пыльников такое же, как у пыльников, содержащих пыльцу (рис. 2 в, з).

Можно предположить, что дегенерация пыльцы и последующее слипание ее в единую массу в этих пыльниках происходят на стадии образования микроспор или двухклеточной пыльцы (на это указывает наличие отдельных пыльцевых зерен). Данные о числе дефектных пыльников в исследованных цветках *S. salicifolia* приведены в таблице.

Таким образом, у *Spiraea salicifolia* L. наблюдаются следующие нарушения развития мужской генеративной сферы:

1) образование дефектной пыльцы: неполная дегенерация большинства пыльцевых зерен в пыльнике (отсутствие увеличения размеров, ослабленное накопление запасного крахмала, вакуолизация цитоплазмы и ее отход от клеточных стенок, этим явлениям сопут-

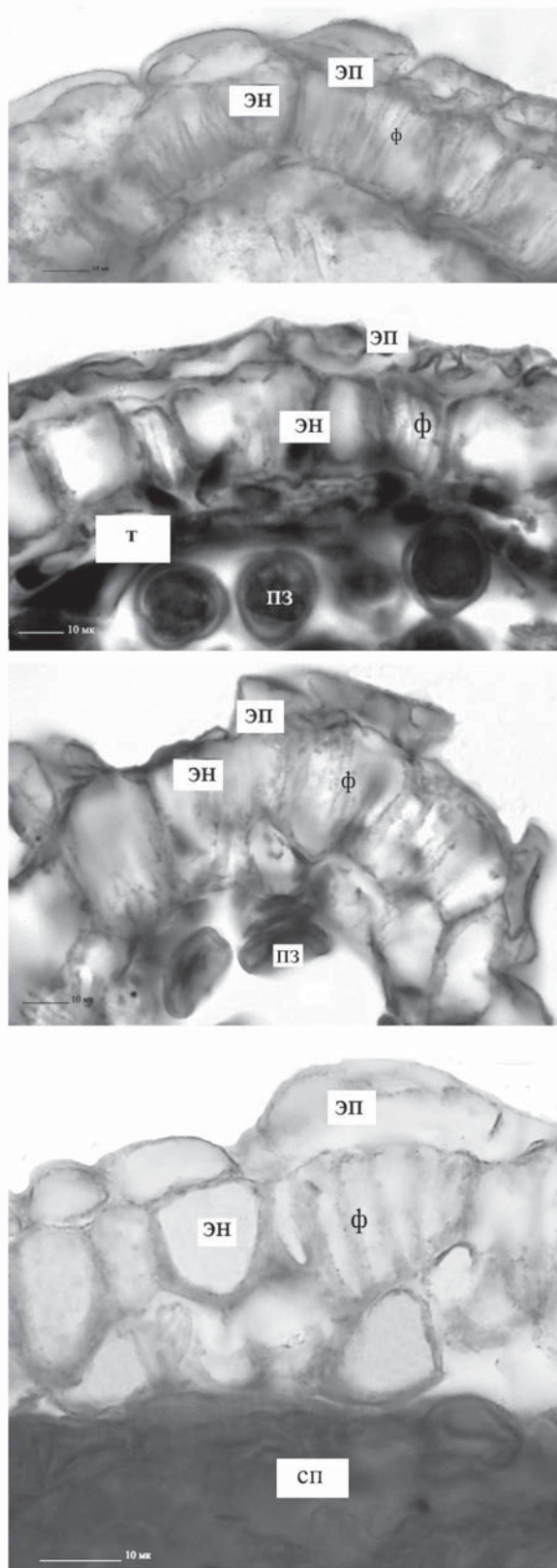


Рис. 2. Строение стенок пыльников *Spiraea salicifolia* L.: а – стенка пыльника с преобладанием нормально сформированной пыльцы; б – стенка пыльника с преобладанием дегенерирующей пыльцы; в, г – стенка дефектного пыльника. Объектив 60× (эп – эпидермис; эн – эндотеций; ф – фиброзное утолщение; т – тапетум; пз – пыльцевое зерно; сп – содержимое пыльника)

ствует задержка резорбции тапетума); полная дегенерация значительного числа пыльцевых зерен в пыльнике;

2) образование дефектных (стерильных) пыльников в результате слипания дегенерировавших пыльцевых зерен в единую массу.

Статистическая обработка данных с использованием критерия Манна–Уитни показала, что процентное содержание в пыльнике дефектной пыльцы (к ней отнесена как дегенерирующая пыльца, так и полностью лишенная содержимого) достоверно (при уровнях значимости, не превышающих 0,05) различается у разных образцов в течение одного сезона цветения, а у одного образца – в разные сезоны. В то же время по этому показателю не выявлено достоверных различий между кустами, принадлежащими к одному образцу (образец № 1, данные 2011 г.). Напротив, различия между соцветиями в пределах одного куста, по данным дисперсионного анализа, во всех случаях достоверны.

Иногда существенными оказываются различия по содержанию дефектной пыльцы между цветками, расположенными в верхней и нижней частях соцветия. Например, у соцветия 1 (2011 г., образец № 1, куст 1) в пыльниках цветков нижней части соцветия преобладала нормально сформированная пыльца, а в верхней – дегенерирующая (таблица).

Значения изучаемого показателя существенно различаются также и в пыльниках цветков, распускающихся в разные сроки. Так, у образца № 1 (2012 г.) в пыльниках цветков наиболее поздно распустившегося соцветия 4 процентное содержание пыльцы, лишенной содержимого, было достоверно выше, чем у соцветий, распустившихся раньше. Однако у образца № 2 в наиболее поздно распустившемся соцветии 5 значения этого показателя, напротив, были достоверно меньше, чем у более ранних соцветий (таблица).

Число дефектных (как полностью, так и частично лишенных пыльцы) пыльников в цветке также значительно различается у разных образцов в течение сезона, а у одного образца – в разные сезоны цветения. Так, у образца № 1 (куст 1) в 2011 г. были отмечены дефектные пыльники (главным образом в цветках соцветия 2), тогда как в 2012 г. они практически отсутствовали (таблица).

Число дефектных пыльников в цветке (так же, как и содержание дефектной пыльцы в пыльнике) достоверно не различается в цветках, принадлежащих к разным кустам одного образца (данные по образцу № 1, 2011 г.). Однако у разных соцветий в пределах одного куста значения этого показателя, как правило, различаются достоверно. В некоторых случаях число дефектных пыльников оказывается различным и у цветков, принадлежащих к разным частям одного соцветия. Например, в соцветии 2 (образец № 1, куст 2, 2011 г.) в цветках нижней части соцветия было достоверно больше дефектных пыльников, чем в верхней

(табл. 1). То же явление было отмечено и в соцветии 5 (образец 2, куст 1, 2012 г.) (таблица).

Число дефектных пыльников в цветке различно также и в соцветиях, распускающихся в разные сроки. Так, у образца № 2 в 2012 г в соцветиях более поздних сроков распускания (4 и 5) цветки содержали меньше дефектных пыльников, чем цветки соцветий 1, 2 и 3, распустившихся раньше (таблица).

Цветки в пределах соцветия или определенной его части (верхней или нижней) обычно наиболее близки по характеру и степени выраженности нарушений в мужской генеративной сфере. Однако наблюдаются и исключения, когда отдельные цветки в соцветии или его части по изучаемым показателям заметно отличаются от расположенных рядом с ними. Например, в нижней части соцветия 2 (образец № 1, куст 1, 2011 г.) 3 цветка из 25 исследованных (12%) имели более высокое процентное содержание дефектной пыльцы в пыльнике, чем остальные (таблица).

В ряде случаев в соцветии (верхней или нижней части) наблюдается лишь одно из нарушений в мужской генеративной сфере. Так, для соцветия 1 (образец № 1, куст 2, 2011 г.) характерно наличие пыльников с дегенерирующей пыльцой, для соцветия 2 (те же образец, куст и год) характерно наличие дефектных пыльников, лишенных пыльцы, а для соцветия 4 (образец № 1, куст 1, 2012 г.) – присутствие в пыльниках значительного (более 50%) количества пыльцы, лишенной содержимого. Однако у некоторых соцветий выявлено одновременное наличие нескольких нарушений. Например, цветки в соцветии 2 (образец 2, куст 1, 2012 г.) содержали значительное число дефектных пыльников, лишенных пыльцы; в пыльниках, содержавших пыльцевые зерна, преобладала дегенерирующая пыльца (табл. 1). В то же время отмечены части соцветий, состоящие из цветков, в которых практически отсутствуют нарушения в мужской генеративной сфере. Примером может служить нижняя часть соцветия 2 (образец № 2, куст 1, 2011 г.), где не выявлено ни одного цветка с дефектными пыльниками, а процент дефектной пыльцы в исследованных пыльниках не превышает критического (таблица).

На одном кусте *Spiraea salicifolia* могут располагаться как соцветия, объединяющие цветки со сравнительно сильными нарушениями в мужской генеративной сфере (различного характера), так и соцветия с цветками, практически не имеющими таких нарушений. Так, на кусте 2 (образец № 1, 2011 г.) соцветие 1 состояло из цветков, в пыльниках которых преобладала дегенерирующая пыльца. Цветки в соцветии 2 содержали значительное число дефектных пыльников. Дефектные пыльники наблюдались и в цветках из верхней части соцветия 3, тогда как в нижней его части нарушения в мужской генеративной сфере были выражены крайне слабо: пыльники, лишенные пыльцы, почти отсутствовали, а процентное содержание дефектной пыльцы в пыльниках не превышало критического (таблица).

Таким образом, у большинства исследованных нами частей соцветий (31 из 33) имеются или даже преобладают цветки с повышенным содержанием дефектной пыльцы в пыльниках, а также цветки с дефектными (стерильными) пыльниками, а иногда с тем и другим одновременно. Кроме того, нужно отметить, что даже в пыльниках цветков, характеризующихся наиболее слабыми нарушениями в мужской генеративной сфере, все же содержится небольшое число дефектных пыльцевых зерен. Следовательно, та или иная степень исследуемых нарушений наблюдается у абсолютного большинства изученных цветков *S. salicifolia*. Некоторые исследователи (Хохлов, Зайцева, 1971) рассматривают данные нарушения, начиная с увеличения количества дефектных пыльцевых зерен выше критического уровня, как степени редукции андроеца; следующая степень – стерилизация тычинок. По данным С.С. Хохлова и М.И. Зайцевой (1975), редукция андроеца, охватывающая цветки всех особей вида (которые различаются лишь по степени редукции), типична для такого варианта полового полиморфизма, как гинодиэция. Следовательно, полученные нами данные позволяют предположить у *Spiraea salicifolia* L. наличие варианта полового полиморфизма, характеризующегося указанным типом редукции андроеца. Необходимо также отметить, что цветки, практически не имеющие признаков его редукции, и цветки с различными степенями редукции у нее расположены на одном растении – это типично для гиномоноэции, тесно связанной с гинодиэцией (Демьянова, 1990). Однако для более точной характеристики полового полиморфизма у *S. salicifolia* необходимы детальные исследования женской генеративной сферы.

Выводы

У *Spiraea salicifolia* L. выявлены нарушения в мужской генеративной сфере, соответствующие последовательным степеням редукции андроеца: увеличению количества дефектной пыльцы сверх критического уровня в 11% (неполная дегенерация большинства пыльцевых зерен в пыльнике; полная дегенерация значительной части пыльцевых зерен в пыльнике) и стерилизации отдельных тычинок (образование пыльников, лишенных пыльцы).

Показано, что та или иная степень редукции андроеца присутствует у большинства изученных цветков *S. salicifolia*. В то же время конкретная степень редукции различна в зависимости от принадлежности цветков к разным популяциям; однако различия между кустами в пределах образца, принадлежащими к одной популяции, не были выявлены. Она зависит также от принадлежности цветков к разным соцветиям в пределах куста, от положения их в соцветии и от сроков цветения. Тип редукции андроеца,

Качество пыльцы и число дефектных пыльников в цветках *Spiraea salicifolia* L.

Год	Обра- зец	Номер куста	Номер со- цветия	Часть со- цветия	G,%	S,%	B,%	N,%	P, %	D,%	W,%	
2011	1	1	1	низ	88,54	0	11,46	28,00	0	0	0	
				верх	14,49	85,51	0	100	0	0	0	
			2	низ	95,24	0	4,76	12,00	100	37,66	28,65	
				верх	94,39	0	5,61	5,26	100	34,07	24,81	
			3	низ	70,15	0	29,85	52,00	0	0	0	
				верх	93,77	0	6,23	8,33	12,00	1,01	0,47	
			1	низ	9,10	90,90	0	100	8,00	0,55	0,4	
				верх	10,92	89,08	0	100	4,00	0,14	0	
		2	низ	95,24	0	4,76	12,00	95,83	32,51	30,72		
			верх	99,08	0	0,92	0	100	48,28	42,17		
		3	низ	99,80	0	0,20	0	0	0,42	0,13		
			верх	99,05	0	0,95	0	12,00	10,92	8,34		
		2	1	1	низ	98,15	0	1,85	0	75,00	15,93	11,76
					верх	98,18	0	1,82	0	90,91	27,27	22,97
				2	низ	98,77	0	1,23	0	0	0	0
					верх	98,91	0	1,09	0	16,00	0,53	0,26
2012	1	1	1	низ	62,21	0	37,79	100	4,00	0,12	0,12	
				верх	68,06	0	31,94	100	0	0	0	
			2	низ	62,16	0	37,84	96,00	8,00	0,12	0	
				верх	68,58	0	31,42	100	4,00	0,25	0,12	
			3	низ	62,92	0	37,08	96,00	0	0	0	
				верх	59,88	0	40,12	100	0	0	0	
			4	низ	54,21	0	45,79	100	0	0	0	
				верх	57,58	0	42,42	100	0	0	0	
	2	1	1	низ	95,05	0	4,95	16,00	100	55,27	45,01	
				верх	30,43	69,57	0	100	100	49,49	42,26	
			2	низ	56,47	43,53	0	96,00	100	42,41	35,77	
				верх	96,12	0	3,88	4,00	100	64,61	58,58	
			3	низ	93,48	0	6,52	12,00	100	71,71	62,13	
				верх	16,37	83,63	0	100	52,00	11,34	8,57	
			4	низ	76,00	24,00	0	72,00	56,00	10,49	8,23	
				верх	95,48	0	4,52	8,00	96,00	33,74	17,82	
5	низ	97,07	0	2,93	0	88,00	17,78	7,28				
	верх											

Обозначения. G – среднее число нормально сформированных пыльцевых зерен (% от общего количества пыльцы в пыльнике); S – среднее число дегенерирующих пыльцевых зерен (% от общего количества пыльцы в пыльнике); B – среднее число пыльцевых зерен, лишенных содержимого (% от общего количества пыльцы в пыльнике); N – процент цветков (от числа исследованных), в пыльниках которых процентное содержание дефектной пыльцы превышает критическое; P – процент цветков (от числа исследованных), имеющих дефектные пыльники; D – число дефектных пыльников в цветке (% от общего числа пыльников); W – в том числе пыльников, полностью лишенных пыльцы (% от общего числа пыльников в цветке).

выявленный у *S. salicifolia*, характерен для гинодиэции. Однако как цветки, лишенные явных признаков редукции, так и цветки с разной степенью редукции у изучаемого вида расположены на одном растении, а не на разных. Это типично для гиномо-

ноэции – варианта полового полиморфизма, тесно связанного с гинодиэцией. Для более точной характеристики полового полиморфизма у *S. salicifolia* необходимы детальные исследования женской генеративной сферы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арапатьян А.Г. Метод определения количества пыльцы // Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки. 1956. Т. 9. № 1. С. 91–96.
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. // Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М., 2006. 125 с.
- Демьянова Е.И. Гинодиэция // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб, 2000. Т. 3. С. 78–82.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений. Дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 1990. 347 с.
- Кордюм Е.Л., Глушченко Г.И. // Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев, 1976. 200 с.
- Куприянов П.Г., Жолобова В.Г. Уточнение понятий нормальная и дефектная пыльца в антоморфологическом методе // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975. Вып. 3. С. 47–52.
- Левецкая И.В., Самошкин Е.Н. Жизнеспособность пыльцы спиреи иволжистой и спиреи японской из различных экологических условий // ИВУЗ. Лесной журнал. 2009. № 2. С. 131–133.
- Меликян А.П. Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 73–75.
- Немова Е.М., Широкова Н.Г. Особенности опыления и завязывания плодов у *Spiraea media* Schmidt и *S. × arguta* Zabel в ГБС РАН // Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. М., 2011. Вып. 1. С. 82–89.
- Попович Г.Б. Ембріологічні особливості насінної репродукції деяких видів Spiraeoideae, Rosoideae (Rosaceae) із флори Українських Карпат. Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2010. 20 с.
- Пояркова А.И. *Aruncus* Adans. // Флора СССР. М.;Л., 1939. Т. 9. С. 309–312.
- Рыбин В.А. Цитологический метод в селекции плодовых. М., 1967. 216 с.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Программа и методика выявления апомиктических форм во флоре СССР // Бот. журнал. 1971. Т. 56. № 3. С. 369–377.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Исследование гинодиэции и возможности апомиксиса у некоторых видов семейства губоцветных // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975. Вып. 3. С. 3–16.
- Шипчинский Н.В. *Sibiraea* Maxim // Деревья и кустарники СССР. М.;Л., 1954. Т. 3. С. 268–269.
- Широкова Н.Г. Особенности репродуктивной биологии некоторых гибридов рода *Spiraea* (Rosaceae) в условиях ГБС РАН // Карпология и репродуктивная биология растений. Мат.-лы Всерос. науч. конф. М., 2011. С. 254–257.
- Шульгина В.В. Таволга – *Spiraea* L. // Деревья и кустарники СССР. М.;Л., 1954. Т. 3. С. 269–332.
- Jampolsky C., Jampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic plants // Bibliotheca genetica. Leipzig, 1922. Bd 3. P. 1–64.
- Stewart D.A., Barlow B.A. Intraspecific polyploidy and gynodioecism in *Psilotus obovatus* (Amaranthaceae) // Australian J. Bot. 1976. Vol. 24. N 2. P. 237–248.
- Stout A.B. Intersexes in *Plantago lanceolata* // Bot. Gaz. 1919. Vol. 68. N 2. P. 109–133.

Поступила в редакцию 24.09.13

INVESTIGATION OF THE MALE GENERATIVE ORGANS OF *SPIRAEA SALICIFOLIA* L. (SPIRAEOIDEAE; ROSACEAE) IN CONNECTION WITH POSSIBLE MANIFESTATIONS OF SEXUAL POLYMORPHISM

N.G. Shirokova

In *Spiraea salicifolia* L. flowers, there are found multiple abnormalities of the male generative organs corresponding to the gradual degrees of the androecium reduction: increasing of the amount of defective pollen grains (incomplete degeneration of most pollen grains in an anther; complete degeneration of a large amount of pollen grains in an anther) and formation of sterile anthers. Some degree of the androecium reduction is shown to be present in most of the studied flowers of *S. salicifolia*. This mode of reduction is known to be typical for gynodioecy. But in *S. salicifolia*, both flowers without distinct androecium reduction and flowers with its different degrees are situated on one plant which is rather a characteristic of gynomonoeicy – a kind of sexual polymorphism closely connected with gynodioecy.

Key words: *Spiraea salicifolia*, Spiraeoideae, pollen, sexual polymorphism.

Сведения об авторе: Широкова Нина Глерьевна – сопр. кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (nn9346@pochta.ru).