

УДК 581.4/581.5

**ИССЛЕДОВАНИЕ СТЕПЕНИ РЕДУКЦИИ МУЖСКОЙ
ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ В ЦВЕТКАХ
SPIRAEA SALICIFOLIA L. (ROSACEAE) В СВЯЗИ
СО СТЕПЕНЬЮ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ В МЕСТАХ
ЕЕ ПРОИЗРАСТАНИЯ**

Н.Г. Широкова¹

Исследованы показатели, характеризующие степень редукции мужской генеративной сферы в цветке (содержание дефектной пыльцы в пыльнике; содержание пустой пыльцы в пыльнике; общее число стерильных пыльников в цветке; число полностью стерильных пыльников в цветке), и частоту ее проявления в соцветиях (число цветков с повышенным содержанием дефектной пыльцы; число цветков со стерильными пыльниками; общее число цветков с нарушениями в мужской сфере) у *Spiraea salicifolia* L., произрастающей в условиях различной влажности почвы. Показано, что эти результаты существенно различаются, однако это не связано со степенью влажности почвы в месте произрастания растений.

Ключевые слова: *Spiraea salicifolia*, цветок, мужская генеративная сфера, половой полиморфизм, влажность почвы.

Проявления полового полиморфизма у представителей рода *Spiraea* L. изучены слабо. Однако у нескольких его видов (Шульгина, 1954) наряду с обоеполыми отмечены также раздельнополые цветки. У *S. blumei* G. Don (Sun et al., 1997) выявлены такие нарушения в мужской генеративной сфере цветка, как низкая фертильность пыльцы и даже полное отсутствие ее в пыльнике. Известно, что это явление рассматривается некоторыми исследователями (Stout, 1919; Хохлов, Зайцева, 1975) как предпосылка редукции мужской генеративной сферы цветка, что характерно для ряда вариантов полового полиморфизма. Таким образом, имеющиеся литературные данные дают возможность предположить наличие полового полиморфизма (или хотя бы тенденции к его проявлению) и у других видов *Spiraea*.

Значительный интерес для изучения в данном направлении представляет *Spiraea salicifolia* L. Действительно, многие исследователи (Алехина, 2008; Левицкая, Самошкин, 2009; Попович, 2010) отмечают у нее низкую жизнеспособность пыльцы и повышенное содержание дефектных пыльцевых зерен. Возможно, что, как и у *S. blumei*, эти нарушения свидетельствуют о редукции мужской генеративной сферы цветка.

В связи с этим нами было проведено детальное исследование мужской генеративной сферы у *S. salicifolia*, произрастающей в условиях интродукции в ГБС РАН, Ботаническом саду МГУ (Широкова, 2015), а также в природных местообитаниях г. Томск и его окрестностей (Широкова, 2018). При этом у большинства исследованных цветков (как в условиях интродукции, так и в природных местообитаниях) были выявлены нарушения в мужской сфере, рассматриваемые как признаки ее редукции, а именно: повышенное содержание дефектной (мелкой, дегенерирующей и лишенной содержимого) пыльцы в пыльниках, а также частично или полностью стерильные пыльники. Однако не было обнаружено ни одного цветка, имеющего только пыльцу, лишенную содержимого, или только полностью стерильные пыльники и функционирующего исключительно как женский. Это указывает на слабую степень редукции мужской генеративной сферы во всех исследованных цветках.

Степень выраженности редукции (число дефектных пыльцевых зерен в пыльнике, стерильных пыльников в цветке) и частота ее проявлений (число цветков в соцветии, имеющих нарушения в мужской генеративной сфере) значи-

¹ Широкова Нина Глерьевна – инженер-лаборант Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра биологической эволюции, канд. биол. наук (ngs9346@gmail.com).

тельно отличались у разных интродуцированных образцов, у кустов в пределах образца и у разных соцветий в пределах куста; в разные годы у одного и того же куста показатели также различались. У *S. salicifolia*, произрастающей в природных местообитаниях Томска и его окрестностей, эти показатели были различными также и в разных местообитаниях.

Известно, что соотношение цветков разных половых форм в популяции в определенной степени лабильно даже у видов, характеризующихся четко выраженным половым полиморфизмом, что связано с действием многих внешних факторов. В частности, большое число работ посвящено связи между лабильностью проявлений полового полиморфизма и степенью влажности почвы.

Методические подходы, применяемые в исследованиях на данную тему, не одинаковы. Так, измерение процентного содержания влаги в почве проводилось лишь в некоторых из работ – однократно (Ashman, 1999) или несколько раз в течение сезона цветения и плодоношения (Caruso, Case, 2007). В ряде исследований опыты были выполнены на растениях, естественно произрастающих (Демьянова, Пономарев, 1979; El-Keblawy, 1995; Годин, 2014) или искусственно высаженных (Costich, 1995) в разных местообитаниях, заведомо различавшихся по степени засушливости. Опыты проводились также в течение нескольких сезонов, различавшихся по количеству осадков (Демьянова, 1981). В работе С.Д. Freeman и J.J. Vitale (1985) изучаемые растения были высажены в вегетационные камеры с разным режимом увлажнения.

Данные, полученные в результате проведенных исследований, различны. У некоторых гинодицичных видов, таких как *Fragaria virginiana* Duchesne, *Lobelia siphilitica* L. (Ashman, 1999; Caruso, Case, 2007), женские растения чаще встречаются в местах с более низкой влажностью почвы. Однако, согласно другим данным (Демьянова, Пономарев, 1979; Демьянова, 1981; Freeman, Vitale, 1985; Costich, 1995; El-Keblawy, 1995; Годин, 2014), доля женских растений и женских цветков на растениях оказывается более высокой именно в условиях большей влажности.

Значительный интерес представляет исследование связи между степенью редукции мужской генеративной сферы (как тенденции к половому полиморфизму) в цветках *Spiraea salicifolia* L. и степенью влажности почвы в местах ее произрастания.

Цель работы состояла в общей оценке степени редукции мужской генеративной сферы, выявлении различий по степени редукции мужской сферы в цветках и частоте ее проявлений в соцветиях растений, произрастающих в пределах одного местообитания (чтобы исключить возможное влияние других факторов среды), но в условиях разной влажности почвы. Требовалось также оценить наличие связи между выявленными различиями и степенью влажности почвы в местах произрастания растений.

Материал и методика

Работа была выполнена в 2018 г. в расположенном в окрестностях Томска сосновом лесу с примесью кедра на подзолистой почве. В опыт было включено 8 кустов *Spiraea salicifolia* L. На каждом из кустов было отмечено по одному соцветию. С отмеченных растений за сутки до распускания однократно были собраны и зафиксированы 70%-м этанолом цветки (как правило, в количестве 25), находящиеся на стадии бутонов и расположенные на паракладях 1-го и 2-го порядков в нижней части соцветия. Одновременно с этим из-под корней каждого куста брали пробу почвы для оценки содержания в ней влаги. Определение проводили методом нагревания навески почвы (Практикум по агрохимии, 2001).

Из зафиксированных цветков извлекали пыльники и изготавливали препараты, окрашенные ацетокармином. На каждом препарате просматривали, как правило, 300 пыльцевых зерен. При этом подсчитывали процентное содержание в пыльнике нормально сформированных, мелких и дегенерирующих, а также лишенных содержимого пыльцевых зерен; критерии разделения пыльцы на указанные категории изложены в предыдущих работах (Широкова, 2015; 2018). Определяли также общее процентное содержание дефектной (мелкой, дегенерирующей и пустой) пыльцы в пыльнике.

В цветках подсчитывали число полностью и частично стерильных (т.е. лишенных пыльцы) и нормальных пыльников. В соцветиях определяли число цветков с повышенным, т.е. превышающим 11% от общего количества пыльцы в пыльнике (Куприянов, Жолобова, 1975), содержанием дефектной пыльцы, а также число цветков, содержащих стерильные пыльники, и общее число цветков, имеющих признаки редукции мужской генеративной сферы. При статистической обработке данных был использован пакет программ STATISTICA 6,0 для Windows.

Результаты и их обсуждение

Содержание влаги в почве. Процентное содержание почвенной влаги в местах непосредственного произрастания исследуемых кустов *Spiraea salicifolia* варьировало в широких пределах. В условиях наименьшей влажности находился куст 4, а наибольшей – куст 8.

Редукция мужской генеративной сферы. Как показали более ранние исследования (Широкова, 2018), в цветках *S. salicifolia*, произрастающей в Томске и его окрестностях, наблюдаются два основных типа редукции мужской генеративной сферы: дегенерация пыльцевых зерен и стерилизация пыльников. Однако для цветков, исследованных в 2018 г., оказались характерными наиболее слабые проявления обоих типов. Так, признаками первого из них были в основном уменьшенные размеры пыльцевых зерен и неполная их дегенерация; пыльца, полностью лишенная содержимого, наблюдалась в сравнительно небольших количествах. Стерильность пыльника чаще всего проявлялась как отсутствие пыльцы в небольшом его фрагменте; реже стерильными оказывались одна из его половинок (тек) или пыльник целиком. Конкретная степень выраженности редукции мужской сферы, которую количественно ха-

рактеризуют показатели DP; EP; DA; EA (табл. 1) существенно различается в цветках из соцветий с разных кустов. Так, минимальная средняя общая доля дефектных (мелких, дегенерирующих и лишенных содержимого) пыльцевых зерен отмечена в цветках с куста 1, а максимальная – в цветках с куста 4 (табл. 1). У цветков с кустов 2, 3, 6 и 7 значения этого показателя варьируют в очень широких пределах, особенно в соцветии с куста 3 – от 0 до 100% (табл. 2).

Наименьшая средняя доля пыльцевых зерен, лишенных содержимого, выявлена в цветках с куста 8, а наибольшая – в цветках с куста 5 (табл. 2). Стерильные (частично или целиком) пыльники полностью отсутствуют в цветках с кустов 4 и 5, а их максимальная средняя доля отмечена в цветках с куста 7 (табл. 2). Те или иные проявления редукции мужской генеративной сферы были выявлены во всех исследованных соцветиях и в большинстве (64%) исследованных цветков. Известно, что нарушения развития мужской генеративной сферы, происходящие в цветках всех растений вида, характерны для гинодиэции (Хохлов, Зайцева, 1971; 1975) и тесно с ней связанной (Dufay, Lahiani, Brachi, 2010) гиномоноэции. Полученный результат

Таблица 1

Показатели, характеризующие степень редукции мужской генеративной сферы у цветков *Spiraea salicifolia* в соцветиях с разных кустов

Куст	Соцветие	DP, %		EP, %		DA, %		EA, %	
		М	min-max	М	min-max	М	min-max	М	min-max
1	1	0,6	0–2,7	0,6	0–2,7	1,6	0-100	0	–
2	1	8,4	0–99,7	0,5	0–1,7	0,1	0–2,9	0	–
3	1	26,3	0–100	2,0	0–9,0	1,3	0–10,5	0,7	0–5,3
4	1	99,9	99,3–100	1,00	0–3,0	0	–	0	–
5	1	3,4	0,3–15,4	2,2	0–14,0	0	–	0	–
6	1	33,2	0,3–83,3	0,7	0–3,0	2,2	0–36,7	1,1	0–16,7
7	1	58,6	2,3–98,7	0,5	0–2,7	1,3	0–11,1	0,4	0–5,5
8	1	1,4	0–12,3	0,4	0–2,7	1,6	0–21,7	0	–

М – среднее значение показателя; DP – процентное содержание дефектных (мелких, дегенерирующих и лишенных содержимого) пыльцевых зерен от общего количества пыльцы в пыльнике; EP – процентное содержание пыльцевых зерен, лишенных содержимого, от общего количества пыльцы в пыльнике; DA – общее число полностью и частично стерильных пыльников (процентное содержание от общего числа пыльников в цветке); EA – число полностью стерильных пыльников (% от общего числа пыльников в цветке).

Т а б л и ц а 2

Показатели, характеризующие частоту проявлений редукции мужской сферы в соцветиях *S. salicifolia* с разных кустов

Куст	соцветие	FLDP, %	FLSA, %	FLT, %
1	1	0	24,0	24,0
2	1	8,0	4,0	12,0
3	1	33,3	20,8	45,8
4	1	100	0	100
5	1	9,1	0	9,1
6	1	56,0	12,0	60,0
7	1	80,0	24,0	88,0
8	1	4,0	16,0	20,0

FLDP, % – количество цветков, содержащих повышенное количество дефектной пыльцы, в соцветии (процентное содержание от общего числа исследованных цветков); FLSA, % – количество цветков, имеющих стерильные пыльники, в соцветии (процентное содержание от общего числа исследованных цветков); FLT, % – общее количество цветков с признаками редукции мужской генеративной сферы, в соцветии (процентное содержание от общего числа исследованных цветков).

согласуется с данными ранее проведенных наблюдений (Широкова, 2015; 2018).

Частота проявлений редукции (т.е. число цветков в соцветии, имеющих одно из нарушений в мужской сфере или оба нарушения вместе) существенно различалась у соцветий с разных кустов. Так, цветки с повышенным содержанием дефектной пыльцы полностью отсутствовали в соцветии с куста 1, тогда как в соцветии с куста 4 их доля достигала 100%. Цветки со стерильными пыльниками отсутствовали в соцветиях с кустов 4 и 5, а максимальная доля таких цветков (24%) наблюдалась в соцветиях с кустов 2 и 7. Оба типа нарушений (повышенное содержание дефектной пыльцы и стерильные пыльники) были отмечены в соцветиях с кустов 2, 3, 6, 7 и 8 (табл. 2).

Общее число цветков с проявлениями редукции мужской генеративной сферы у исследованных соцветий варьировало в широких пределах – от 9,1 до 100% (табл. 2).

Наибольшая степень выраженности редукции мужской генеративной сферы – 99,9% дефектной (мелкой и дегенерирующей) пыльцы (табл. 1), а также наибольшая частота ее проявлений – у 100% исследованных цветков (табл. 2) – выявлена в соцветии с куста 4, произраставшем при наименьшей влажности почвы (табл. 3). Однако цветки в соцветии с куста 1, также находившегося в условиях низкой влажности (табл. 3), напротив, содержат малое количество дефектной пыльцы

(табл. 2). Следует отметить, что для куста 1 значения этого показателя, как и показателей, характеризующих частоту проявления редукции мужской сферы, сравнительно близки к соответствующим показателям для цветков с куста 8 (табл. 2, 3), произраставшего в наиболее влажном месте (табл. 3).

Цветки с кустов 5 и 7, находившихся в почти одинаковых по влажности почвы (табл. 3) условиях, значительно различаются как по процентному содержанию дефектной пыльцы в пыльниках (табл. 1), так и по частоте проявлений редукции мужской сферы (табл. 2). На отсутствие линейной связи между содержанием влаги в почве

Т а б л и ц а 3

Степень влажности почвы в местах произрастания исследуемых кустов *Spiraea salicifolia*

Куст	Соцветие	W, %
1	1	6,3
2	1	12,4
3	1	9,9
4	1	3,7
5	1	23,1
6	1	19,5
7	1	23,7
8	1	46,4

W – содержание влаги в почве (в % от массы навески почвы).

и показателями, характеризующими степень редукции мужской генеративной сферы и частоту ее проявления, указывают и достоверно не отличающиеся от 0 (при уровнях значимости, не превышающих 0,05) значения непараметрического коэффициента корреляции Спирмена.

Выводы

1. Конкретная степень редукции мужской сферы и частота ее проявлений существенно различаются в соцветиях с разных кустов в пределах одного местообитания.

2. Выявленные различия не связаны со степенью влажности почвы в местах произрастания растений.

Автор выражает искреннюю признательность за проявленное внимание и помощь, оказанную при поиске растений и обработке материала, сотрудникам Томского государственного университета: профессору Александру Леоновичу Эбелю, Алексею Сергеевичу Прокопьеву, Татьяне Николаевне Катаевой, Александру Александровичу Кузнецову, Татьяне Валерьевне Раудиной и Ивану Викторовичу Крицкову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Алехина И.В. Биологическое разнообразие в роде Спирея Южного Нечерноземья РФ и перспективы его использования при создании лесопарковых ландшафтов и озеленении населенных мест. Дис. ... канд. с.-х. наук. Брянск, 2008. 167 с. [Alyokhina I.V. Biologicheskoe raznoobrazie v rode Spireya Yuzhnogo Nечernozem'ya RF i perspektivy ego ispol'zovaniya pri sozdaniі lesoparkovykh landshaftov i ozelenenii naselennykh mest. Dis. ... kand. s.-kh. nauk. Bryansk, 2008. 167 s.].
- Годин В.Н. Половая структура популяций *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в Кузнецком нагорье // Растительный мир Азиатской России. 2014. № 3 (15). С. 39–43 [Godin V.N. Polovaya struktura populyatsii *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) v Kuznetskom nagor'e // Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii. 2014. № 3 (15). S. 39–43].
- Демьянова Е.И., Пономарёв А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэичных и двудомных растений лесостепи Урала // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1017–1024 [Dem'yanova E.I., Ponomaryov A.N. Polovaya struktura prirodnykh populyatsii ginodietsichnykh i dvudomnykh rastenii lesostepi Urala // Bot. zhurn. 1979. T. 64. № 7. S. 1017–1024].
- Демьянова Е.И. К изучению гинодиэции в роде *Stellaria* // Экология опыления растений. Пермь, 1981. С. 28–41 [Dem'yanova E.I. K izucheniyu ginodietsii v rode *Stellaria*. // Ekologiya opyleniya rastenii. Perm', 1981. S. 28–41].
- 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 [Kupriyanov P.G., Zholobova V.G. Utochnenie ponyatii normal'naya i defektnaya pyl'tsa v antmorfolozhicheskom metode // Apomiksiz i tsitoembriologiya rastenii. Saratov, 1975. Vyp. 3. S. 47–52].
- Левицкая И.В., Самошкин Е.Н. Жизнеспособность пыльцы спиреи иволистной и спиреи японской из различных экологических условий // ИВУЗ. Лесной журнал. 2009. № 2. С. 131–133 [Levitskaya I.V., Samoshkin E.N. Zhiznesposobnost' pyl'tsy spirei ivolistnoi i spirei yaponskoi iz razlichnykh ekologicheskikh uslovii // IVUZ. Lesnoi zhurnal. 2009. № 2. S. 131–133].
- 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. [Popovich G.B. Embriologichni osoblivosti nasinnoi reproduksii deyakikh vidiv Spiraeoideae, Rosoideae (Rosaceae) iz flori Ukraїns'kikh Karpat. Avtoreferat dis. na zd. nauk. st. kand. biol. nauk. Kiїv, 2010. 20 s.].
- Практикум по агрохимии. М., 2001. 689 с. [Praktikum po agrokhimii. M., 2001. 689 s.].
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Программа и методика выявления апомиктичных форм во флоре СССР // Бот. Журн., 1971. Т. 56. № 3. С. 369–377 [Khokhlov S.S., Zaitseva M.I. Programma i metodika vvyavleniya apomiktichnykh form vo flore SSSR // Bot. Zhurn. 1971. T. 56. № 3. S. 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 [Khokhlov S.S., Zaitseva M.I. Issledovanie ginodietsii i vozmozhnosti apomiksisa u nekotorykh vidov semeistva губоцветных // Apomiksiz i tsitoembriologiya rastenii. Saratov. 1975. Vyp. 3. S. 3–16].
- Широкова Н.Г. Исследование мужской генеративной сферы у *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) в связи с возможными проявлениями полового полиморфизма. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. Вып. 1. С. 80–86 [Shirokova N.G. Issledovanie muzhskoi generativnoi sfery u *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) v svyazi s vozmozhnymi proyavleniyami polovogo polimorfizma. // Byul. MOIP. Otd. biol. 2015. T. 120. Vyp. 1. S. 80–86].
- Широкова Н.Г. Исследование редукции мужской генеративной сферы в связи с проявлениями полового полиморфизма у *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) в природных местообитаниях г. Томск и его окрестностей. Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2018. Т. 123. Вып. 1. С. 71–77 // [Shirokova N.G. Issledovanie reduksii muzhskoi generativnoi sfery v svyazi s proyavleniyami polovogo polimor-

- fizma u *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) v prirodnykh mestoobitaniyakh g. Tomsk i ego okrestnostei. Byul. MOIP. Otd. Biol. 2018. T. 123. Vyp. 1. S. 71–77].
- Шульгина В.В. Таволга – *Spiraea* L. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1954. Т. 3. С. 269–332 [Shul'gina V.V. Tavolga – *Spiraea* L. // Derev'ya i kustarniki SSSR. M.; L., 1954. T. 3. S. 269–332].
- Ashman T.-L. Determinants of sex allocation in a gynodioecious wild strawberry: implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism // J. Evol. Biol. 1999. Vol. 12. N 3. P. 648–61.
- Caruso C.M., Case A.L. Sex ratio variation in gynodioecious *Lobelia siphilitica*: effects of population size and geographic location // J. Evol. Biol. 2007. Vol. 20. N 4. P. 1396–1405.
- Costich D.E. Gender specialization across a climatic gradient: Experimental comparisons of monoecious and dioecious *Ecballium* // Ecology. 1995. Vol. 76. N 4. P. 1036–1050.
- Dufay M., Lahiani E., Brachi B. Gender variation and inbreeding depression in gynodioecious-gynomonoecious *Silene nutans* (Caryophyllaceae) // Int. J. of Plant Sciences. 2010. Vol. 171. N 1. P. 53–62.
- El-Keblawy A., Lowett Doust J., Shaltout K.H. Labile sex expression and dynamics of gender in *Thymeleya hirsuta*. // Ecoscience. 1995. Vol. 2. N 1. P. 55–66.
- Freeman C.D., Vitale J.J. The influence of the environment on the sex ratio and fitness of spinach // Bot. Gaz. 1985. Vol. 146. N P. 137–142.
- Stout A.B. Intersexes in *Plantago lanceolata* // Bot. Gaz. 1919. Vol. 68. N 2. P. 109–133.
- Sun B.Y., Kim T.-J., Kim C.H. A biosystematical study on polyploidy populations of the genus *Spiraea* (Rosaceae) in Korea // J. Plant Biol. 1997. Vol. 40. N 4. P. 291–297.

Поступила в редакцию / Received 16.03.2018
Принята к публикации / Accepted 30.10.2018

INVESTIGATION OF THE EXTENT OF THE MALE GENERATIVE SPHERE REDUCTION IN THE FLOWERS OF SPIRAEA SALICIFOLIA L. (ROSACEAE) IN CONNECTION WITH THE DEGREE OF SOIL MOISTURE IN THE SITES OF ITS GROWTH

N.G. Shirokova¹

Characteristics of the extent of the flower male generative sphere reduction (contents of defective pollen in an anther; contents of empty pollen in an anther; total number of sterile anthers in a flower; number of completely sterile anthers in a flower) and frequency of its manifestations (number of flowers with increased contents of defective pollen in an inflorescence; number of flowers with sterile anthers in an inflorescence; total number of flowers with male sphere abnormalities in an inflorescence) were studied in *Spiraea salicifolia* L., growing in different soil moisture conditions. The characteristics were found to differ significantly. However, these differences were proved not to be connected with the degree of soil moisture in the site of plant's growth.

Key words: *Spiraea salicifolia*, flower, male generative sphere, sexual polymorphism, soil moisture.

¹ Shirokova Nina Glerevna, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (ngs9346@gmail.com).