

УДК 581.4/581.5

## ИЗУЧЕНИЕ ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ СТЕПЕНЯМИ РАЗВИТИЯ МУЖСКОЙ И ЖЕНСКОЙ ГЕНЕРАТИВНЫХ СФЕР ЦВЕТКА *SPIRAEA SALICIFOLIA* L. (ROSACEAE) ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ Г. ТОМСК

Н.Г. Широкова<sup>1</sup>

Проведено исследование мужской и женской генеративных сфер цветка *Spiraea salicifolia* L. из окрестностей г. Томск. Результаты сопоставлены с данными, полученными ранее для *S. salicifolia* из ГБС РАН и Ботанического сада МГУ. Как и у этих образцов, у *S. salicifolia* из Томска практически не было обнаружено проявлений редукции женской генеративной сферы. В то же время у нее была выявлена тенденция к отрицательной зависимости между содержанием дефектной пыльцы в пыльнике и некоторыми показателями, характеризующими степень развития женской генеративной сферы. Это отличает ее от ранее изученных образцов, у которых отсутствовали корреляции между показателями, отражающими степень нарушений в мужской генеративной сфере, и характеристиками степени развития женских генеративных органов.

**Ключевые слова:** половой полиморфизм, *Spiraea salicifolia*, пыльца, пыльники, плодолостики.

Известно, что видам, для которых характерен половой полиморфизм, свойственно большое разнообразие его проявлений. Так, у разных популяций или рас одного вида (Кордюм, Глущенко, 1976; Sun et al., 1997) и даже в пределах одной его популяции (Старшова, 1996; Koelewijn, van Damme, 1996; Dufay et al., 2010) нередко наблюдаются различные варианты полового полиморфизма. Кроме того, в пределах одного варианта полиморфизма соотношение цветков или растений, относящихся к различным половым типам (мужскому, женскому, обоеполюму), в определенной степени лабильно и связано с действием многих внешних и внутренних факторов (Кордюм, Глущенко, 1976; Демьянова, Пономарев, 1979; Верещагина, 1980; Abbott, Schmidt, 1985; Koelewijn, van Damme, 1996; Ashman, 1999; Caruso, Case, 2007; Alonso et al., 2007).

К числу факторов, определяющих разнообразие проявлений полового полиморфизма, относится связь между степенью развития мужской и женской генеративных сфер цветка. Показано, что у некоторых видов эта связь является обратной, например, нарушения развития женской генеративной сферы встречаются в цветках с нормально развитыми пыльниками и пыльцой (Юрцева, Фи-

лософова, 1969; Демьянова, 1990; Ashman, 2003). Такая связь отмечена даже у вида с обоеполыми цветками (*Campanula rapunculoides* L.) и проявляется в отрицательной зависимости между числом пыльцевых зерен в пыльнике и числом семян в завязи. (Vogler et al., 1999). Однако в ряде случаев между показателями, характеризующими степень развития мужской и женской функций цветка, напротив, наблюдается прямая связь (Демьянова, Клименко, 2011; Robertson et al., 1994).

Для характеристики степени развития мужской генеративной сферы цветка используются следующие показатели: число пыльцевых зерен на цветок, число фертильных пыльцевых зерен на цветок и длина тычиночных нитей. Развитие женской генеративной сферы характеризуется отношением числа завязавшихся плодов к числу цветков, числом семян на цветок (завязь), длиной столбика (стилодия), размером (длиной и шириной) завязи, размером и массой семени, числом проросших семян на цветок (Годин, Басаргин, 2007; Ashman, 1992; 2003; Atlan et al., 1992; Robertson et al., 1994; Klinkhammer, Van-de Veen-van Wijk, 1999; Vogler et al., 1999). Различия в значениях этих показателей могут быть обусловлены редукцией андроцея в пестичных цветках и гинецея в тычиночных. Так,

<sup>1</sup> Широкова Нина Глерьевна, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра биологической эволюции (ngs9346@gmail.com).

у *Potentilla bifurca* L., для которой характерен половой полиморфизм, размеры рыльца, стилодия и завязи в тычиночных цветках в два раза меньше, чем в пестичных (Годин, Басаргин, 2007).

В работах, посвященных половому полиморфизму, размеры элементов андрогцея и гинецея, а также их отдельных частей – тычиночных нитей, завязей, стилодиев (столбиков) и рылец – обычно измеряются однократно, без учета их возможных изменений с возрастом цветка. Однако их последовательное измерение в цветках разных возрастов позволило бы отличить проявления редукции этих элементов от изменений в размерах, вызванных временным замедлением роста.

Несмотря на то, что проблемы полового полиморфизма часто привлекают внимание исследователей, многие виды до сих пор остаются не исследованными в этом отношении. К их числу принадлежит большинство представителей рода *Spiraea*. Однако известно, что у *S. bella* Sims наряду с обоеполыми встречаются также раздельнополые – мужские и женские цветки (Шульгина, 1954). У *S. blumei* G. Don (наряду с популяцией, состоящей только из обоеполых растений) выявлена популяция, в которой некоторые растения имеют цветки, полностью лишённые пыльников, а пыльца цветков остальных растений отличается низкой жизнеспособностью (Sun et al., 1997). Это явление рассматривается исследователями (Хохлов, Зайцева, 1975; Stout, 1919) как признак редукции мужской генеративной сферы цветка и предпосылка к редукции андрогцея, типичной для ряда вариантов полового полиморфизма

Была изучена (Широкова, 2015) мужская генеративная сфера у *S. salicifolia*, произрастающей в ГБС РАН (образец привезен из окрестностей г. Советская Гавань, Хабаровский край) и в Ботаническом саду МГУ (образец доставлен из окрестностей заповедника «Кедровая Падь», Приморский край). При этом у обоих изученных образцов были обнаружены проявления редукции мужской генеративной сферы цветка – повышенное содержание дефектной пыльцы в пыльнике и стерильные (т.е. частично или полностью лишённые пыльцы) пыльники. В то же время признаков редукции женской генеративной сферы ни у одного из образцов не наблюдалось (Широкова, 2016).

Для более полной характеристики разнообразия проявлений полового полиморфизма, в частности соотношения между степенями развития мужской и женской генеративных сфер цветка, необходимо исследование представителей других популяций *S. salicifolia*.

Цель настоящей работы состояла в совместном изучении мужской и женской сфер цветка *S. salicifolia*, произрастающего в окрестностях г. Томск, и сопоставление полученных результатов с данными исследований, проведенных ранее в ГБС РАН и Ботаническом саду МГУ.

### Задачи работы

1. Выявление возможных признаков редукции женской генеративной сферы цветка *S. salicifolia* и их связи с нарушениями в мужской сфере. Редукция рассматривается как значительное уменьшение размеров частей плодолистика и семяпочек (не менее чем вдвое по сравнению с максимальным из отмеченных значений), не обусловленное временным отставанием в росте и сохраняющееся до увядания цветка. Кроме того, к проявлениям редукции относится отсутствие семяпочек в завязи или сокращение их числа до одной.

2. Оценка взаимосвязи между показателями, характеризующими состояние мужской и женской генеративных сфер цветка.

### Материал и методика

Материал был собран в 2019 г. в сосновом (с примесью кедра) лесу, расположенном в окрестностях г. Томск. На пяти кустах были отмечены соцветия (по одному или два на каждом кусте), цветки которых собирали и фиксировали 70%-м спиртом в следующих возрастах: бутоны за сутки до распускания, только что распутившиеся цветки и цветки в возрасте пяти дней после распускания (по нашим наблюдениям, к этому сроку цветки обычно увядают). Размер выборки для каждого возраста составлял не менее 15 бутонов или цветков.

Для характеристики степени развития женской генеративной сферы использовали следующие показатели: длина стилодия; длина завязи; ширина завязи; ширина рыльца; число семяпочек в завязи; длина семяпочки; ширина семяпочки. Длину стилодия, длину и ширину завязи, а также ширину рыльца измеряли у каждого плодолистика в цветке. В завязи каждого плодолистика подсчитывали число семяпочек и определяли длину и ширину наиболее крупной и наиболее мелкой из них. Для каждого показателя определяли минимальное и максимальное значения, а также вычисляли среднее. В случае двукратного и более различия между минимальным и максимальным значениями считали возможным отставание в росте у некоторых элементов гинецея. Двукратное различие было принято

в качестве критического на основании данных В.Н. Година и Е.А. Басаргина (2007) о различиях между размерами рыльца, стилодия и завязи у тычиночных (с редуцированным гинецеем) и пестичных (с нормальным гинецеем и редуцированным андроцеем) цветков *Potentilla bifurca* L. В целях оценки постоянства указанного отставания сравнивали результаты, полученные для только что распутившихся цветков, с данными для бутонов за сутки до распускания и цветков на пятый день после распускания.

Степень нарушения в мужской генеративной сфере цветка характеризуют следующие показатели: процентное содержание дефектной пыльцы в пыльнике, общая доля дефектных пыльников в цветке и доля пыльников, полностью лишенных пыльцы. Качество пыльцы оценивали на препа-

ратах, окрашенных ацетокармином. Критерии выделения дефектной пыльцы (мелкой, дегенерирующей и полностью лишенной содержимого) описаны в ранее опубликованных работах (Широкова, 2015; Широкова, 2018). Кроме того, для каждого соцветия определяли число пыльцевых зерен в пыльнике. Пыльники, еще не успевшие вскрыться, извлекали из 10 бутонов или только что распутившихся цветков. Для статистической обработки данных использовали программы, входящие в пакет программ STATISTICA 6,0 для Windows.

### Результаты и их обсуждение

**Женская генеративная сфера.** В табл. 1 приведены объединенные (по всем соцветиям) данные о показателях, характеризующих степень развития женской генеративной сферы цветка *S. salicifolia*

Т а б л и ц а 1

**Показатели, характеризующие степень развития женской генеративной сферы цветка *Spiraea salicifolia* (средние данные по всем исследованным соцветиям)**

Показатель		Бутоны	День цветения	
			1-й	5-й
LST, мм	M ± SE	1,35 ± 0,005	1,48 ± 0,005	1,59 ± 0,07
	lim	1,00–1,65	1,10–1,90	1,05–2,00
LO, мм	M ± SE	1,10 ± 0,006	1,28 ± 0,006	1,58 ± 0,01
	lim	0,85–1,45	0,90–1,70	1,15–1,20
DO, мм	M ± SE	0,53 ± 0,008	0,54 ± 0,002	0,59 ± 0,003
	lim	0,30–0,65	0,50–0,75	0,50–0,75
DS, мм	M ± SE	0,15 ± 0,0009	0,16 ± 0,001	0,21 ± 0,002
	lim	0,11–0,28	0,11–0,40	0,13–0,39
N	M ± SE	5,01 ± 0,04	5,34 ± 0,04	5,31 ± 0,05
	lim	0–8	2–9	0–7
LS <sub>min</sub> , мм	M±SE	0,33 ± 0,003	0,37 ± 0,002	0,48 ± 0,004
	lim	0,20–0,48	0,18–0,48	0,20–0,62
LS <sub>max</sub> , мм	M ± SE	0,41 ± 0,003	0,44 ± 0,002	0,57 ± 0,004
	lim	0,22–0,62	0,26–0,61	0,35–0,72
DS <sub>min</sub> , мм	M±SE	0,11 ± 0,0003	0,11 ± 0,0003	0,12 ± 0,0006
	lim	0,09–0,13	0,09–0,13	0,09–0,15
DS <sub>max</sub> , мм	M ± SE	0,12 ± 0,0005	0,12 ± 0,0005	0,13 ± 0,0005
	lim	0,11–0,15	0,11–0,15	0,11–0,15

О б о з н а ч е н и я: LST – длина стилодия; LO – длина завязи; DO – ширина завязи; DS – ширина рыльца; N – число семязачатков в завязи; LS<sub>min</sub> – длина наиболее мелкой из семязачатков в завязи; LS<sub>max</sub> – длина наиболее крупной из семязачатков в завязи; DS<sub>min</sub> – ширина наиболее мелкой из семязачатков в завязи; DS<sub>max</sub> – ширина наиболее крупной из семязачатков в завязи; M – среднее значение показателя; SE – ошибка среднего; lim – предельные значения.

Т а б л и ц а 2

**Показатели, характеризующие степень нарушений в мужской генеративной сфере цветка *Spiraea salicifolia* (средние данные для каждого из исследованных соцветий)**

Куст	Соцветие	BP	DA	SA
1	1	4,25	0,18	0
2	1	5,22	0	0
	2	5,79	0	0
3	1	7,67	2,27	0,66
4	1	0,79	0	0
5	1	0,22	0,78	0
	2	0,93	10,61	4,51

О б о з н а ч е н и я: BP – процентное содержание дефектных пыльцевых зерен в пыльнике; DA – доля дефектных пыльников в цветке; SA – доля полностью стерильных пыльников в цветке.

в трех возрастах: бутоне за сутки до распускания, только что распутившемся цветке (1-й день после распускания) и увядающем цветке (5-й день после распускания).

Длина стилодия (LST) и длина завязи (LO) варьируют в сравнительно небольших пределах. Минимальное и максимальное значения этих показателей как в только что распутившихся цветках и бутонах за день до распускания, так и в увядающих цветках обычно различаются менее чем в два раза (табл. 1). В то же время предельные значения ширины завязи (DO) в бутонах отличаются друг от друга более чем вдвое; однако уже в цветках 1-го дня после распускания они значительно увеличиваются, а интервал между ними сокращается (табл. 1). Таким образом, не выявлено случаев резкого и стабильного уменьшения значений этих трех показателей, что указывает на отсутствие редукции стилодиев и завязей – лишь у некоторых плодолистиков наблюдается временное замедление роста завязей в ширину.

Ширина рыльца (DS) варьирует в более широких границах: предельные значения в только что распутившихся цветках, бутонах за день до распускания и цветках на 5-й день после распускания различаются более чем в два раза. При этом минимальные значения этого показателя остаются почти неизменными в течение всего периода наблюдений (табл. 1). Вероятно, для рылец некоторых плодолистиков характерно стойкое отставание в росте, что может указывать на их редукцию. Это явление обнаружено только в цветках из соцветия 1 (куст 1); проследить его связь со степенью нарушений в мужской генеративной сфере не удалось.

Отсутствие семяпочек в завязи было отмечено всего в двух цветках. Связь этого отклонения от нормы со степенью нарушений мужской генеративной сферы также не была выявлена.

Длина самой мелкой ( $LS_{\min}$ ) и самой крупной ( $LS_{\max}$ ) семяпочек в завязи варьирует в достаточно широких пределах; в бутонах минимальные и максимальные значения обоих показателей различаются в два раза. Однако в цветках старших возрастов этот интервал сокращается и оба предельных значения увеличиваются (табл. 1). Таким образом, прекращения роста семяпочек, как правило, не происходит, а небольшая длина некоторых из них обусловлена, скорее всего, не редукцией, а относительно замедленным ростом.

Среди показателей, характеризующих степень развития женской генеративной сферы *S. salicifolia*, наиболее слабо варьирует ширина семяпочек –  $DS_{\min}$  и  $DS_{\max}$  (табл. 1).

Полученные результаты в основном совпадают с данными работы, проведенной ранее на образцах *S. salicifolia* из ГБС РАН и Ботанического сада МГУ, у которых также практически отсутствуют признаки редукции женской генеративной сферы цветка (Широкова, 2016).

**Мужская генеративная сфера.** В целом для исследованной *S. salicifolia* характерны слабые нарушения в мужской генеративной сфере. Так, среднее содержание дефектной пыльцы в пыльниках ни у одного соцветия не достигает критического значения – 11% (по данным П.Г. Куприянова и В.Г. Жолобовой (1975)). Полностью стерильные пыльники в цветках отсутствуют или встречаются редко; чаще стерильными оказываются небольшой

Т а б л и ц а 3

**Значения коэффициентов корреляции между показателями, определяющими степень нарушений в мужской генеративной сфере, и показателями, характеризующими степень развития женской сферы**

Показатели	О	1-1	2-1	2-2	3-1	4-1	5-1	5-2
BP-LST	-0,45	-0,61*	0,04	-0,27	-0,55	-0,21	-0,25	-0,23
BP-LO	-0,82*	-0,18	-0,12	-0,08	-0,26	-0,11	-0,53	-0,32
BP-DO	-0,86*	-0,18	-0,55	-0,29	-0,51	-0,11	-0,11	-0,47*
BP-DS	-0,62	-0,2	-0,63	-0,008	-0,26	-0,02	0,19	0,12
BP-N	-0,43	-0,02	-0,52	-0,33	-0,49	0,33	-0,26	0,23
BP-LS <sub>min</sub>	-0,58	0,002	0,19	-0,07	-0,20	0,23	-0,33	-0,48*
BP-LS <sub>max</sub>	-0,49	-0,22	0,20	-0,32	-0,20	-0,14	-0,47	-0,39
BP-DS <sub>min</sub>	–	–	–	0,35	0,24	-0,37	-0,07	0,24
BP-DS <sub>max</sub>	0,18	0,27	0,42	0,11	0,58	0,27	-0,29	0,04
DA-LST	-0,49	-0,39	–	–	0,34	–	-0,54	0,13
DA-LO	0,52	0,13	–	–	0,32	–	-0,45	-0,006
DA-DO	0,32	0,27	–	–	0,47	–	-0,51	0,22
DA-DS	0,27	-0,29	–	–	0,53	–	-0,60	-0,21
DA-N	0,63	0,26	–	–	-0,09	–	-0,37	-0,29
DA-LS <sub>min</sub>	-0,26	0,28	–	–	-0,03	–	-0,53	0,25
DA-LS <sub>max</sub>	-0,41	0,04	–	–	0,04	–	-0,57	0,08
DA-DS <sub>min</sub>	–	–	–	–	0,59	–	-0,20	-0,16
DA-DS <sub>max</sub>	0,50	–	–	–	0,26	–	-0,13	-0,10
SA-LST	-0,40	–	–	–	0,19	–	–	0,21
SA-LO	0,27	–	–	–	-0,06	–	–	0,08
SA-DO	0,20	–	–	–	0,52	–	–	0,21
SA-DS	0,16	–	–	–	0,20	–	–	-0,35
SA-N	0,53	–	–	–	-0,19	–	–	-0,19
SA-LS <sub>min</sub>	-0,36	–	–	–	-0,32	–	–	0,24
SA-LS <sub>max</sub>	-0,45	–	–	–	-0,25	–	–	0,15
SA-DS <sub>min</sub>	–	–	–	–	0,29	–	–	-0,16
SA-DS <sub>max</sub>	0,75	–	–	–	0,22	–	–	0,07

О б о з н а ч е н и я: О – объединенные данные по всем соцветиям; 1-1 – куст 1 (соцветие 1); 2-1 – куст 2 (соцветие 1); 2-2 – куст 2 (соцветие 2); 3-1 – куст 3 (соцветие 1); 4-1 – куст 4 (соцветие 1); 5-1 – куст 5 (соцветие 1); 5-2 – куст 5 (соцветие 2). Звездочкой (\*) отмечены значения коэффициентов корреляции, достоверные при  $p < 0,05$ .



фрагмент пыльника или одна из его половин. В то же время между отдельными соцветиями существуют различия по степени выраженности нарушений. В частности, наибольшее содержание дефектной пыльцы отмечено у соцветия 1 (куст 3), а наименьшее – у соцветия 1 (куст 5). Наибольшее число стерильных пыльников выявлено у соцветия 2 (куст 5), а в цветках из соцветий 1 и 2 (куст 2) и соцветия 1 (куст 4) стерильные пыльники полностью отсутствуют (табл. 2).

**Взаимосвязь между степенью развития мужской и женской генеративных сфер цветка** была оценена у только что распустившихся цветков. В этих целях для объединенных (по всем соцветиям) данных, а также для каждого соцветия в отдельности были вычислены непараметрические коэффициенты корреляции Спирмена.

При анализе данных, объединенных по всем соцветиям, между содержанием дефектной пыльцы в пыльнике (ВР) и длиной завязи, а также ее шириной обнаружена достоверная (при  $p < 0,05$ ) отрицательная корреляция. Значения обоих коэффициентов корреляции превышают 0,70, что указывает на тесную связь между показателями (Ивантер, Коросов, 1992). Коэффициенты корреляции между показателем ВР и длиной стилодия, шириной рыльца, числом семян, длиной и шириной самой крупной и самой мелкой из семян имеют меньший модуль и не являются достоверными при  $p < 0,05$  (табл. 3).

В пределах отдельных соцветий достоверная отрицательная корреляция отмечена лишь в соцветии 1 (куст 1) между показателем ВР и длиной стилодия, и в соцветии 2 (куст 5) между ВР и шириной завязи, а также длиной наименьшей из семян (табл. 3).

Два других показателя, характеризующие степень нарушений в мужской генеративной сфере (DA – общая доля дефектных пыльников в цветке, SA – доля пыльников, полностью лишенных пыльцы), не связаны четкой зависимостью (отрицательной или положительной) с показателями, определяющими степень развития женской сферы (табл. 3).

Таким образом, у изученной *Spiraea salicifolia* выявлена отрицательная зависимость между одним из показателей, определяющих степень нарушений в мужской генеративной сфере цветка (содержанием дефектной пыльцы в пыльнике), и некоторыми характеристиками степени развития женской сферы. К числу таких характеристик относятся длина и ширина завязи, а в отдельных

соцветиях – длина стилодия и длина наименьшей из семян. Этот результат не совпадает с данными, полученными ранее при изучении образцов *S. salicifolia*, произрастающих в ГБС РАН и Ботаническом саду МГУ. Действительно, у этих образцов не было обнаружено прямой или обратной зависимости между степенью развития мужской и женской генеративных сфер цветка (Широкова, 2016).

В целях получения оценки связи между числом пыльцевых зерен в пыльнике и средним (для цветка) числом семян в завязи плодолистика для каждого исследованного соцветия были вычислены непараметрические коэффициенты корреляции Спирмена. Полученные значения варьировали в интервале от -0,37 до +0,42 и при уровнях значимости, не превышающих 0,05, достоверно не отличались от 0; это указывает на отсутствие линейной зависимости между изучаемыми показателями.

### Выводы

1. У *Spiraea salicifolia* из окрестностей г. Томск не обнаружено проявлений редукции женской генеративной сферы цветка. Немногочисленные исключения не связаны со степенью нарушений в мужской генеративной сфере. Этот результат совпадает с данными исследования, проведенного ранее на образцах *S. salicifolia* из ГБС РАН и Ботанического сада МГУ.

2. У исследованной *S. salicifolia* выявлена тенденция к отрицательной зависимости между содержанием дефектной пыльцы в пыльнике и некоторыми показателями, характеризующими степень развития женской генеративной сферы – длиной и шириной завязи, а в отдельных соцветиях – длиной стилодия и длиной наиболее мелкой из семян. Это отличает ее от ранее изученных образцов *S. salicifolia*, у которых не наблюдалось зависимости между степенью нарушений в мужской сфере и степенью развития женской сферы цветка.

3. Общее число пыльцевых зерен в пыльнике и число семян в завязи у изученной *S. salicifolia* не связаны линейной (прямой или обратной) зависимостью.

Автор выражает искреннюю признательность профессору Александру Леоновичу Эбелю, Алексею Сергеевичу Прокопьеву, Татьяне Николаевне Катаевой и Данилу Барашкову за активную помощь, оказанную ими во время полевых исследований.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

## [REFERENCES]

- Верещагина В.А. Гинодиэция, клейстогамия и гетеростилия у покрытосеменных (морфологические и эмбриологические аспекты). Дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 1980. 224 с. [Vereshchagina V.A. Ginodietziya, kleistogamiya i geterostiliya u pokrytosemennykh (morfologicheskie i embriologicheskie aspekty). Diss. na soiskanie uch. st. doktora biol. nauk. Perm', 1980. 224 s.].
- Годин В.Н., Басаргин Е.А. Морфология цветков *Potentilla bifurca* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией. // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1508–1515 [Godin V.N., Basargin E.A. Morfologiya tsvetkov *Potentilla bifurca* (Rosaceae) v svyazi s polovoi differentsiatsiei. // Bot. zhur. 2007. T. 92. N 10. S. 1508–1515].
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений. Дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 1990. 347 с. [Dem'yanova E.I. Polovoi polimorfizm tsvetkovykh rastenii. Dis. ... dokt. biol. nauk. Perm', 1990. 347 s.].
- Демьянова Е.И., Клименко Е.В. О половом полиморфизме *Filipendula vulgaris* и *F. ulmaria* (Rosaceae) в Приуралье. // Вестн. Пермского ун-та. Биол. 2011. Вып. 1. С. 4–13 [Dem'yanova E.I., Klimentko E.V. O polovom polimorfizme *Filipendula vulgaris* i *F. ulmaria* (Rosaceae) v Priural'e. // Vestn. Permskogo un-ta. Biol. 2011. Vyp. 1. S. 4–13].
- Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Урала // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1017–1024 [Dem'yanova E.I., Ponomarev A.N. Polovaya struktura prirodnykh populyatsii ginodietichnykh i dvudomnykh rastenii lesostepi Urала // Bot. zhurn. 1979. T. 64. № 7. S. 1017–1024].
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Основы биометрии. Петрозаводск, 1992. 164 с. [Ivanter E.V., Korosov A.V. Osnovy biometrii. Petrozavodsk, 1992. 164 s.].
- Кордюм Е.Л., Глуценко Г.И. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев, 1976. 200 с. [Kordyum E.L., Glushchenko G.I. Tsitoembriologicheskie aspekty problemy pola pokrytosemennykh. Kiev, 1976. 200 s.].
- Куприянов П.Г., Жолобова В.Г. Уточнение понятий нормальная и дефектная пыльца в антморфологическом 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 antmorfologicheskom metode. // Apomiksis i tsitoembriologiya rastenii. Saratov, 1975. Vyp. 3. S. 47–52].
- Старшова Н.П. Частичная андростерильность популяций некоторых представителей семейства Caryophyllaceae. // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1, с. 64–74 [Starshova N.P. Chastichnaya androsteril'nost' populyatsii nekotorykh predstavitelei semeistva Caryophyllaceae // Bot. zhurn. 1996. T. 81. № 1. S. 64–74].
- 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 ginodietzii i vozmozhnosti apomiksisa u nekotorykh vidov semeistva gubotsvetnykh. // Apomiksis 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. // Бюл. 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. Совместное изучение состояния мужской и женской генеративных сфер в цветках *Spiraea salicifolia* L. (Rosaceae; Spiraeoideae) в связи с проявлениями полового полиморфизма. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. Вып. 4. С. 66–73 [Shirokova N.G. Sovmestnoe izuchenie sostoyaniya muzhskoi i zhenskoi generativnykh sfer v tsvetkakh *Spiraea salicifolia* L. (Rosaceae; Spiraeoideae) v svyazi s proyavleniyami polovogo polimorfizma // Byul. MOIP. Otd. biol. 2016. T. 121. Vyp. 4. S. 66–73].
- 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 reduktcii muzhskoi generativnoi sfery v svyazi s proyavleniyami polovogo polimorfizma u *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) v prirodnykh mestoobitaniyakh g. Tomsk i ego okrestnostei. Byull. 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].
- Юрцева Н.С., Философова Т.П. Особенности проявления пестичной стерильности в цветках садовой земляники // С.-х. биология. 1969. Т. IV. № 5. С. 745–752 [Yurtseva N.S., Filosofova T.P. Osobennosti proyavleniya pestichnoi steril'nosti v tsvetkakh sadovoi zemlyaniki // S.-kh. biologiya. 1969. T. IV. № 5. S. 745–752].
- Abbott P.J., Schmidt J. Effects of environment on percentage female ray florets per capitulum and outcrossing potential in a self-compatible composite (*Senecio vulgaris* L., var. *hibernicus* Syme) // New Phytologist. 1985. Vol. 101. N 1. P. 219–229.
- Alonso C., Mutikainen P., Herrera C.M. Ecological context of breeding system variation: sex, size and pollination in a (predominantly) gynodioecious shrub // Ann. Bot. 2007. Vol. 100. P. 1547–1566.
- 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. 648–661.
- Ashman T.L. Constraints on the evolution of males and sexual dimorphism: field estimates of genetic architecture of reproductive traits in three populations of gynodioecious *Fragaria virginiana* // Evolution. 2003. Vol. 57. N 9. P. 2012–2025.

- Atlan A., Gouyon P.H., Fournial T., Pomente D., Couvet D. Sex allocation in a hermaphrodite plant: the case of gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. // J. Evol. Biol. 1992. Vol. 5. P. 189–203.
- 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.
- 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.
- Klinkhammer P.G.L., Van-de Veen-van-Wijk C.A.M. Genetic variation in floral traits of *Echium vulgare* // Oikos. 1999. Vol. 85. N 3. P. 515–522.
- Koelewijn H.P., van Damme J.M.M. Gender variation, partial male sterility and labile sex expression in gynodioecious *Plantago coronopus* // New Phytologist, 1996. Vol. 132. N 1. P. 67–76.
- Robertson A.W., Diaz A., McNair M.R. The quantitative genetics of floral characteristics in *Mimulus guttatus* // Heredity. 1994. Vol. 72. P. 300–311.
- 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.
- Vogler D.W., Peretz S., Stephenson A.G. Floral plasticity in an iteroparous plant: the interactive effects of genotype, environment, and ontogeny in *Campanula rapunculoides* (Campanulaceae) // Am. J. Bot. 1999. Vol. 86. N 4. P. 482–494.

Поступила в редакцию / Received 12.10.2020

Принята к публикации / Accepted 15.02.2021

**STUDY OF THE CONNECTION BETWEEN THE DEGREES  
OF DEVELOPMENT OF MALE AND FEMALE GENERATIVE SPHERES  
IN THE FLOWER OF *SPIRAEA SALICIFOLIA* L. (ROSACEAE)  
FROM THE SUBURBS OF THE CITY OF TOMSK**

N.G. Shirokova<sup>1</sup>

A combined investigation of male and female generative spheres of the flower was carried out on *Spiraea salicifolia* L. from the suburbs of the city of Tomsk. The results were compared with the data earlier obtained for *S. salicifolia* from MBG RAS and the Botanical Garden of MSU. As these specimens, *S. salicifolia* from Tomsk was found practically not to have the manifestations of the female generative sphere reduction. However, it was learned to have a tendency of a negative correlation between the content of the defected pollen in an anther and some of the characteristics of the degree of the female sphere development. This marks a difference between it and the previously studied specimens which were shown to lack any correlations between the degree of the male generative sphere destruction and the extent of development of the female generative organs.

**Key words:** sexual polymorphism, *Spiraea salicifolia*, pollen, anthers, carpels.

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