

УДК 582.711.711:581.33

СОВМЕСТНОЕ ИЗУЧЕНИЕ СОСТОЯНИЯ МУЖСКОЙ И ЖЕНСКОЙ ГЕНЕРАТИВНЫХ СФЕР В ЦВЕТКАХ *SPIRAEA SALICIFOLIA* L. (ROSACEAE, SPIRAEOIDEAE) В СВЯЗИ С ПРОЯВЛЕНИЯМИ ПОЛОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА

Н.Г. Широкова

Проведено совместное исследование мужской и женской генеративных сфер в цветках *Spiraea salicifolia* L. в целях выявления признаков редукции гинецея и их возможной связи с проявлениями редукции андроеца. Показано, что большинство исследованных цветков *S. salicifolia* имели в мужской генеративной сфере выраженные нарушения, рассматриваемые как признаки редукции андроеца. Напротив, признаки редукции гинецея практически отсутствовали. Вариация показателей, характеризующих степень развития гинецея, не связана прямой или обратной связью с вариацией показателей, характеризующих степень нарушений в андроеце. Редко наблюдающиеся отклонения от нормальной структуры гинецея не связаны друг с другом и с показателями, характеризующими степень редукции андроеца.

Ключевые слова: половой полиморфизм, андроец, гинецей, *Spiraeoideae*.

Проявления полового полиморфизма у представителей рода *Spiraea* L. изучены крайне слабо. Известно (Шульгина, 1954; Sun et al., 1997), что у некоторых видов этого рода цветки могут быть как обоеполыми, так и раздельнополыми. По нашим наблюдениям (Немова, Широкова, 2011; Широкова, 2011), у *S. trilobata* L., *S. hypericifolia* L. (а в отдельные годы и у *S. media* Fr. Schmidt) имело место увеличенное процентное содержание дефектных пыльцевых зерен, что принято рассматривать (Хохлов, Зайцева, 1975; Stout, 1919) как наиболее слабую степень редукции андроеца, характерную для некоторых вариантов полового полиморфизма.

Повышенное содержание морфологически дефектной пыльцы и ее низкая жизнеспособность, возможно, связанные с нарушениями их развития в мейозе, характерны и для *S. salicifolia* L. (Попович, 2006; Левицкая, Самошкин, 2009). По нашим наблюдениям (Широкова, 2015), у *S. salicifolia* встречается также и более сильное проявление редукции андроеца – формирование дефектных пыльников, полностью или частично лишенных пыльцы. Причем та или иная степень редукции мужской генеративной сферы выявлена нами почти у всех исследованных цветков *S. salicifolia*. Известно, что данное явление характерно для гинодиэзии (Хохлов, Зайцева, 1971; 1975), а также тесно связано с ней варианта полового полиморфизма – гино-

моэзии (Dufay, Lahiani, Brachi, 2010); при гинодиэзии обоеполые и женские цветки расположены на разных растениях, а при гиномоноэзии – на одном. (Демьянова, 2000; Koelewijn, van Damme, 1996; Gargaud et al., 2011). Поскольку, по нашим наблюдениям, на одном растении *S. salicifolia* встречаются как цветки, практически не имеющие признаков редукции андроеца, так и цветки с выраженной его редукцией. Более вероятным является наличие у этого вида гиномоноэзии.

Женская генеративная сфера *S. salicifolia* изучена более слабо, чем мужская. Однако ее исследование представляет значительный интерес, так как, по данным В.В. Шульгиной (1954), у представителей рода *Spiraea* наряду с нарушениями в мужской генеративной сфере встречаются и проявления редукции элементов гинецея.

Известно, что у многих видов, имеющих тенденцию к проявлению полового полиморфизма, нарушения развития женской генеративной сферы наблюдаются в цветках с нормально развитыми пыльниками и пыльцой. Так, у некоторых сортов садовой земляники *Fragaria × ananassa* (Rosaceae) выявлена тенденция к стерилизации пыльцы; однако в отдельных цветках этих сортов отмечена высокая степень фертильности пыльцевых зерен в сочетании с дегенерацией зародышевых мешков (Юрцева, Философова, 1969). У ряда гинодиэцич-

¹Широкова Нина Глерева – сотр. кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ (ngs9346@gmail.com).

ных видов (*Gypsophila altissima* L., *G. paniculata* L. (*Caryophyllaceae*); *Seseli Ledebourii* G. Don fil. (*Apiaceae*); *Nepeta parviflora* M. Bieb. (*Lamiaceae*)) популяции состоят из обоеполых и женских особей (Демьянова, 1990). Однако их обоеполые цветки часто проявляют женскую стерильность, хотя и сохраняют более или менее редуцированный пестик. Они лишь изредка завязывают плоды и семена, функционируя в основном как мужские.

Иная тенденция наблюдается у андромоноэичных видов (*Filipendula vulgaris* Moench и *F. ulmaria* (*Rosaceae*)), у которых мужские цветки с редуцированным гинецеем имеют более низкую фертильность пыльцы, чем обоеполые (Демьянова, Клименко, 2011). Таким образом, в этих цветках нарушения происходят как в женской, так и в мужской генеративных сферах. Авторы работы объясняют данное явление негативным влиянием редукции гинецея на гормональный фон цветка. Сходная закономерность отмечена и у некоторых злаков (Ayengar, Rao, 1936; по: А.В. Пономарев, 1964).

У ряда видов наблюдается лишь редукция андроеца, тогда как редукция элементов гинецея или отдельных их частей практически отсутствует (Хохлов, Зайцева, 1971).

Цель настоящей работы – совместное исследование мужской и женской генеративных сфер в цветках *S. salicifolia* для выявления возможных признаков редукции элементов гинецея (а также других отклонений от их нормального строения) и их взаимосвязи с нарушениями в мужской генеративной сфере.

Материал и методика

Материал был собран в 2013–2014 гг. на территории ГБС РАН им. Н.В. Цицина и Ботанического сада МГУ. В исследования были включены образцы *S. salicifolia* L., у которых ранее было изучено состояние мужской генеративной сферы (Широкова, 2015).

Для морфометрических исследований собирали только что распутившиеся или распускающиеся цветки, расположенные, как правило, на паракладях 1-го и 2-го порядков в нижней части соцветия (цветки с самых нижних осей соцветия, распускающиеся позже остальных, в опыты не включали) и фиксировали 70%-м спиртом.

Методика исследований пыльцевых зерен и пыльников, а также критерии, согласно которым их относили к нормальным или дефектным, подробно описаны в работе, посвященной мужской генеративной сфере *S. salicifolia* (Широкова, 2015).

Степень нарушений в мужской генеративной сфере цветка характеризуют следующие показатели: процентное содержание дефектной пыльцы в пыльнике (ДПЗ), общее число дефектных пыльников в цветке (ДП) и число пыльников, полностью лишенных пыльцы (СП); два последних показателя были выражены в процентах от общего числа пыльников в цветке.

Для определения степени развития женской сферы, по рекомендациям ВН. Година (2009), использовали такие показатели, как длина и ширина завязи, длина стилодия и диаметр рыльца. Кроме того, в каждом цветке подсчитывали число плодолистиков и число семян в завязи каждого плодолистика, а также измеряли минимальную и максимальную длину и ширину семян в каждой завязи.

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

Результаты и их обсуждение

Мужская генеративная сфера. Большая часть (около 73%) исследованных цветков *S. salicifolia* имеет выраженные нарушения в мужской генеративной сфере (частично или полностью стерильные пыльники и повышенное содержание дефектной пыльцы в пыльниках).

Как показала обработка данных с помощью критерия Манна–Уитни и однофакторного дисперсионного анализа (для уровней значимости, не превышающих 0,05), процентное содержание дефектной пыльцы у *S. salicifolia* достоверно различалось у разных образцов в течение одного года, у одного образца – в разные годы, а также у разных соцветий, расположенных на одном кусте. Минимальное среднее значение данного показателя за оба года наблюдений отмечено у образца 1 (куст, соцветие 1) в 2013 г, а максимальное – у того же образца (куст 2, соцветие 2) в 2014 г. (табл. 1).

Общее число дефектных пыльников в цветке и число пыльников, полностью лишенных пыльцы, также достоверно различались у разных образцов в течение одного года, у одного и того же образца – в разные годы, а в некоторых случаях – у разных соцветий в пределах куста. В 2013 г. в цветках соцветия 2 (образец 1, куст 1) дефектные (а тем более полностью лишенные пыльцы) пыльники отсутствовали, а у соцветия 4 (образец 2, куст 1) в том же году среднее число тех и других пыльников было наибольшим (табл. 1).

Цветки в пределах одного соцветия, как правило, имели одно и то же нарушение в мужской генеративной сфере (повышенное содержание дефект-

Таблица 1

Показатели, характеризующие степень нарушения мужской генеративной сферы в цветках *S. salicifolia*

Год	Образец	Номер куста	Номер соцветия	ДПЗ		ДП		СП	
				М	lim	М	lim	М	lim
2013	1	1	1	0,17	0-1,00	0,45	0-8,33	0	0
			2	2,57	1,00-6,67	0	0	0	0
	2	1	1	5,28	0-39,00	13,53	0-50,00	8,48	0-43,75
			2	3,27	0-19,67	7,97	0-20,59	5,29	0-17,65
2014	1	2	3	8,75	1,33-32,00	18,17	0-50,00	11,06	0-46,15
			4	15,20	0,67-56,67	41,06	20,00-73,33	31,22	3,33-53,33
	2	1	1	25,31	6,00-44,67	3,04	0-18,75	25,31	0-12,50
			2	40,40	29,33-50,67	13,91	0-50,00	4,15	0-35,00
2014	1	1	1	6,46	2,33-18,33	8,15	0-23,08	4,99	0-19,23
			2	5,30	2,33-14,33	1,11	0-9,38	0,31	0-3,13
	2	1	3	7,33	2,33-12,33	17,33	0-34,37	13,66	0-31,25
			4	6,02	0,33-33,33	33,81	12,50-55,26	20,97	2,50-42,10

Обозначения: ДПЗ – процентное содержание дефектных пылевых зерен в пыльнике, ДП – число дефектных пыльников в цветке (% от общего числа пыльников), СП – число полностью стерильных пыльников в цветке (% от общего числа пыльников), М – среднее значение показателя, lim – предельные значения.

Таблица 2

Показатели, характеризующие степень развития гниения в цветках *S. salicifolia*

Год	Образец	Куст	Соцветие	Длина завязи	Ширина завязи	Длина стилодия	Ширина рыльца	Число семязпек	Длина семязпочки	Ширина семязпочки	
2013	1	1	1	1,18±0,01	0,50±0,005	1,38±0,01	0,19±0,002	5,88±0,13			
			2	0,80-1,50	(0,20) 0,35-0,60	(0,95-1,00) 1,10-1,60	0,09-0,24	(0-1) 2-9	0,16-0,56	0,09-0,13	
			<i>M±m</i> куста lim куста	1	1,39±0,01	0,57±0,006	1,86±0,01	0,23±0,002	6,06±0,10		
				2	1,25-1,50	0,50-0,65	1,40-2,05	0,20-0,27	5-7	0,22-0,67	0,09-0,18
				1	1,22±0,01	0,51±0,005	1,50±0,02	0,20±0,002	5,92±0,10		
				2	0,80-1,50	(0,20) 0,35-0,65	(0,95-1,00) 1,10-2,05	0,09-0,27	(0-1) 2-9	0,16-0,67	0,09-0,18
				1	1,40±0,008	0,57±0,005	1,59±0,007	0,22±0,001	6,62±0,07		
				2	1,20-1,60	0,45-0,70	1,45-1,80	0,16-0,29	5-8	0,20-0,82	0,09-0,13
				1	1,38±0,008	0,57±0,004	1,59±0,007	0,21±0,001	7,18±0,07		
				2	1,25-1,85	0,50-0,70	1,45-1,75	0,18-0,27	6-9	0,22-0,64	0,11-0,13
				1	1,41±0,01	0,59±0,006	1,47±0,01	0,22±0,002	7,19±0,11		
				2	1,25-1,60	0,50-0,70	1,25-1,70	0,16-0,27	3-9	0,22-0,73	0,11-0,13
				1	1,36±0,01	0,56±0,006	1,49±0,01	0,22±0,002	6,94±0,13		
				2	0,95-1,75	(0,25) 0,40-0,65	1,15-1,75	0,16-0,27	(0-1) 3-9	0,27-0,67	0,09-0,16
2014	1	1	<i>M±m</i> куста	1,39±0,005	0,57±0,003	1,55±0,005	0,22±0,001	6,96±0,10			
			lim куста	0,95-1,85	(0,25) 0,40-0,70	1,15-1,80	0,16-0,29	(0-1) 3-9	0,20-0,82	0,09-0,16	
			<i>M±m</i> образца lim образца	1	1,36±0,01	0,58±0,003	1,39±0,17	0,18±0,003	6,52±0,08		
				2	1,05-1,55	0,45-0,65	(0,75) 0,90-1,60	0,09-0,22	4-8	0,22-0,62	0,11-0,15
				1	1,41±0,03	0,58±0,008	1,50±0,02	0,18±0,003	6,44±0,10		
				2	1,10-1,65	0,50-0,65	1,25-1,75	0,15-0,22	6-7	0,18-0,73	0,11-0,13
				1	1,30±0,01	0,58±0,004	1,57±0,01	0,17±0,002	7,25±0,08		
				2	1,20-1,45	0,50-0,65	1,40-1,75	0,15-0,20	6-9	0,18-0,55	0,11-0,15
				1	1,33±0,01	0,58±0,003	1,55±0,01	0,17±0,002	7,05±0,07		
				2	1,10-1,65	0,50-0,65	1,25-1,75	0,15-0,22	6-9	0,18-0,73	0,11-0,15
				1	1,34±0,01	0,58±0,002	1,48±0,01	0,18±0,002	6,80±0,06		
				2	1,05-1,65	0,45-0,65	(0,75) 0,90-1,75	0,09-0,22	4-9	0,18-0,73	0,11-0,15
				1	1,62±0,02	0,56±0,006	1,49±0,01	0,20±0,002	6,41±0,12		
				2	1,15-1,90	0,40-0,65	1,20-1,75	0,13-0,29	(0) 3-8	0,22-0,77	0,11-0,15
2	1	1	1,55±0,01	0,57±0,003	1,56±0,01	0,21±0,001	7,08±0,07				
		2	1,30-1,85	0,50-0,65	1,30-1,80	0,18-0,24	5-8	0,22-0,66	0,11-0,13		
		3	1,54±0,01	0,58±0,003	1,51±0,01	0,21±0,001	7,30±0,07				
		4	1,25-1,75	0,50-0,65	1,30-1,75	0,15-0,24	5-8	0,22-0,77	0,11-0,13		
		<i>M±m</i> куста lim куста	1	1,52±0,01	0,58±0,003	1,51±0,01	0,22±0,002	7,22±0,08			
			2	1,30-1,75	0,50-0,65	1,30-1,75	0,18-0,26	5-8	0,24-0,66	0,11-0,15	
			<i>M±m</i> куста	1,56±0,007	0,57±0,002	1,52±0,006	0,21±0,001	7,02±0,04			
			lim куста	1,15-1,90	0,40-0,65	1,201,80	0,13-0,29	(0) 3-8	0,22-0,77	0,11-0,15	

ной пыльцы, частично или полностью стерильные пыльники) или оба этих нарушения одновременно. Цветки, резко отличавшиеся от соседних по наличию или отсутствию того или иного нарушения, чаще всего были единичны.

В цветках соцветий 1 и 2 (образец 1, куст 1, 2013 г.), а также соцветия 2 (образец 2, куст 1, 2014 г.) нарушения развития мужской генеративной сферы оказались минимальными: содержание дефектной пыльцы было невелико, стерильные пыльники полностью или практически отсутствовали (табл. 1). В соцветиях 1 и 2 (образец 2, куст 1, 2013 г.), 1, 3 и 4 (те же образец и куст, 2014 г.) основным нарушением являлось наличие дефектных пыльников. В цветках всех трех изученных соцветий образца 1 (2014 г.) и соцветий 3 и 4 (образец 2, куст 1, 2013 г.) были отмечены как повышенное содержание дефектной пыльцы, так и стерильные пыльники (табл. 1). Таким образом, именно в этих соцветиях нарушения в мужской генеративной сфере, являющиеся признаками редукции андрогенеза, можно считать наиболее сильными.

Женская генеративная сфера. У *S. salicifolia* не было выявлено массовой редукции элементов гинецея (плодолистиков) или их отдельных частей (завязей, стилодиев, рылец), проявляющейся, по данным В.Н. Година и Е.А. Басаргина (2007), как резкое уменьшение их размеров. Так, известно, что у *Potentilla bifurca* (*Rosaceae*), характеризующейся половым полиморфизмом, рыльца, стилодии и завязи редуцированных плодолистиков в тычиночных цветках в 2 раза меньше, чем в пестичных (Годин, Басаргин, 2007). У исследованных нами цветков *S. salicifolia* длина и ширина завязи, а также длина стилодия (как в пределах соцветия, так и в пределах куста и даже образца) различались значительно меньше (табл. 2). В то же время ширина рыльца *S. salicifolia* варьировала в сравнительно широких пределах (табл. 2). Более чем двукратные различия между минимальным и максимальным значениями данного показателя были отмечены не только в пределах соцветия, куста и образца, но и у плодолистиков одного цветка (например, от 0,09 до 0,20 мм). Однако эти различия, скорее всего, объясняются не редукцией, а сравнительно поздним созреванием некоторых рылец. Действительно, их краевые части были нередко приподняты кверху и прикрывали собой середину, что, по нашим наблюдениям, типично для рылец более молодых цветков, тогда как в цветках зрелого возраста ширина рылец обычно увеличена за счет того, что их края отогнуты в сторону.

В завязях плодолистиков исследованных цветков *S. salicifolia*, как правило, содержатся несколь-

ко семянчиков. В некоторых случаях (2013 г., образец 1, соцветие 1; образец 2, соцветие 3; 2014 г., образец 2, соцветие 1) их число варьировало в сравнительно широких пределах (табл. 2). При этом даже в плодолистиках одного цветка оно колебалось, например от 2 до 7 или от 3 до 8. В то же время в других соцветиях тех же кустов значения данного показателя варьировали относительно слабо (табл. 2).

Минимальная длина семянчиков в несколько раз отличалась от максимальной в пределах всех исследованных соцветий и кустов, а также в пределах образца (образец 1, данные 2014 г.; табл. 2). Длина семянчиков сильно варьировала даже в пределах одной и той же завязи. Минимальная длина семянчика нередко оказывалась меньше максимальной более чем в два раза (например, 0,24 и 0,67 мм). Можно предположить, что вариация этого показателя в значительной степени определяется неодновременным развитием семянчиков. Ширина семянчиков, в отличие от длины, обычно варьировала в относительно небольших пределах (табл. 2).

Вариация показателей, характеризующих степень развития элементов гинецея (длины и ширины завязи, длины стилодия, ширины рыльца), а также числа семянчиков в завязи, их минимальной и максимальной длины и ширины в цветках *S. salicifolia* не зависит от степени нарушения мужской генеративной сферы (содержания дефектной пыльцы в пыльнике, общего числа дефектных пыльников, числа стерильных пыльников). Действительно, значения коэффициентов корреляции между ними, не достигающие 0,7, указывают (Ивантер, Коросов, 1992) на отсутствие тесной связи (прямой или обратной) между ними (табл. 3).

Очень редко наблюдались отклонения от нормального строения плодолистиков, проявившиеся как резкое уменьшение размеров завязей и стилодиев. Так, уменьшенная ширина завязи (более чем в 2 раза отличающаяся от максимальной для соответствующих соцветий) наблюдалась у отдельных плодолистиков единичных цветков в 2013 г. (образец 1, куст 1, соцветие 1, а также образец 2, куст 1, соцветие 4; табл. 2).

В 2014 г. в одном из цветков образца 1 (куст 1, соцветие 1) была отмечена минимальная для соцветия длина стилодия, более чем в два раза отличавшаяся от максимальной (табл. 2). Остальные стилодии в этом цветке также были сравнительно короткими: их средняя длина составляла 0,91 мм (что гораздо меньше, чем для соцветия в целом), а максимальная – всего 1,00 мм. Иногда

Т а б л и ц а 3

Значения коэффициентов корреляции между показателями, характеризующими степень развития гинецея, и показателями, характеризующими степень нарушений в мужской генеративной сфере, в цветках *S. salicifolia*

R	Год	
	2013	2014
ДПЗ–Д _{завязи}	0,16	–0,66
ДПЗ–Ш _{завязи}	0,21	0,03
ДПЗ–Д _{стилодия}	–0,03	–0,04
ДПЗ–Ш _{рыльца}	0,26	–0,63
ДПЗ–число семян	0,07	0,02
ДПЗ–Д _{семян} (мин.)	0,16	–0,44
ДПЗ–Д _{семян} (макс.)	0,23	–0,58
ДПЗ–Ш _{семян} (мин.)	–0,02	0,22
ДПЗ–Ш _{семян} (макс.)	0,02	0,25
ДП–Д _{завязи}	0,18	–0,02
ДП–Ш _{завязи}	0,14	0
ДП–Д _{стилодия}	–0,13	–0,01
ДП–Ш _{рыльца}	0,22	0,16
ДП–число семян	0,29	0,18
ДП– Д _{семян} (мин.)	0,24	–0,03
ДП–Д _{семян} (макс.)	0,30	0
ДП –Ш _{семян} (мин.)	–0,15	–0,16
ДП–Ш _{семян} (макс.)	0,01	0,20
СП–Д _{завязи}	–0,26	0,04
СП–Ш _{завязи}	–0,23	0
СП–Д _{стилодия}	–0,34	–0,07
СП–Ш _{рыльца}	0	0,22
СП–число семян	0	0,17
СП– Д _{семян} (мин.)	0,07	0,05
СП–Д _{семян} (макс.)	–0,06	0,08
СП–Ш _{семян} (мин.)	–0,04	–0,13
СП–Ш _{семян} (макс.)	0,39	–0,21

ДПЗ – содержание дефектных пыльцевых зерен в пыльнике (%), ДП – число дефектных пыльников в цветке (% от общего числа пыльников), СП – число полностью стерильных пыльников в цветке (% от общего числа пыльников), Д_{завязи} – длина завязи; Ш_{завязи} – ширина завязи, Д_{стилодия} – длина стилодия, Ш_{рыльца} – ширина рыльца; Д_{семян} (мин.) – минимальная длина семян, Д_{семян} (макс.) – максимальная длина семян; Ш_{семян} (мин.) – минимальная ширина семян; Ш_{семян} (макс.) – максимальная ширина семян; R – значение коэффициента корреляции.

(например, образец 1, куст 1, соцветие 1, 2013 г.) укороченными оказывались не все стилодии в цветке, а лишь один или два. Поскольку эти отклонения от нормального строения гинецея являются довольно редкими, установить их связь со степенью нарушений в мужской генеративной сфере не удалось.

Немногочисленными были также случаи полного отсутствия семян в завязи или уменьшения их числа до одной. Данное отклонение от нормы было выявлено в 2013 г. у образца 1 (в двух цветках из соцветия 1), в том же году – у образца 2 (в двух цветках из соцветия 4), в 2014 г. – у образца 2 (в одном цветке из соцветия 1) (табл. 2). При этом цветки из соцветия 1 (образец 1, 2013 г.) практически не имели нарушений в мужской генеративной сфере; цветки из соцветия 4 (образец 2, 2013 г.) содержали стерильные пыльники, а один из них – увеличенное количество дефектной пыльцы. Цветок из соцветия 1 (образец 2, 2014 г.) также имел стерильные пыльники. Таким образом, между полной (или практически полной) редукцией семян и степенью нарушений в мужской генеративной сфере также не удалось установить четкой связи.

К отклонениям от нормального строения гинецея следует отнести увеличение числа плодолистиков в цветке. Больше всего цветков с этим отклонением (60% от общего числа исследованных) было отмечено в соцветии 1 (образец 1, куст 1, 2013 г.). Число плодолистиков в этих цветках колебалось от 6 до 10. Кроме того, данное отклонение наблюдалось у некоторых цветков из соцветия 3 (образец 2, куст 1, 2013 г.), у одного цветка в соцветии 2 (образец 2, куст 1, 2013 г.) и у одного – в соцветии 1 (образец 1, куст 1, 2014 г.); в этих цветках число плодолистиков равнялось 6. Именно у этих цветков в соцветии 1 (образец 1, куст 1, 2013 г.) было выявлено уменьшение ширины завязи некоторых плодолистиков, а также полная редукция семян и сокращение их числа до 1. Однако в остальных цветках с увеличенным числом плодолистиков таких нарушений не наблюдалось.

Степень нарушения мужской генеративной сферы в цветках с увеличенным числом плодолистиков была различной. Так, у цветков из соцветия 1 (образец 1, куст 1, 2013 г.) эти нарушения практически отсутствовали. В то же время остальные цветки с указанным отклонением имели как стерильные (полностью или частично) пыльники, так и повышенное содержание дефектной пыльцы в пыльнике.

Таким образом, отклонения от нормального строения гинецея в цветках *S. salicifolia*, вероятно, не связаны прямой или обратной связью друг с другом, а также со степенью нарушений в мужской генеративной сфере.

Выводы

1. Проявления редукции андроеца характерны для большинства исследованных цветков *S. salicifolia*.

2. Редукция гинецея, проявляющаяся как существенное уменьшение размеров плодolistиков

или их отдельных частей, а также полная редукция семязачек или резкое сокращение их числа, у *S. salicifolia* практически отсутствует.

3. Вариация признаков, характеризующих степень развития элементов гинецея в цветке *S. salicifolia*, не связана с вариацией признаков, характеризующих степень нарушений в мужской генеративной сфере.

4. Редко встречающиеся отклонения от нормального строения гинецея в цветках *S. salicifolia* не связаны между собой, а также со степенью нарушений в мужской генеративной сфере.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Годин В.Н. Половой полиморфизм как фактор адаптации *Pentaphylloides fruticosus* (L.) O. Schwarz в Алтае-Саянской горной области. Дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2009. 447 с. [Godin V.N. Polovoi polimorfizm kak faktor adaptatsii *Pentaphylloides fruticosus* (L.) O. Schwarz v Altae-Sayanskoj gornoi oblasti. Dis. ... dokt. biol. nauk. Novosibirsk, 2009. 447 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. zhurn. 2007. T. 92. № 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. Гинодиэция. // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 78–82. [Dem'yanova E.I. Ginodietsiya. // Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptsii. SPb, 2000. T. 3. S. 78–82].
- Демьянова Е.И., Клименко Е.В. О половом полиморфизме *Filipendula vulgaris* F. ulmaria (Rosaceae) в Приуралье // Вестн. Пермского ун-та. Сер. биол. 2011. Вып. 1. С. 4–13 [Dem'yanova E.I., Klimenko E.V. O polovom polimorfizme *Filipendula vulgaris* F. ulmaria (Rosaceae) v Priural'e. // Vestn. Permskogo un-ta. Ser. biol. 2011. Vyp. 1. S. 4–13].
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Основы биометрии. Петрозаводск, 1992. 164 с. [Ivanter E.V., Korosov A.V. Osnovy biometrii. Petrozavodsk, 1992. 164 s.]
- Левицкая И.В., Самошкин Е.Н. Жизнеспособность пыльцы спиреи иволжистой 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 yaponskoj iz razlichnykh ekologicheskikh uslovii. // IVUZ. Lesnoi zhurnal. 2009. № 2. S. 131–133].
- Немова Е.М., Широкова Н.Г. Особенности опыления и завязывания плодов у *Spiraea media* Schmidt и *S. x arguta* Zabel в ГБС РАН // Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. М., 2011. Вып. 1. С. 82–89 [Nemova E.M., Shirokova N.G. Osobennosti opyleniya i zavazyvaniya plodov u *Spiraea media* Schmidt i *S. x arguta* Zabel v GBS RAN // Drevesnye rasteniya: fundamentalnye i prikladnye issledovaniya. M., 2011. Vyp. 1. S. 82–89].
- Пономарев А.Н. Цветение и опыление злаков // Уч. записки Пермского гос. ун-та им. А. М. Горького. 1964. Т. 114. Биол. С. 115–178 [Ponomarev A.N. Tsvetenie i opylenie zlakov // Uch. zapiski Permskogo gos. un-ta im. A.M. Gor'kogo. 1964. T. 114. Biol. S. 115–178].
- 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.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Программа и методика выявления апомиктических форм во флоре СССР // Бот. журнал. 1971. Т. 56. № 3. С. 369–377 [Khokhlov S.S., Zaitseva M.I. Programma i metodika vyyavleniya apomiktichnykh form vo flore SSSR. // Bot. zhurnal. 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 gubotsvetnykh. // Apomiksisis i tsitoembriologiya rastenii. Saratov, 1975. Vyp. 3. S. 3–16].
- Широкова Н.Г. Особенности репродуктивной биологии некоторых гибридов рода *Spiraea* (Rosaceae) в условиях ГБС РАН // Карпология и репродуктивная биология растений. Материалы Всероссийской научной конференции. М., 2011. С. 254–257 [Shirokova N.G. Osobennosti reproductivnoi biologii nekotorykh gibridov roda *Spiraea* (Rosaceae) v usloviyakh GBS RAN // Karpologiya i reproductivnaya biologiya rastenii. Materialy Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii. M., 2011. S. 254–257].
- 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].
- 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. М.-Л., 1954. Т. 3. С. 269–332].
- Юрцева Н.С., Филоsofova 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. Т. IV. № 5. С. 745–752].
- Dufay M., Lahiani E., Brachi B. Gender variation and inbreeding depression in gynodioecious-gynomonoecious *Silene nutans* (Caryophyllaceae) // Int. J. of Plant Sciences. 2010. V. 171. N 1. P. 53–62.
- Garraud C., Brachi B., Dufay M., Touzet P., Shykoff J.A. Genetical determination of male sterility in gynodioecious *Silene nutans* // Heredity. 2011. Vol. 106. N 5. P. 757–764.
- 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.
- 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 08.09.2015
Принята к публикации / Accepted 14.03.2016

**COMBINED INVESTIGATION OF THE MALE AND FEMALE
GENERATIVE ORGANS IN FLOWERS OF *SPIRAEA SALICIFOLIA* L.
(ROSACEAE, SPIRAEOIDEAE) IN CONNECTION WITH
THE MANIFESTATIONS OF SEXUAL POLYMORPHISM**

N.G. Shirokova¹

The purpose of the combined investigation of the male and female generative organs of *Spiraea salicifolia* L. was to reveal possible manifestations of gynoecium reduction and their connection with the manifestations of the reduction of androecium. Most of the studied flowers of *S. salicifolia* were found to have distinct abnormalities of the male generative organs which were considered to be the manifestations of the androecium reduction. Oppositely, the manifestations of the gynoecium reduction were practically absent. Variation of the characteristics of the degree of gynoecium development was not found to correlate strictly or reversely with the characteristics of androecium destruction. Rare abnormalities of the gynoecium structure seemed not to be connected with each other and with the manifestations of the androecium reduction.

Key words: sexual polymorphism; androecium; gynoecium; Spiraeoideae.

¹ Shirokova Nina Gleryevna, Department of the Biological Evolution, Biological Faculty, MSU (ngs9346@gmail.com).