

ГИНОДИЭЦИЯ *GERANIUM BIFOLIUM* (GERANIACEAE)

© 2020 г. Н. И. Гордеева

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

Поступила в редакцию 26.12.2019 г.

После доработки 09.01.2020 г.

Принята к публикации 14.01.2020 г.

Исследованы особенности гинодиэции у сибирского вида *Geranium bifolium* Patrin. в 4-х луговых и лесных сообществах подтайги Западно-Сибирской равнины. Установлены достоверные различия между обоеполями и пестичными типами цветков по морфометрическим признакам: длина и ширина чашелистика; длина и ширина лепестков венчика; длина тычинок внешнего и внутреннего круга; длина пыльника. Обоеполые цветки отличаются большими размерами по сравнению с пестичными цветками: наибольшие различия обнаружены по длине тычиночных нитей (в 2.3–2.4 раза, соответственно для внешнего и внутреннего круга) и по размеру лепестков венчика (в 1.4–1.6 раза). Пыльники тычинок пестичных цветков находятся в редуцированном состоянии и не образуют пыльцу. Нет различий между половыми особями по длине побега (59.3 ± 1.2 и 58.4 ± 1.3 см) и длине синфлоресценций (26.7 ± 1.3 и 26.1 ± 1.3 см), соответственно, для гермафродитных и женских особей. Установлены достоверные различия между половыми формами по семенной продуктивности модельных побегов: генеративные побеги женских особей образуют в 18.3 раза больше плодов и в 19.6 раза больше семян, чем гермафродитные особи. Для *G. bifolium* выявлена женская репродуктивная компенсация. В исследованных местообитаниях вид характеризуется хорошим семенным возобновлением. В половой структуре ценопопуляций женские особи составляют от 49.1% до 56.8% от общего числа генеративных особей. Близкая к 50% частота женских особей и их высокая семенная продуктивность по сравнению с гермафродитами позволяют сделать вывод, что вид *G. bifolium* отличается высокой степенью половой дифференциации растений, которое обеспечивает перекрестное опыление и аутбридинг особей вида.

Ключевые слова: *Geranium bifolium* Patrin., ценопопуляция, гинодиэция, половая структура

DOI: 10.31857/S0006813620030035

Для многих видов рода *Geranium* L. (Geraniaceae) характерен половой полиморфизм в форме гинодиэции — явления, при котором в популяциях совместно произрастают гермафродитные особи с обоеполями цветками и женские особи с пестичными цветками (Knuth, 1898; Dem'yanova, 1985). Морфо-физиологические различия, связанные с половой дифференциацией растений, являются наследственно устойчивыми (Melikyan, 2000). Для гинодиэцичных видов теоретически исследованы и установлены в природе две основные системы детерминации пола: мутации, связанные с мужской стерильностью, являются либо ядерными, либо цитоплазматическими (Dufay M., Billard E., 2011). Гинодиэция обеспечивает аутбридинг особей в популяции, влияет на популяционную изменчивость видов и тем самым способствует лучшей адаптации растений к условиям окружающей среды. В литературе подробно рассмотрены различные аспекты гинодиэции некоторых видов рода из Европы, Северной Америки

и Северного Китая: *Geranium sylvaticum* L. (Asikainen, Mutikainen, 2003; Volkova et al., 2007), *Geranium maculatum* L. (Chang, 2006), *G. richardsonii* Fisch. et Trautv. (Williams et al., 2000), *Geranium transversale* Vedis (Kar. et Kir) (Abdusalam et al., 2017). В результате исследований выявлено, что у всех видов хорошо выражена половая дифференциация растений в репродуктивной сфере: женские особи отличаются от гермафродитных особей редуциацией андроеца, стерилизацией пыльцы и уменьшением размеров пестичных цветков. Для вида *G. transversale* помимо гермафродитной и женской половой формы отмечены гиномоноэцичная (особи с обоеполями и пестичными цветками) и андромоноэцичная (особи с обоеполями и тычиночными цветками) формы растений (Abdusalam et al., 2017). Исследователями показано, что одним из важных механизмов сохранения женских фенотипов в популяциях видов р. *Geranium* является механизм женской репродуктивной компенсации, при котором женские

особи получают преимущество в репродукции по сравнению с гермафродитными (Asikainen, Mutikainen, 2005; Chang, 2006; Varga et al., 2009; Abdusalam et al., 2017). В литературе также имеются сведения о половой структуре природных популяций видов рода из европейской части России и Зауралья: *Geranium collinum* Steph. ex Willd., *Geranium palustre* L., *Geranium pratense* L., *Geranium sanguineum* L. (Dem'yanova, Ponomarev, 1979; Dem'yanova, 2013a, b). Кроме того, гинодиэция указывается для сибирских видов *Geranium krylovii* Tzvelev. и *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer., для последнего вида отмечается еще и гиномоноэция (Peshkova, 1996). Однако, до настоящего времени нет подробных исследований по половому полиморфизму видов р. *Geranium*, произрастающих в Сибири. Для изучения был выбран вид *Geranium bifolium* Patrin. – травянистый многолетний поликарпик, имеющий ареал в Западной, Средней и Восточной Сибири; произрастает на суходольных и лесных лугах, в березовых, сосновых, осиновых и смешанных лесах (Peshkova, 1996).

Цель работы – исследовать особенности гинодиэции сибирского вида *Geranium bifolium*. Половой полиморфизм у вида изучается впервые.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

G. bifolium относится к дифференцирующим (характерным) видам лесных лугов Западно-Сибирской равнины, но встречается в фитоценозах с очень небольшим обилием (Tishchenko et al., 2015; Korolyuk et al., 2016). Исследования полового полиморфизма *G. bifolium* проводили в 4 ценопопуляциях в луговых и лесных фитоценозах подтайги Западно-Сибирской равнины (Новосибирская область): ЦП1 – разнотравно-злаковый луг на опушке сосново-березового леса, окр. Академгородка, общее проективное покрытие (ОПП) травостоя – 90%, проективное покрытие (ПП) *G. bifolium* – 2% (*Poa angustifolia* L., *Bromopsis inermis* Holub., *Dactylis glomerata* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Aegopodium podagraria* L., *Veronica chamaedrys* L.); ЦП2 – злаково-разнотравный сосновый лес с примесью березы, окр. г. Бердска, ОПП – 90%, ПП *G. bifolium* – 2% (*A. podagraria*, *D. glomerata*, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Carex macroura* Meinh., *B. pinnatum*, *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Horn.); ЦП3 – лесной злаково-разнотравный луг на вырубке березово-соснового леса, окр. Академгородка, ОПП – 100%, ПП *G. bifolium* – 1% (*A. podagraria*, *D. glomerata*, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth., *P. angustifolia*, *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoff., *Heraclium dissectum* Ledeb.); ЦП4 – лесной разнотравно-злаковый луг на вырубке соснового леса, окр. г. Новосибирска, станция Сеятель ОПП – 90%, ПП *G. bifolium* – 2% (*D. glomerata*, *B. inermis*, *P. angustifolia*, *Lathyrus vernus* (L.) Bernh.,

Fragaria vesca L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce.)

Особенности гинодиэции *G. bifolium* изучали на разных структурных уровнях организации: органном, организменном и популяционном. Морфологические исследования и изучение репродукции особей вида проводили в модельной ЦП1. Морфометрические параметры цветков измеряли с помощью окуляр-микрометра под бинокуляром при увеличении 8×1; выборка составляла по 50–70 экземпляров цветков каждого полового типа у 25 гермафродитных и 25 женских особей. Учитывали следующие параметры цветка: длину и ширину чашелистиков; длину и ширину лепестков; общую длину столбика и рыльца пестика; диаметр завязи; длину внутренних и внешних тычиночных нитей, длину пыльника. Морфологические признаки особей *G. bifolium* изучали на 25 особях каждой половой формы в средневозрастном генеративном состоянии; для этого измеряли длину побегов и синфлоресценции, а также подсчитывали число генеративных побегов у особи. Для выяснения репродукции разных половых форм определяли семенную продуктивность растений: подсчитывали общее число цветков, плодов и семян на один генеративный побег. С этой целью в ценопопуляции отмечались средневозрастные генеративные особи в фазе цветения, затем их генеративные побеги были собраны в фазе плодоношения до раскрытия плодов. Выборка составляла по 15 особей гермафродитных и женских растений. Все данные статистически обработаны (Zaitsev, 1991).

Для выяснения семенного возобновления вида изучали онтогенетическую структуру трех ценопопуляций (ЦП1, ЦП2 и ЦП3) по общепринятым методикам на трансектах площадью 1 × 10 м² (Тсеноропуляцсии..., 1976). Онтогенетические состояния *G. bifolium* выделяли по морфологическим признакам, предложенным для описания онтогенеза у вида *G. sylvaticum*: форма и характер рассечения на доли листовой пластинки, тип корневой системы, образование корневища, образование генеративных полурозеточных побегов, смена нарастания особи, партикуляция (Sugorkina, 1989).

Половую структуру ценопопуляций *G. bifolium* определяли путем подсчета всех генеративных особей разной половой формы в ценопопуляциях по общепринятым методикам; так как число особей в ценопопуляциях сильно варьировало, исследуемая площадь в разных ценозах составляла от 40 до 300 м² (Asikainen, Mutikainen, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБУЖДЕНИЕ

Растения *G. bifolium* формируют короткокорневищную жизненную форму. Генеративная сфе-

Таблица 1. Морфометрические показатели обоеполых и пестичных цветков побегов гермафродитных и женских особей *Geranium bifolium*
Table 1. Morphometric parameters of bisexual and pistillate flowers of shoots of hermaphrodite and female individuals of *Geranium bifolium*

Признак ¹ Feature ¹	Половой тип Sexual type	Min–Max	M ± m	C _v %	td
Длина чашелистика Length of sepal	1 2	6.5–8.1 5.2–7.2	7.13 ± 0.06 6.12 ± 0.06	6.7 7.0	12.38
Ширина чашелистика Width of sepal	1 2	2.5–3.3 2.3–3.0	2.86 ± 0.02 2.59 ± 0.02	6.9 7.1	7.9
Длина лепестка венчика Length of petal	1 2	10.0–13.5 5.8–9.0	11.21 ± 0.12 7.11 ± 0.11	7.4 11.2	25.79
Ширина лепестка венчика Width of petal	1 2	4.6–6.3 2.8–4.6	5.14 ± 0.06 3.71 ± 0.07	8.2 13.3	15.99
Длина столбика и рыльца пестика Length of pistil style and stigma	1 2	5.5–10.2 5.8–11.5	7.54 ± 0.13 7.33 ± 0.12	14.7 12.2	1.17
Диаметр завязи Diameter of ovary	1 2	1.5–2.0 1.5–2.2	1.85 ± 0.02 1.87 ± 0.02	7.9 7.0	0.80
Длина внешней тычиночной нити Length of external stamen filament	1 2	4.6–6.5 1.8–2.8	5.38 ± 0.05 2.31 ± 0.03	8.1 11.1	48.86
Длина внутренней тычиночной нити Length of internal stamen filament	1 2	5.7–8.0 2.3–3.6	6.77 ± 0.06 2.82 ± 0.04	7.5 10.7	53.81
Длина пыльника Length of anther	1 2	1.0–1.2 0.1–0.1	1.02 ± 0.01 0.1 ± 0.0	5.5 0	118.77

Примечание. ¹ – показатели даны в мм. Половой тип: 1 – обоеполый, 2 – пестичный. Min–Max – минимальный и максимальный размер. M ± m – среднее значение и ошибка среднего. C_v – коэффициент вариации. td – критерий достоверности различий; если td ≥ 3.4, различия достоверны.

Note. ¹ – the values are in mm. Sexual type: 1 – bisexual, 2 – pistillate. Min–Max – minimum and maximum size. M ± m – mean and error of mean. C_v – coefficient of variation. td – Student's t-test, the differences are significant at td ≥ 3.4.

ра растений – синфлоресценция, представляет собой закрытый тирс из монохазиев, параклади немногочисленны, подобно синфлоресценции вида *G. sylvaticum* (Kuznetsova, 1992). Изучение половой дифференциации *G. bifolium* показало, что каждая особь состоит из побегов только одной половой формы: гермафродитной или женской. Для вида выявлено два типа цветков: обоеполые и пестичные. Обоеполый цветок состоит из актиноморфной 5-листной чашечки, 5-лепестного венчика; андроцей – из 10 тычинок (5 длинных и 5 коротких); гинецей – из 5 плодолистиков. Цветки протандричные, рыльца пестика сомкнуты при зрелой пыльце для предотвращения самоопыления. Завязь верхняя, 5-гнездная, в каждом гнезде находится по 2 семязачатка, в семя развивается только 1 семязачаток. Плод – дробная коробочка, распадающаяся при созревании на односемянные гнезда. Число семян в коробочке зависит от успешности перекрестного опыления цветка, максимум 5 штук. Пестичные цветки отличаются меньшими размерами и недоразвитыми тычинками.

Морфометрические исследования параметров цветков *G. bifolium* позволили установить достоверные различия между половыми типами цветков по большинству признаков: длина и ширина чашелистика; длина и ширина лепестков венчика; длина тычиночных нитей внешнего и внутреннего круга; длина пыльника (табл. 1). Наибольшие различия между обоеполыми и пестичными цветками обнаружены по длине тычиночных нитей (в 2.3–2.4 раза, соответственно для внешнего круга и внутреннего круга) и по размеру лепестков венчика (в 1.4–1.6 раза, соответственно для ширины и длины). Минимальное различие наблюдается по размеру чашелистиков (в 1.1–1.2 раза, соответственно для ширины и длины). Установлено, что пыльники тычинок пестичных цветков находятся в редуцированном состоянии и не образуют пыльцу. Не выявлено достоверных различий между разными типами цветков по морфологическим признакам гинецея – общей длины столбика и рыльца и диаметра завязи. Все исследованные показатели цветков имеют низкий коэффициент вариации (табл. 1).

Таблица 2. Семенная продуктивность побегов гермафродитных и женских особей *Geranium bifolium*
Table 2. Seed productivity of shoots of hermaphrodite and female individuals of *Geranium bifolium*

Признак ¹ Feature ¹	Пол Sexual type	Min–Max	M ± m	C _v , %	td
Число цветков Number of flowers	1	11–39	25.72 ± 1.64	31.3	2.25
	2	8–36	20.88 ± 1.41	33.8	
Число плодов Number of fruits	1	0–3	0.71 ± 0.24	127.9	11.69
	2	5–29	13.00 ± 1.85	51.2	
Число семян Number of seeds	1	0–6	1.57 ± 0.58	138.3	10.49
	2	10–96	30.85 ± 6.26	73.1	

Примечание. ¹ – показатели даны в шт. на 1 побег. Пол: 1 – гермафродитный, 2 – женский. Min–Max – минимальное и максимальное число. M ± m – среднее значение и ошибка среднего. C_v – коэффициент вариации. td – критерий достоверности различий; если td ≥ 3.68, различия достоверны.

Note. ¹ – values are in pcs per shoot. Sexual type: 1 – hermaphrodite, 2 – female. Min–Max – minimum and maximum number. M ± m – mean and error of mean. C_v – coefficient of variation. td – Student's t-test, the differences are significant at td ≥ 3.68.

На организменном уровне обнаружено, что средневозрастные генеративные особи образуют от 1 до 5 репродуктивных полурозеточных побегов. Сравнительный морфологический анализ не выявил различий между гермафродитными и женскими формами по следующим показателям: длина побега (59.3 ± 1.2 и 58.4 ± 1.3 см), длина синфлоресценции (26.7 ± 1.3 и 26.1 ± 1.3 см), соответственно для гермафродитных и женских растений. Число генеративных побегов у гермафродитных особей, в среднем, немного ниже, чем у женских: 1.6 ± 0.21 и 2.0 ± 0.30 , соответственно. Гермафродитные особи отличаются немного большим числом цветков на генеративный побег, чем женские особи: 25.7 ± 1.6 и 20.9 ± 1.4 , соответственно.

Одним из основных показателей при характеристике гинодиэичных видов служит репродуктивность особей разных половых форм. Исследование репродуктивности *G. bifolium* показало, что по числу цветков на один побег между женскими и гермафродитными особями нет достоверных различий (табл. 2). Однако по числу плодов и семян (семенная продуктивность) установлены достоверные различия между половыми формами: генеративные побеги женских особей образуют в 18.3 раза больше плодов и в 19.6 раза больше семян, чем побеги гермафродитных особей. В пересчете на 1 цветок различия могут достигать еще больших значений: пестичный цветок формирует в 25.2 раза больше семян, чем обоеполый. Таким образом, у вида *G. bifolium* выявлена женская репродуктивная компенсация, которая является основным механизмом поддержания женских фенотипов в природных популяциях данного вида.

Для выяснения особенности возобновления растений в популяции дополнительно изучалась онтогенетическая структура ценопопуляций *G. bifolium* (табл. 3). Установлено, что исследован-

ные ценопопуляции являются полночленными, во всех местообитаниях обнаружены проростки. В ЦП1 и ЦП2 отмечается доминирование ювенильных особей (34.7% и 43.4%), доля суммы иматурных и виргинильных особей также значительна (27.0% и 27.1%); зрелые генеративные особи составляют здесь 17.0% и 18.3%, соответственно для ЦП1 и ЦП2. В ЦП3 ювенильные особи насчитывают 14.1%, участие иматурных и виргинильных особей составляет 9.7%, в этой ценопопуляции преобладают зрелые генеративные особи – 43.9%. Хорошее семенное возобновление способствует поддержанию и сохранению половой структуры в ценопопуляциях вида.

Изучение половой структуры ценопопуляций *G. bifolium* показало, что во всех исследованных местообитаниях женские особи составляют от 49.1% до 59.0% от общего числа генеративных растений (табл. 4). Таким образом, частота женских особей в луговых и лесных фитоценозах может достигать значений, близких к 50%.

Результаты наших исследований гинодиэции *G. bifolium* показали высокую степень половой дифференциации растений: у женских особей число семян в расчете на цветок может достигать значений в 25.2 раза больше, чем у гермафродитов. При исследовании гинодиэции у другого вида р. *Geranium* – *G. sylvaticum* из Северной Европы (Финляндия) авторами было обнаружено незначительное преимущество по репродуктивности у женских особей: число семян на цветок у женских особей в 1.2–1.7 раза выше, чем у гермафродитов (Asikainen, Mutikainen, 2003). По данным этих авторов, в половой структуре ценопопуляций *G. sylvaticum* частота женских особей среди генеративных растений составляет от 0.4 до 27.2%. Таким образом, можно заключить, что виды *G. bifolium* и *G. sylvaticum* из общей секции *Geranium* рода *Geranium* (Peshkova, Ovchinnikova, 2012; Troshkina, 2019),

Таблица 3. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Geranium bifolium*
Table 3. Ontogenetic structure of *Geranium bifolium* coenopopulations

CP	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>	<i>s</i>	Всего особей, шт. Total number of individuals, pcs
CP1	43.4*	13.2	13.8	2.5	18.3	3.8	4.4	0.6	159
CP2	34.7	13.2	13.9	2.4	17.0	4.5	11.5	2.8	288
CP3	14.0	6.2	3.5	10.5	43.9	3.5	14.0	4.4	114

Примечание. CP – ценопопуляция. * – % от общего числа особей.

Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное.

Note. CP – coenopopulation. * – % of the total number of individuals.

Ontogenetic states: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g*₁ – young generative, *g*₂ – mature generative, *g*₃ – old generative, *ss* – subsenile, *s* – senile.

Таблица 4. Половая структура ценопопуляций *Geranium bifolium*
Table 4. Sexual structure of *Geranium bifolium* coenopopulations

№ ЦП Coenopopulation number	Число генеративных особей Number of generative individuals	Гермафродитные особи, шт. Hermaphroditic individuals, pcs	Женские особи, шт. Female individuals, pcs
1	65	33 (50.8%)	32 (49.2%)
2	95	41 (43.2%)	54 (56.8%)
3	273	112 (41.0%)	161 (59.0%)
4	55	28 (50.9%)	27 (49.1%)

Примечание. В скобках – % от общего числа генеративных особей.

Note. In parentheses – % of the total number of generative individuals.

отличаются разной степенью половой дифференциации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований гинодиэции сибирского вида *G. bifolium* установлены достоверные различия между обоеполами и пестичными типами цветков по большинству морфометрических признаков: длина и ширина чашелистиков; длина и ширина лепестков венчика; длина тычинок внешнего и внутреннего круга; длина пыльника. Обоеполые цветки отличаются большими размерами, по сравнению с пестичными цветками. Наибольшие различия установлены по признаку длины тычиночных нитей (в 2.3–2.4 раза, соответственно для внешнего круга и внутреннего круга). Пыльники тычинок пестичных цветков находятся в редуцированном состоянии и не образуют пыльцу. Не обнаружено морфологических различий между разными половыми особями по длине побега и длине синфлоресценции.

Установлены достоверные различия между половыми особями по семенной продуктивности генеративных побегов: на побегах женских особей образуется в 18.3 раза больше плодов и в 19.6 раза больше семян, чем у гермафродитных растений. У вида *G. bifolium* выявлена женская репродуктивная компенсация. В исследованных

местообитаниях вид характеризуется хорошим семенным возобновлением.

При исследовании половой структуры ценопопуляций в 4-х луговых и лесных сообществах обнаружено, что женские особи составляют от 49.1% до 56.8% от общего числа генеративных особей. Близкая к 50% женская частота встречаемости и высокая семенная продуктивность женских особей по сравнению с гермафродитами позволяют сделать вывод, что вид *G. bifolium* характеризуется высокой степенью половой дифференциации растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А17-117012610053-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abdusalam, A., Tan, D., & Chang, S. M. 2017. Sexual expression and reproductive output in the ephemeral *Geranium transversale* are correlated with environmental conditions. – *Am. J. Bot.* 104 (12): 1920–1929.
- Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). – *Am. J. Bot.* 90 (2): 226–234.

- Asikainen E., Mutikainen P. 2005. Pollen and resource limitation in a gynodioecious species. — *Am. J. Bot.* 92 (3): 487–494.
- Chang S.M. 2006. Female compensation through the quantity and quality of progeny in a gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). — *Am. J. Bot.* 93 (2): 263–270.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэтии у цветковых растений. — *Бот. журн.* 70 (10): 1289–1301.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2013а. Половой полиморфизм некоторых степных растений Центрально-Черноземного заповедника. — *Вестн. Пермск. ун-та. Сер: Биология.* 2: 11–18.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2013б. Половая структура природных популяций некоторых двудомных и гинодиэтичных растений Окского заповедника. — *Вестн. Пермск. ун-та. Сер.: Биология.* 2: 19–22.
- [Dem'yanova, Ponomarev] Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. 1979. Половая структура природных популяций гинодиэтичных и двудомных растений лесостепи Зауралья. — *Бот. журн.* 64 (7): 1017–1024.
- Dufay M., Billard E. 2011. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. — *Ann. Bot.* 109 (3): 505–519.
- Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie.* 1898. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. Bd.II. T. I. S. 228–238.
- [Korolyuk et al.] Королюк А.Ю., Тищенко М.П., Ямалов С.М. 2016. Лесные луга Западно-Сибирской равнины и новый взгляд на систему порядка Caricaceae-Crepidetalia sibiricae. — *Растительность России.* 29: 67–88.
- [Kuznetsova T.V. et al.] Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. 1992. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб. 127 с.
- [Melikyan] Меликян А.П. 2000. Половой полиморфизм. — В кн.: *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции.* Т. 3. СПб. С. 73–75.
- [Peshkova] Пешкова Г.А. 1996. Семейство Geraniaceae. — В кн.: *Флора Сибири.* Т. 10. Новосибирск. С. 8–22.
- [Peshkova, Ovchinnikova] Пешкова Г.А., Овчинникова С.В. 2012. Семейство Geraniaceae Juss. — В кн.: *Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения.* Новосибирск. С. 264–267.
- [Sugorkina] Сугоркина Н.С. 1989. Онтогенез и особенности популяционной биологии видов рода Герань: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 17 с.
- [Tishchenko et al.] Тищенко М.П., Королюк А.Ю., Макунина Н.И. 2015. Суходольные луга северной лесостепи и подтайги Тобол-Иртышского междуречья. — *Растительность России.* 26: 129–147.
- [Troshkina] Трошкина В.И. 2019. Конспект видов рода *Geranium* (Geraniaceae) Алтайской горной страны. — *Растительный мир Азиатской России.* 3: 13–28. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2019-3\(13-28\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2019-3(13-28))
- [Tsenoropolyatsii] Ценопопуляция растений (основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- Varga S., Kytöviita M.M., Siikamäki P. 2009. Sexual differences in response to simulated herbivory in the gynodioecious herb *Geranium sylvaticum*. — *Plant Ecol.* 202 (2): 325–336.
- Volkova P.A., Rudakova V.S., Shipunov A.B. 2007. Sex ratios in populations of *Geranium sylvaticum* in European Russia. — *Plant Species Biol.* 22 (2): 125–128.
- Williams C.F., Kuchenreuther M.A., Drew A. 2000. Floral dimorphism, pollination, and self-fertilization in gynodioecious *Geranium richardsonii* (Geraniaceae). — *Am. J. Bot.* 87 (5): 661–669.
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1991. Математический анализ биологических данных. М. 184 с.

GYNODIOECY OF *GERANIUM BIFOLIUM* (GERANIACEAE)

N. I. Gordeeva

Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia
e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

Sexual polymorphism of the Siberian *Geranium bifolium* Patr. was investigated in meadows and forests in subtaiga of West Siberian Plain (Novosibirsk Region). There were revealed significant differences between bisexual and pistillate types of flowers in most of morphometric parameters: sizes of calyx and corolla, length of stamens and anthers. Maximum differences were found in the stamens: filaments in the pistillate flowers were 2.3–2.4 times less than those in the bisexual flowers. The stamens of the pistillate flowers are sterile, the anthers are rudimentary. There are no differences between the sexes in the length of shoots and of inflorescences. Significant differences between sexes in the seed productivity of shoots were established. The generative shoots of females produce 18.3 times more fruits and 19.6 times more seeds than hermaphrodites; the pistillate flower forms 25.2 times more seeds than the bisexual one. Female reproductive compensation of *G. bifolium* was well expressed. In the studied habitats, *G. bifolium* is characterized by good seed regeneration. In the sexual structure of the coenopopulations, female individuals amount 49.1% to 56.8% of the total number of generative individuals, 53.6% on average. High seed productivity of the females compared to hermaphrodites and female frequency close to 50% suggest that *G. bifolium* has a high degree of sexual differentiation of plants.

Keywords: *Geranium bifolium* Patr., coenopopulation, gynodioecy, sexual structure

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the State task of Central Siberian Botanical Garden of SB RAS, no. АААА-А17-117012610053-9.

REFERENCES

- Abdusalam A., Tan D., Chang S.M. 2017. Sexual expression and reproductive output in the ephemeral *Geranium transversale* are correlated with environmental conditions. — *Am. J. Bot.* 104 (12): 1920–1929.
- Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). — *Am. J. Bot.* 90 (2): 226–234.
- Asikainen E., Mutikainen P. 2005. Pollen and resource limitation in a gynodioecious species. — *Am. J. Bot.* 92 (3): 487–494.
- Chang S.M. 2006. Female compensation through the quantity and quality of progeny in a gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). — *Am. J. Bot.* 93 (2): 263–270.
- Dem'yanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Botanicheskii zhurnal.* 70 (10): 1289–1301 (In Russ.).
- Dem'yanova E.I. 2013a. Polovoi polimorfizm nekotorykh stepnykh rasteniy Tsentralno-Chernozemnogo zapovednika. [Sexual polymorphism of some steppe plants of Central Chernozymnii reserve]. — *Bull. Perm Univ. Ser. Biol.* 2: 11–18 (In Russ.).
- Dem'yanova E.I. 2013b. Polovaya struktura prirodnykh populyatsiy nekotorykh dvudomnykh i ginodiet-sichnykh rasteniy Okskogo zapovednika. [The sex structure of natural populations some dioecious and gynodioecious plants of Okskii reserve]. — *Bull. Perm Univ. Ser. Biol.* 2: 19–22 (In Russ.).
- Dem'yanova E.I., Ponomarev A.N. 1079. The sex structure of natural populations gynodioecious and dioecious plants of forest-steppe of Zauralye. — *Botanicheskii zhurnal.* 64 (7): 1017–1024 (In Russ.).
- Dufay M., Billard E. 2011. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. — *Ann. Bot.* 109 (3): 505–519.
- Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie.* 1898. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. Bd.II. T. I. S. 228–238.
- Korolyuk A.Yu., Tishchenko M.P., Yamalov S.M. 2016. Forest meadows of the West Siberian Plain and revision of the order Carici macrourae—Crepidetalia sibiricae. — *Vegetation of Russia.* St. Petersburg. 29: 67–88 (In Russ.).
- Kuznetsova T.V., Pryakhina N.I., Yakovlev G.P. 1992. Sotsvetiya. Morfologicheskaya klassifikatsiya. [Inflorescences. The morphological classification]. St. Petersburg. 127 p. (In Russ.).
- Melikyan A.P. 2000. Polovoi polimorfizm [Sexual polymorphism]. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Reproductive systems.* Vol. 3. St. Peterburg. P. 73–75 (In Russ.).
- Peshkova G.A. 1996. Family Geraniaceae. — In: *Flora Siberae.* T. 10. Novosibirsk. P. 8–22 (In Russ.).
- Peshkova G.A., Ovchinnikova S.V. 2012. Family Geraniaceae Juss. — In: *Conspectus of flora of Asian Russia: vascular plants.* Novosibirsk. P. 264–267 (In Russ.).
- Sugorkina N.I. 1989. Ontogenez i osobennosti populyatsionnoi biologii vidov roda Geran'. [Ontogenesis and features of population biology of species of the genus *Geranium*]. *Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Moscow.* 17 p. (In Russ.).
- Tishchenko M.P., Korolyuk A.Yu., Makunina N.I. 2015. Meadows of north forest-steppe and subtaiga on the Tobol and the Irtysh watershed. — *Vegetation of Russia.* St. Petersburg. 26: 129–147 (In Russ.).
- Troshkina V.I. 2019. The synopsis of the genus *Geranium* (Geraniaceae) of the Altai mountain country. — *Rastitelnyi mir Aziatskoi Rossii.* 3: 13–28 (In Russ.). [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2019-3\(13-28\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2019-3(13-28))
- Tsenopopulatsii rastenii: (osnovnyye ponyatiya i struktura) [Plant coenopopulations (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Varga S., Kytöviita M.M., Siikamäki P. 2009. Sexual differences in response to simulated herbivory in the gynodioecious herb *Geranium sylvaticum*. — *Plant Ecology.* 202 (2): 325–336.
- Volkova P.A., Rudakova V.S., Shipunov A.B. 2007. Sex ratios in populations of *Geranium sylvaticum* in European Russia. — *Plant Species Biology.* 22 (2): 125–128.
- Williams C.F., Kuchenreuther M.A., Drew A. 2000. Floral dimorphism, pollination, and self-fertilization in gynodioecious *Geranium richardsonii* (Geraniaceae). — *Am. J. Bot.* 87 (5): 661–669.
- Zaitsev G.N. 1991. Matematicheskii analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of the biological data]. Moscow. 184 p. (In Russ.).