

СИСТЕМА СКРЕЩИВАНИЯ И СЕМЕННАЯ РЕПРОДУКЦИЯ *GERANIUM ASIATICUM* (GERANIACEAE)

© 2021 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 12.03.2021 г.

После доработки 13.08.2021 г.

Принята к публикации 24.08.2021 г.

Исследованы особенности системы скрещивания и семенной репродукции гинодиэичного вида *Geranium asiaticum* Serg. в 4 ценопопуляциях Западной Сибири (Новосибирская обл.). Обоопольный цветок гермафродитных особей *G. asiaticum* отличается более продолжительным цветением (2.5–3.5 суток), чем пестичный цветок женских особей (2–2.5 суток), что связано с прохождением мужской (тычиночной) фазы в начале морфогенеза обоопольного цветка; для *G. asiaticum* характерна строго выраженная протандрия. Установлено, что скрещивание особей *G. asiaticum* происходит по типу ксеногамии, а автогамия полностью исключена. В эксперименте по изоляции отдельных цветков в соцветии 100% изолированных пестичных и обоопольных цветков засыхали без оплодотворения. В эксперименте по искусственному опылению цветков, 85% пестичных цветков сформировали плоды (17 из 20 цветков), среди обоопольных цветков плоды завязали только 10% (3 из 30 цветков). Не обнаружено достоверных различий по показателю числа цветков на генеративном побеге у женских и гермафродитных особей *G. asiaticum*. Установлены достоверные различия между разнополюми особями по показателям числа плодов и числа семян на генеративный побег: женские особи образуют в 16.1–22.1 раза больше плодов и в 13.8–28.3 больше семян, чем гермафродиты. Пестичные цветки формируют в среднем 1.85 ± 0.08 семян, а обоопольные 0.07 ± 0.02 семян на один цветок; в среднем, женские растения образуют в 26.4 раза больше семян, чем гермафродиты. Исследование систем скрещивания и размножения *G. asiaticum* показало, что плоды и семена образуют в основном женские особи, однако гермафродитные особи производят необходимую для оплодотворения пыльцу. Разная степень половой дифференциации *G. asiaticum* и *Geranium sylvaticum* L. из одной секции свидетельствует о том, что в роде *Geranium* наблюдаются преобразования, направленные на формирование диэции.

Ключевые слова: *Geranium asiaticum* Serg., гинодиэция, система скрещивания, семенная репродукция, ценопопуляция

DOI: 10.31857/S0006813621110041

Системы скрещивания и размножения определяют генетическое разнообразие и эволюционные процессы у растений. Скрещивание растений обеспечивается разными способами опыления: перекрестным опылением (ксеногамия), самоопылением (автогамия) и их сочетанием у одного вида. Особый интерес представляет исследование скрещивания и размножения у сексуально полиморфных растений. В литературе имеются сведения, что при изучении систем размножения растений в роде *Silene* L. (Caryophyllaceae) были выделены виды, различающиеся по типу полового полиморфизма: гермафродитные, гинодиэичные и диэичные (Desfeux et al., 1996). Проведенный филогенетический анализ видов этого рода позволил авторам предположить, что диэция (двудомность) у растений могла развиваться из ядерно-цитоплазматической гинодиэции (Desfeux et al., 1996; Charlesworth, 2006; Vernasconi et al., 2009). Многие виды рода *Geranium* L.

характеризуются гинодиэцией – типом полового полиморфизма, при котором в популяции совместно произрастают гермафродитные и женские особи (Knuth, 1898; Dem'yanova, 1985). Известно, что виды этого рода отличаются по ряду признаков половой дифференциации: семенной продуктивности половых фенотипов, а также по соотношению половых фенотипов в структуре ценопопуляций (Asikainen, Mutikainen, 2003; Abdusalam et al., 2017; Gordeeva, 2020). Детальные исследования систем размножения гинодиэичных растений позволяют выявить особенности полового полиморфизма отдельных видов и могут быть полезны при рассмотрении гинодиэции как одного из механизмов эволюционных процессов.

Цель работы – исследование особенности системы скрещивания и семенной репродукции гинодиэичного *G. asiaticum* Serg. (*G. bifolium* Patr. ex DC).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Geranium asiaticum относится к короткокорневищным травянистым поликарпикам. Встречается на суходольных и лесных лугах, в березовых, сосновых, осиновых и смешанных лесах. Распространен в Западной, Средней и Восточной Сибири (Peshkova, 1996). В ценопопуляциях *G. asiaticum* совместно произрастают 2 половые формы растений: гермафродитные особи с обоеполюми цветками и женские особи с пестичными цветками. Генеративная сфера растений представлена синфлоресценцией, образованной закрытыми тирсами из монохазиев; паракладии немногочисленны (Gordeeva, 2020).

Исследования систем размножения *G. asiaticum* проводили в мае–июне 2019–2020 гг. в 4 ценопопуляциях в фитоценозах Новосибирской области: ЦП1 (54°49'35.37"с.ш.; 83°06'37.74"в.д.) – разнотравно-злаковый луг на опушке сосново-березового леса, общее проективное покрытие (ОПП) травостоя – 90%, проективное покрытие (ПП) *G. asiaticum* – 2%; ЦП2 (54°49'25.09"с.ш.; 83°05'33.07"в.д.) – злаково-разнотравный сосновый лес с примесью березы, ОПП – 90%, ПП *G. asiaticum* – 2%; ЦП3 (54°49'22.64"с.ш.; 83°06'27.85"в.д.) – лесной злаково-разнотравный луг на вырубке березово-соснового леса, ОПП – 100%, ПП *G. asiaticum* – 1%; ЦП4 (54°52'31.78"с.ш.; 83°04'40.83"в.д.) – лесной разнотравно-злаковый луг на вырубке соснового леса, ОПП – 90%, ПП *G. asiaticum* – 2%. Растения *G. asiaticum* цветут в мае–июне.

Изучение системы скрещивания *G. asiaticum* проводили в ЦП3 с использованием общепринятых методик (Ропомарев, 1960; Dem'yanova, 2010). В период массового цветения растений на генеративных побегах отмечали по 1 цветку в фазе бутонизации у 5 женских и 5 гермафродитных особей. Продолжительность наблюдений за морфогенезом отдельных цветков составляла 8–10 дней. Для определения способов опыления *G. asiaticum* проведены эксперименты с двумя вариантами опыления обоеполюх и пестичных цветков на разнополюх особях: 1) изоляция обоеполюх и пестичных цветков; 2) искусственное опыление обоеполюх и пестичных цветков с помощью пыльцы цветков других гермафродитов. Выборка составляла от 20 до 30 цветков на генеративных побегах 20 гермафродитных и 15 женских особей. Для изоляции цветков использовали полиэтиленовые изоляторы, которые надевали на бутончики цветков. Дальнейшие наблюдения за морфогенезом отмеченных цветков проводили до засыхания или плодоношения всех цветков в соцветиях растений в течение 28–30 дней.

С целью определения семенной репродукции *G. asiaticum* подсчитывали общее число цветков, плодов и семян на генеративных побегах разно-

полюх растений. Выборка составляла по 15–25 гермафродитных и женских особей в каждой ценопопуляции. Генеративные побеги разнополюх особей отмечали в фазе массового цветения, затем срезали на стадии плодоношения. Все данные статистически обработаны, сравнение средних арифметических проводили с помощью *t*-критерия Стьюдента (Zaitsev, 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование морфогенеза цветков разнополюх особей *G. asiaticum* показало, что обоеполюх цветок проходит две фазы развития: мужскую (тычиночную) и женскую (пестичную); пестичный цветок вследствие редукции тычинок проходит только одну женскую фазу. Мужская фаза обоеполюх цветка начинается с развития тычинок и пыльников и заканчивается засыханием пыльников; в эту фазу пестик имеет минимальный размер и сомкнутое (игольчатое) рыльце. Продолжительность мужской фазы составляет около 1–1.5 суток. На вторые сутки развития обоеполюх цветка наступает женская фаза, происходит удлинение столбика до максимального размера и раскрытие 5-лопастного рыльца пестика; только в этой фазе возможен процесс опыления и оплодотворения. Длительность женской фазы около 1–1.5 суток. Через 2.5–3.5 суток после начала распускания обоеполюх цветка лепестки осыпаются; тычинки с пыльниками и раскрытое рыльце постепенно засыхают. При успешном опылении происходит оплодотворение и образование плода, однако, по нашим наблюдениям, в природных популяциях обоеполюх цветки чаще всего засыхают без оплодотворения. Морфогенез пестичного цветка сокращен до женской фазы и связан с удлинением столбика пестика и раскрытием рыльца. От начала распускания пестичного цветка продолжительность его развития составляет около 2 суток, опыление происходит при раскрытых лопастях рыльца. Затем, через 2–2.5 суток лепестки осыпаются, раскрытое рыльце засыхает, начинается постепенное формирование плода или засыхание цветка без оплодотворения. Таким образом, обоеполюх цветок *G. asiaticum* отличается более продолжительным цветением (2.5–3.5 суток), чем пестичный цветок (2–2.5 суток), что связано с прохождением мужской (тычиночной) фазы в начале морфогенеза обоеполюх цветка, т.е. вид характеризуется строго выраженной протандрией. Протандрия обоеполюх цветков является одним из основных факторов, препятствующих автогамии.

При исследовании способов опыления *G. asiaticum* обнаружено, что в эксперименте по изоляции цветков разнополюх особей все изолированные пестичные и обоеполюх цветки засыхали без образования плодов (табл. 1). Это свидетельствует

Таблица 1. Формирование плодов у обоеполых и пестичных цветков *Geranium asiaticum* в разных вариантах опыления**Table 1.** Fruit formation by bisexual and pistillate flowers of *Geranium asiaticum* in different pollination variants

Вариант опыления Pollination variant	Половой тип цветка Sexual type	Число цветков, шт. Number of flowers	Число плодов, шт. Number of fruits
Изоляция цветков Isolation of flowers	1	20	0 (0%)
Искусственное опыление пылью других растений Artificial pollination with pollen from other plants	1	30	3 (10%)
	2	20	17 (85%)

Примечание. Половой тип цветка: 1 – обоеполый, 2 – пестичный. В скобках – % цветков, сформировавших плод.

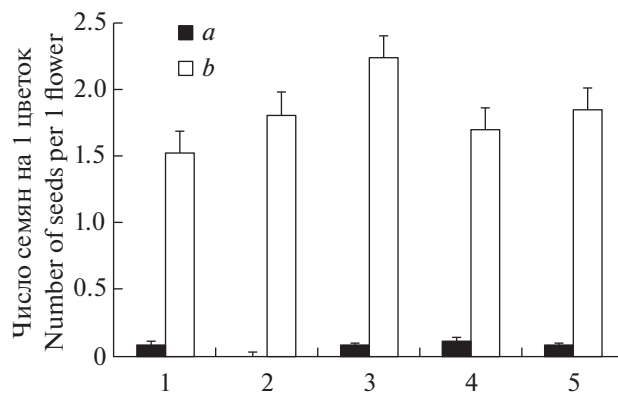
Note. Sexual type of the flower: 1 – bisexual, 2 – pistillate. In parentheses – % flowers which formed a fruit.

ет о том, что у *G. asiaticum* полностью исключена автогамия. В эксперименте по искусственному опылению разнополых цветков обнаружено, что 85% пестичных цветков успешно формировали плоды (17 из 20 пестичных цветков). Среди обоеполых цветков доля цветков, завязавших плод, составляла только 10% (3 из 30 обоеполых цветков). Таким образом, скрещивание растений *G. asiaticum* происходит преимущественно по типу ксеногамии. Следует отметить, что вследствие одновременного цветения обоеполых цветков гермафродитной особи нельзя полностью исключать возможности скрещивания по типу гейтогамии (опыление цветков в пределах синфлоресценции). Однако, вероятность гейтогамии очень незначительна, так как, большинство гермафродитных особей в ценопопуляциях не образует плодов.

Наши исследования показали, что размножение растений *G. asiaticum* и самоподдержание ценопопуляций вида происходит только семенным путем. При изучении семенной репродукции разнополых особей выявлено, что гермафродитные и женские особи в ценопопуляциях достоверно не различаются по показателю числа цветков на генеративном побеге: у гермафродитов число цветков составляло, в среднем 17.8–31.0 шт., а у женских растений, в среднем 20.9–28.9 шт. (табл. 2). Однако по показателям числа плодов и числа семян на генеративном побеге установлены достоверные различия между разнополыми особями: женские растения формировали в 16.1–22.1 раза больше плодов и в 13.8–28.3 больше семян, чем гермафродиты (табл. 2). Во всех ценопопуляциях среди отмеченных растений все женские особи формировали плоды, в то время как большинство гермафродитных особей отцветали без плодоношения. Сравнение семенной репродукции разнополых особей в расчете на один цветок показало, что пестичные цветки формируют в среднем 1.85 ± 0.08 семян, а обоеполые 0.07 ± 0.02 семян, т.е. женские растения образуют

26.4 раза больше семян, чем гермафродиты (рис. 1). Таким образом, плоды и семена образуют в основном женские особи *G. asiaticum*, в то время как гермафродитные особи производят необходимую для оплодотворения пыльцу.

Ранее были описаны результаты наблюдений гинодиэичных видов *Gypsophila altissima* L., *Arenaria longifolia* L., в популяциях которых доля мелкоцветковых женских особей составляла 40–60% (Dem'yanova, Ponomarev, 1979). В то же время их крупноцветковые гермафродитные особи образовывали незначительное число семян, то есть цветки гермафродитов, будучи морфологически обоеполыми, являются функционально мужскими. Так как количественное соотношение поло-

**Рис. 1.** Семенная репродукция гермафродитных и женских особей *Geranium asiaticum*

a – обоеполый цветок гермафродитной особи, *b* – пестичный цветок женской особи.

Горизонтальная ось: 1 – ценопопуляция ЦП1, 2 – ЦП2, 3 – ЦП3, 4 – ЦП4, 5 – среднее значение.

Fig. 1. Seed reproduction of hermaphrodites and females of *Geranium asiaticum*

a – bisexual flower of hermaphrodite plant, *b* – pistillate flower of female plant.

Horizontal axis: 1 – ceno-population CP1, 2 – CP2, 3 – CP3, 4 – CP4, 5 – average value.

Таблица 2. Число цветков, плодов и семян гермафродитных и женских особей *Geranium asiaticum* в ценопопуляциях
Table 2. Number of flowers, fruits and seeds of hermaphrodite and female plants of *Geranium asiaticum* in coenopopulations

Показатели ¹ Features ¹	Пол Sexual type	Min–Max	M ± m	C _v , %	td
Число цветков Number of flowers					
ЦП1	1	11–39	25.7 ± 1.64	31.3	2.25
СР1	2	8–36	20.9 ± 1.41	33.8	
ЦП2	1	15–59	28.4 ± 3.25	49.9	1.98
СР2	2	15–34	21.5 ± 1.30	28.3	
ЦП3	1	16–62	31.0 ± 2.46	40.6	0.61
СР3	2	16–54	28.9 ± 2.42	37.5	
ЦП4	1	11–34	17.8 ± 1.63	36.6	2.34
СР4	2	12–55	24.8 ± 2.52	41.9	
Число плодов Number of fruits					
ЦП1	1	0–3	0.7 ± 0.24	127.9	11.69
СР1	2	5–29	13.0 ± 1.85	51.2	
ЦП2	1	0	0	0	12.94
СР2	2	6–23	11.8 ± 0.91	36.1	
ЦП3	1	0–4	0.8 ± 0.25	156.7	7.14
СР3	2	6–44	17.7 ± 2.35	59.5	
ЦП4	1	0–6	0.8 ± 0.44	216.6	8.90
СР4	2	6–28	12.9 ± 1.29	41.0	
Число семян Number of seeds					
ЦП1	1	0–6	1.6 ± 0.58	138.3	10.49
СР1	2	10–96	30.8 ± 6.26	73.1	
ЦП2	1	0	0	0	10.35
СР2	2	18–96	39.7 ± 3.84	45.4	
ЦП3	1	0–12	2.4 ± 0.77	161.8	6.73
СР3	2	22–163	67.9 ± 9.70	63.9	
ЦП4	1	0–20	2.9 ± 1.52	211.3	8.41
СР4	2	18–88	40.1 ± 4.15	42.8	

Примечание. ¹ – показатели даны в шт. на 1 побег. ЦП – ценопопуляция. 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 ≥ 3.57, различия достоверны.

Note. ¹ – values are in pieces per shoot. CP – coenopopulation. Sexual type: 1 – hermaphrodite, 2 – female. Min–Max – minimum and maximum numbers. M ± m – mean and error of mean. C_v – coefficient of variation. td – Student's *t*-test, the differences are significant at td ≥ 3.57.

вых форм у этих видов сходно с соотношением полов у диэцичных (двудомных) растений, то авторы предположили, что данные гинодиэцичные виды можно рассматривать, как близкие к истинно двудомным (диэцичным) растениям

(Dem'yanova, Ponomarev, 1979). Наши исследования репродукции *G. asiaticum* показали, что семена образуют преимущественно женские особи, в то время как обоеполые цветки гермафродитов выполняют в основном функцию производства

пыльцы, т.е. являются функционально мужскими. При изучении половой структуры исследуемых ценопопуляций *G. asiaticum* было обнаружено, что встречаемость женских особей составляет в среднем 53.6% от общего числа генеративных особей. Таким образом, высокая степень половой дифференциации растений *G. asiaticum* и близкая к 50% встречаемость женских особей в ценопопуляциях позволяют предположить, что *G. asiaticum* можно рассматривать как довольно близкий к диэичным растениям вид.

В системе рода *Geranium* гинодиэичные виды *G. asiaticum* и *Geranium sylvaticum* L. входят в состав типовой секции *Geranium* (Peshkova, Ovchinnikova, 2012; Troshkina, 2019). *G. sylvaticum* характеризуется довольно низкой степенью половой дифференциации: незначительным репродуктивным преимуществом женских особей по сравнению с гермафродитами и невысокой частотой встречаемости женских особей среди генеративных растений от 0.4 до 27.2% (Asikainen, Mutikainen, 2003). По нашим данным, вид *G. asiaticum* по сравнению с *G. sylvaticum* отличается высокой степенью половой дифференциацией по ряду основных признаков: репродукции и частоте встречаемости женских особей. В секции *Geranium* гинодиэция отмечается еще у ряда видов: *G. albiflorum* Ledeb., *G. krylovii* Tzvelev., *G. pseudosibiricum* J. Mayer (Dem'yanova, 1985; Peshkova, 1996). Разная степень половой дифференциации *G. asiaticum* и *G. sylvaticum*, свидетельствует о том, что в роде *Geranium* наблюдаются преобразования в направлении формирования диэции. Для выяснения роли гинодиэции в роде *Geranium* необходимы дальнейшие исследования полового полиморфизма других представителей рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование систем скрещивания и размножения *G. asiaticum* показало, что вид характеризуется строго выраженной протандрией и высокой степенью ксеногамии, автогамия полностью исключена. Все изолированные обоеполые и пестичные цветки засыхали без образования плодов. При искусственном опылении двух типов цветков, пестичные цветки формировали в 8.5 раза больше плодов, чем обоеполые. В исследованных ценопопуляциях женские особи формировали в 26.4 раза больше семян, чем гермафродиты. Таким образом, плоды и семена образуют в основном женские особи *G. asiaticum*, в то время как гермафродитные особи производят необходимую для оплодотворения пыльцу. Разная степень полового полиморфизма видов *G. asiaticum* и *G. sylvaticum* свидетельствует о том, что в роде *Geranium* наблюдаются преобразования, связанные с формированием диэции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А21-121011290026-9 Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

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. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700258>
- 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. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226>
- Bernasconi G., Antonovics J., Biere A., Charlesworth D., Delph L.F., Filatov D., Giraud T., Hood M.E., Marais GAB, McCauley D., Pannell J.R., Shykoff J.A., Vyskot B., Wolfe L.M., Widmer A. 2009. *Silene* as a model system in ecology and evolution. — *Heredity*. 103 (1): 5–14.
- Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding systems. — *Current Biol.* 16 (17): R726–R735. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.068>
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — *Бот. журн.* 70 (10): 1289–1301.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2010. Антэкология: учеб. пособие по спецкурсу. Пермь. 116 с.
- [Dem'yanova, Ponomarev] Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. 1979. Половая структура природных популяций гинодиэичных и двудомных растений лесостепи Зауралья. — *Бот. журн.* 64 (7): 1017–1024.
- Desfeux C., Maurice S., Henry J.P., Lejeune B., Gouyon P.H. 1996. Evolution of reproductive systems in the genus *Silene*. — *Proc. Royal Soc. London. Ser. B: Biol. Sci.* 263 (1369): 409–414.
- [Gordeeva] Гордеева Н.И. 2020. Гинодиэция *Geranium bifolium* (Geraniaceae). — *Бот. журн.* 105 (3): 86–92. <https://doi.org/10.31857/S0006813620030035>
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig: Bd. II. T. I. S. 228–238.
- [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.
- [Ponomarev] Пономарев А.Н. 1960. Изучение цветения и опыления растений. — В кн.: *Полевая геоботаника*. Т. 2. М.; Л. С. 9–19.
- [Troshkina] Трошкина В.И. 2019. Конспект видов рода *Geranium* (Geraniaceae) Алтайской горной страны. — *Растительный мир Азиатской России*. 3 (35): 13–28. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2019-3\(13-28\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2019-3(13-28))
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1991. Математический анализ биологических данных. М. 184 с.

MATING SYSTEM AND SEED REPRODUCTION IN *GERANIUM ASIATICUM* (GERANIACEAE)

N. I. Gordeeva

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

Mating systems and seed reproduction in gynodioecious *Geranium asiaticum* Serg. (*G. bifolium* Patrin) in 4 coenopopulations of Western Siberia (Novosibirsk Region) were studied. The bisexual flower of hermaphrodite plants of *G. asiaticum* is characterized by a longer flowering (2.5–3.5 days) than the pistillate flower of female plants (2–2.5 days), due to the passage of the male (staminate) phase at the beginning of morphogenesis; *G. asiaticum* is characterized by strict protandry. Mating of *G. asiaticum* plants follows the xenogamic type, the autogamy is completely excluded. In an experiment to isolate individual flowers, 100% of the isolated pistillate and bisexual flowers dried up without fertilization. In an experiment on artificial pollination of flowers, 85% (17 out of 20 flowers) of pistillate flowers developed fruits, only 10% (3 out of 30 flowers) of bisexual flowers developed fruits. There were significant differences in the number of flowers on the generative shoot in female and hermaphrodite plants. Significant differences were found between heterosexal plants in terms of the number of fruits and the number of seeds per generative shoot: female plants form 16.1–22.1 times more fruits and 13.8–28.3 times more seeds than hermaphrodites. Pistillate flowers form an average of 1.85 ± 0.08 seeds per flower, and bisexual flowers 0.07 ± 0.02 seeds per flower, i. e., on average, female plants form 26.4 times more seeds than hermaphrodites. It was found that the fruits and seeds are developed mainly by female plants, but hermaphrodites produce pollen which is necessary for fertilization. The different degree of sexual differentiation of *G. asiaticum* and *G. sylvaticum* L. suggests that in the genus *Geranium* there are transformations directed at the formation of dioecy.

Keywords: *Geranium asiaticum*, gynodioecy, mating systems, seed reproduction, coenopopulation

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, No AAAA-A21-121011290026-9.

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. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700258>
- 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. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226>
- Bernasconi G., Antonovics J., Biere, A., Charlesworth D., Delph L.F., Filatov D., Giraud T., Hood M.E., Marais GAB, McCauley D., Pannell J.R., Shykoff J.A., Vyskot B., Wolfe L.M., Widmer A. 2009. *Silene* as a model system in ecology and evolution. — *Heredity*. 103 (1): 5–14.
- Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding systems. — *Current Biol.* 16 (17): R726–R735. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.068>
- Dem'yanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 70 (10): 1289–1301 (In Russ.).
- Dem'yanova E.I. 2010. Antekologiya: ucheb. posobie po spetskursu [Anthecology: textbook for the course]. Perm. 116 p. (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. — *Bot. Zhurn.* 64 (7): 1017–1024 (In Russ.).
- Desfeux C., Maurice S., Henry J.P., Lejeune B., Gouyon P.H. 1996. Evolution of reproductive systems in the genus *Silene*. — *Proc. Royal Soc. London. Ser. B: Biol. Sci.* 263 (1369): 409–414.
- Gordeeva N.I. 2020. Gynodioecy of the *Geranium bifolium* (Geraniaceae). — *Bot. Zhurn.* 105 (3): 86–92 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620030035>
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig: Bd. II. T. I. S. 228–238.
- Peshkova G.A. 1996. Family Geraniaceae. — In: *Flora Siberiae*. Vol. 10. Novosibirsk. P. 8–22 (In Russ.).
- Peshkova G.A., Ovchinnikova S.V. 2012. Family Geraniaceae Juss. — In: *Conspectus florae Rossiae Asiaticae: Plantae vasculares*. Novosibirsk. P. 264–267 (In Russ.).
- Ponomarev A.N. 1960. Izuchenie tsveteniya i opyleniya rasteniy [Study of flowering and pollination of plants]. — In: *Polevaya geobotanika*. Vol. 2. Moscow; Leningrad. P. 9–19 (In Russ.).
- Troshkina V.I. 2019. The synopsis of the genus *Geranium* (Geraniaceae) of the Altai mountain country. — *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii*. 3 (35): 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))
- Zaitsev G.N. 1991 *Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannykh* [Mathematical analysis of the biological data]. Moscow. 184 p. (In Russ.).