

ГИНОДИЭЦИЯ *GERANIUM PSEUDOSIBIRICUM* (GERANIACEAE)© 2023 г. Н. И. Гордеева^{1,*}, Е. К. Комаревцева^{1,**}¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

**e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.05.2023 г.

После доработки 31.10.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Исследована система размножения гинодиэичного *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer. в трех лугово-степных и луговых сообществах Горного Алтая. Популяции *G. pseudosibiricum* состоят из разных типов особей: гермафродитных с обоеполами цветками и женских с пестичными цветками. Андроей пестичных цветков недоразвит, представлен стаминодиями и не образует пыльцу. Между обоеполыми и пестичными цветками установлены статистически значимые различия по трем морфологическим признакам: длина лепестка; длины тычиночных нитей тычинок или стаминодиев внешнего круга и внутреннего круга ($p < 0.001$). Выявлены статистически значимые различия между типами особей *G. pseudosibiricum* по семенной продуктивности: женские особи образуют в несколько раз больше плодов, чем гермафродитные ($p < 0.01$); для вида характерна высокая женская компенсация. В ценопопуляциях встречаются бесплодные гермафродитные особи. В природных местообитаниях ценопопуляции *G. pseudosibiricum* характеризуются хорошим семенным размножением, что способствует сохранению женских и гермафродитных особей. При исследовании соотношения типов особей в ценопопуляции ЦП1 обнаружено, что женские особи составляют 55% от общего числа генеративных особей. Исследования гинодиэции *G. pseudosibiricum* выявили значительные различия между женскими и гермафродитными особями.

Ключевые слова: *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer, гинодиэция, соотношение половых типов, семенная продуктивность

DOI: 10.31857/S0006813623120049, EDN: DCCQDQ

Среди видов рода *Geranium* L. (Geraniaceae) распространена гинодиэция: совместное произрастание гермафродитных особей с обоеполыми цветками и женских особей с пестичными цветками (Knuth, 1898; Dem'yanova, Ponomarev, 1979; Williams et al., 2000; Asikainen, Mutikainen, 2003; Chang, 2006; Varga et al., 2009; Abdusalam et al., 2017; Gordeeva, 2022). Одной из центральных проблем изучения гинодиэции как системы размножения является возникновение, сохранение и распространение женских особей в природных популяциях. Известно, что одним из основных механизмов сохранения и распространения женских особей является их более высокая семенная продуктивность по сравнению с гермафродитными особями — женская компенсация (Darwin, 1897; Charlesworth, Charlesworth, 1978). В роде *Geranium* более высокая семенная продуктивность женских особей отмечена у ряда гинодиэичных видов: *G. sylvaticum* L., *G. maculatum* L., *G. asiaticum* Serg. (Asikainen, Mutikainen, 2003; Chang, 2006; Gordeeva, 2022). Особый интерес гинодиэция представляет для исследования эволюционных

изменений систем размножения растений от гермафродитизма (обоеполовости) к диэции (двудомности — совместного произрастания мужских и женских особей в популяции), где гинодиэцию рассматривают как промежуточную стадию эволюции (Darwin, 1897; Charlesworth, 2006; Spigler, Ashman, 2012). В то же время в литературе не исключается представление о независимом становлении диэции и гинодиэции и определенной стабильности гинодиэции (Gouyon, Couvet, 1988).

До настоящего времени имеется мало сведений по гинодиэции сибирских видов *Geranium* (Dem'yanova, 1985; Gordeeva, 2020). Наиболее подробно рассмотрена система размножения у *Geranium asiaticum* Serg. (Gordeeva, 2022). Для близкого к нему *G. pseudosibiricum* J. Mayer из типовой секции *Geranium* Yeo и подсекции *Pseudosibirica* Troshkina (Troshkina, 2016) также указывается гинодиэция (Webb, Ferguson, 1968; Peshkova, 1996; Dem'yanova, 2011; Troshkina, 2016; Gordeeva, 2021). Особенности гинодиэции *Geranium pseudosibiricum* на Урале и в Предуралье исследованы

Е.И. Демьяновой (Dem'yanova, 2011). Однако, принимая во внимание последние данные таксономических исследований видов *Geranium*, на этой территории произрастает *Geranium igoschinae* Troshkina, самостоятельный вид из родства *G. pseudosibiricum* (Troshkina, 2016). Следовательно, по современным представлениям, *G. pseudosibiricum* не встречается на Урале и в Предуралье; вид распространен в Северной и Центральной Азии (Западная и Восточная Сибирь, Северо-Западный Китай, Северо-Восточный Казахстан, Северная Монголия, Северо-Восточная Киргизия) (Troshkina, 2016). Цель данной работы — исследование системы размножения *G. pseudosibiricum* в природных местообитаниях Горного Алтая. Для этого предполагается выявить половую дифференциацию особей, определить семенную продуктивность разных особей и исследовать семенное размножение в природных популяциях вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Geranium pseudosibiricum — травянистый многолетний поликарпик; встречается в горном лесном и лесостепном поясе в остепненных разнотравных лесах, на лесных опушках, луговых и степных склонах, на вырубках, в зарослях кустарников (Peshkova, 1996; Troshkina, 2016). Растения *G. pseudosibiricum* формируют короткокорневищную жизненную форму, генеративные побеги полурозеточные, монокарпические, развиваются по дициклическому типу. Генеративная сфера — синфлоресценция, представляет собой закрытый тирс из монохазиев, паракладий (тирсы) немногочисленны. Сходный вариант строения имеют синфлоресценции *G. sylvaticum* (Kuznetsova et al., 1992).

Исследования проводились в 3 ценопопуляциях (ЦП) *G. pseudosibiricum* в лугово-степных и луговых сообществах Горного Алтая окрестности с. Усть-Кан в 2018 и 2022 гг. ЦП1 (50°54'44.78" с.ш.; 84°47'06.81" в.д.) — в сообществе разнотравно-злакового луга на опушке лиственничного леса: общее проективное покрытие фитоценоза составляет (ОПП) 90%, проективное покрытие (ПП) *G. pseudosibiricum* 5%; ЦП2 (50°55'13.69" с.ш.; 84°47'49.80" в.д.) — в сообществе остепненного лесного луга на опушке лиственничного леса: ОПП — 80%, ПП *G. pseudosibiricum* 3%; ЦП3 (50°55'30.60" с.ш.; 84°47'15.26" в.д.) — в сообществе злаково-разнотравного лесного луга на опушке лиственничного леса ОПП — 100%, ПП *G. pseudosibiricum* — 2%. Латинские названия растений приведены в соответствии со стандартами базы данных IPNI и World Flora Online.

Популяции *Geranium pseudosibiricum* состоят из гермафродитных особей с обоеполыми цветками и женских особей с пестичными цветками. Исследования различий значений морфологических

признаков разных типов цветков проводили в ЦП1 в период массового цветения растений в 2018 г. Для этого были выбраны 3 признака цветков: длина лепестка; длины тычиночных нитей тычинок или стаминодиев внешнего круга и внутреннего круга, соответственно для обоеполых и пестичных цветков. Морфометрические параметры цветков *G. pseudosibiricum* измеряли с помощью окуляр-микрометра под бинокляром МБС-1 при увеличении 8 × 1. Всего исследовано 20 гермафродитных и 20 женских особей. Выборка составляла по 50 экземпляров обоеполых и пестичных цветков по 2–3 цветка от каждой особи. Все данные статистически обработаны (Zaitsev, 1991).

Соотношение половых типов особей *G. pseudosibiricum* определяли в 2018 г. в ЦП1 по общепринятой методике (Asikainen, Mutikainen, 2003). В период массового цветения подсчитывали все генеративные особи в ценопопуляции на площади размером 60 м²; число учитываемых особей составляло 105 шт. Для оценки соответствия соотношения частот половых типов теоретически ожидаемым использовали критерий хи-квадрат χ^2 ($p = 0.05$) (Zaitsev, 1991). В 2022 г. растения ценопопуляций ЦП1, ЦП2 и ЦП3 находились в фазе конца цветения—начала плодоношения, поэтому точное определение соотношения половых фенотипов в этот год не проводилось.

Семенную продуктивность разных особей исследовали в 2022 г. в ЦП2 и ЦП3 в период конца цветения—начала плодоношения растений. Чтобы определить половую форму, особи специально отбирались так, чтобы на генеративном побеге, кроме отцветших цветков и плодов, оставалось по одному последнему раскрытому цветку. В ЦП1 в указанный период почти все растения уже отцвели и точно определить половую форму было невозможно. По нашим наблюдениям цветки, не завязавшие плоды после своего отцветания, остаются на генеративном побеге до конца растрескивания плодов. Семенную продуктивность определяли путем подсчета общего числа цветков и плодов на всех генеративных побегах особей. Выборка в ценопопуляциях составляла по 15 гермафродитных и 15 женских особей. Статистически значимые различия в образовании плодов у разных особей оценивали по U-критерию Манна–Уитни ($p < 0.01$) (Glantz, 1998).

Для выяснения семенного размножения вида изучалась онтогенетическая структура двух ценопопуляций ЦП1 и ЦП2 по общепринятым методикам на трансектах площадью 10 м² (Tsenopolulyatsii..., 1976). Онтогенетические состояния *G. pseudosibiricum* выделяли по морфологическим признакам, которые использованы для описания онтогенеза у вида сходной жизненной формы *G. sylvaticum*: форма и характер рассечения на доли листовой пластинки, тип корневой системы, образование корневища, образование генератив-

Таблица 1. Морфометрические показатели обоеполых и пестичных цветков *Geranium pseudosibiricum*
Table 1. Morphometric parameters of bisexual and pistillate flowers of *Geranium pseudosibiricum*

Признаки, мм Traits, mm	Тип цветка Flower type	Min–Max	M ± m	C _v , %	td
Длина лепестка венчика Length of corolla petal	1	9.0–13.0	10.63 ± 0.15	10.2	24.06*
	2	5.0–7.5	6.54 ± 0.08	9.0	
Длина тычиночной нити тычинок внешнего круга Filament length of stamens in external circle	1	2.2–4.0	2.95 ± 0.06	14.7	22.90*
Длина стаминодиев внешнего круга Staminode length in external circle	2	1.2–1.8	1.42 ± 0.03	12.6	
Длина тычиночной нити тычинок внутреннего круга Filament length of stamens in internal circle	1	4.1–7.1	6.11 ± 0.10	12.1	
Длина стаминодиев внутреннего круга Staminode length in internal circle	2	1.4–2.1	1.74 ± 0.03	11.9	41.91*

Примечание. Тип цветка: 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; * – различия статистически значимы ($p \leq 0.001$).

Note. Sexual type of flower: 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, * – significant differences ($p \leq 0.001$).

ных полурозеточных побегов, смена способа нарастания особи, партикуляция особи (Sugorkina, 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология цветков. Обоеполый цветок состоит из актиноморфной 5-листной чашечки, 5-лепестного венчика; 10-тычинкового андроеца (5 коротких внешнего круга и 5 длинных внутреннего круга); пентамерного гинецея. Обоеполые цветки протандричные: во время образования фертильной пыльцы в пыльниках тычинок рыльце пестика еще недоразвито (Mordak, 1981). Завязь верхняя, 5-гнездная, в каждом гнезде формируются по 2 семязачатка, но в семя развивается только 1 семязачаток (Mordak, 1981). Плод – дробная коробочка, распадающаяся при созревании на односемянные мерикарпии, при этом в коробочке может формироваться от 1 до 5 семян. Пестичные цветки отличаются меньшими размерами и недоразвитым андроецем, представленным стаминодиями. Выявлены статистически значимые различия ($p < 0.001$) между обоеполыми и пестичными цветками по трем исследованным признакам (длина лепестков, длины тычиночных нитей внешнего и внутреннего круга тычинок или длины стаминодиев) (табл. 1). У обоеполых цветков длина лепестков в 1.6 раза больше, чем у пестичных. По признаку длины тычиночных нитей и длины стаминодиев различия еще заметнее: у обоеполых цветков этот параметр в 2.1 и 2.9 раза (соответственно, для внешнего круга и внутреннего круга) больше, чем у пестичных. Андроец пестичных цветков редуцирован и не образует

пыльцу. Все изученные признаки характеризуются низкими коэффициентами вариации (табл. 1).

Соотношение половых типов особей. Определение соотношения в ЦП1 показало, что среди генеративных особей гермафродитных насчитывалось 47 (45%), а женских 58 экз. (55%). Такое соотношение частот половых типов соответствует теоретически ожидаемому соотношению 1 : 1 ($\chi^2 = 1.152$, $p < 0.05$).

Семенная продуктивность. В исследованных ценопопуляциях между женскими и гермафродитными типами особей нет статистически значимых различий по числу образуемых цветков (табл. 2). Установлены статистически значимые различия по числу сформированных плодов ($p < 0.01$). Женские особи образуют в несколько раз больше плодов, чем гермафродитные особи: в ЦП2 число плодов на одну особь больше в 7.6 раза; в ЦП3 – в 4.6 раза. Кроме того обнаружено, что в этих ценопопуляциях встречаются бесплодные гермафродитные особи: в ЦП2 таких особей насчитывалось 4, в ЦП3 – 3 от общего числа гермафродитных особей исследованных выборок. Напротив, все исследованные женские особи образуют плоды. Таким образом, *G. pseudosibiricum* характеризуется значительным репродуктивным преимуществом женских особей по сравнению с гермафродитными особями.

Семенное размножение. Для выяснения успешности образования семенного потомства в популяциях изучена онтогенетическая структура двух ценопопуляций (табл. 3). Все исследованные ценопопуляции являются полночленными, с преобладанием особей прегенеративного периода

Таблица 2. Число цветков и плодов у гермафродитных и женских особей *Geranium pseudosibiricum*
Table 2. Number of flowers and fruits in hermaphrodite and female plants of *Geranium pseudosibiricum*

Ценопопуляция/ Coenopopulation	Показатели ¹ /Traits ¹				
	Тип особи Type of plant	Min–Max	M ± m	C _v , %	U-критерий Mann–Whitney U test
Число цветков/Number of flowers					
ЦП2 / CP2	1	8–25	15.2 ± 1.22	31	88.5
	2	8–39	19.5 ± 2.49	49	
ЦП3 / CP3	1	9–42	20.9 ± 2.70	50	109
	2	9–46	20.2 ± 2.28	44	
Число плодов/Number of fruits					
ЦП2 / CP2	1	0–6	1.8 ± 0.50	108	0.5*
	2	6–31	13.7 ± 1.95	55	
ЦП3 / CP3	1	0–7	2.5 ± 0.58	92	3*
	2	6–30	11.6 ± 1.56	52	

Примечание. ¹ – показатели даны в шт. на 1 особь. ЦП – ценопопуляция. Тип особи: 1 – гермафродитный, 2 – женский. Min–Max – минимальное и максимальное число. M ± m – среднее значение и ошибка среднего. C_v – коэффициент вариации. U-критерий Манна–Уитни, * – различия статистически значимы ($p \leq 0.01$).

Note. ¹ – values are in PCs per 1 plant. CP – coenopopulation. Sexual type of plant: 1 – hermaphrodite, 2 – female. Min–Max – minimum and maximum size. M ± m – mean and error of mean. C_v – coefficient of variation. Mann–Whitney U test, * – statistically significant differences ($p \leq 0.01$).

Таблица 3. Распределение особей по онтогенетическим группам в ценопопуляциях *Geranium pseudosibiricum*
Table 3. Distribution of plants by ontogenetic groups in coenopopulations of *Geranium pseudosibiricum*

Ценопопуляция Coenopopulation	Прегенеративные особи Pregenerative plants	Генеративные особи Generative plants	Постгенеративные особи Post-generative plants	Всего особей, шт. Total number of plants
ЦП 1	60*	38	15	113
CP 1	53	34	13	
ЦП 2	90	73	63	226
CP 2	40	32	28	

Примечание. ЦП – ценопопуляция. * – в числителе – число особей (шт.), в знаменателе – доля особей (%).

Note. CP – coenopopulation. * – above the line: the number of plants (pcs.), under the line: the share of plants (%).

(53.2% и 39.8%, соответственно для ЦП1 и ЦП2). Особи генеративного состояния также многочисленны (33.6% и 32.4%, соответственно для ЦП1 и ЦП2) (табл. 3). Высокая доля прегенеративных и генеративных особей свидетельствует о хорошем семенном размножении и успешном образовании потомства, что способствует поддержанию женских и гермафродитных особей в ценопопуляциях *G. pseudosibiricum*.

Таким образом, нами установлены следующие черты системы размножения *G. pseudosibiricum*: 1) женские особи никогда не образуют пыльцу, 2) для вида характерна значительно более высокая семенная продуктивность у женских особей по сравнению с гермафродитными особями, 3) в ценопопуляциях встречаются бесплодные

гермафродитные особи, 4) в ценопопуляциях соотношение частот половых типов может быть 1 : 1. Проведенные исследования показывают, что сохранению и распространению женских особей в популяциях *G. pseudosibiricum* способствует, главным образом, их высокая семенная продуктивность. Особый интерес вызывает присутствие в ценопопуляциях вида отдельных бесплодных гермафродитных особей. Бесплодие гермафродитных особей, вероятно, связано с нарушениями в развитии гинецея у обоеполых цветков (Dem'yanova, Popomarev, 1979). Значительные различия между гермафродитными и женскими особями *G. pseudosibiricum*, связанные с дифференциацией пола, обеспечивают успешное перекрестное опыление растений, что влияет на внутривидовую из-

менчивость вида и тем самым способствует лучшей адаптации растений к условиям местообитаний.

К настоящему времени в типовой секции *Geranium* Yeo рода *Geranium* подробно исследованы системы размножения двух видов: *G. asiaticum* и *G. sylvaticum*. Для гинодиэции *G. asiaticum* характерно следующее: пестичные цветки никогда не образуют пыльцу; женские особи отличаются высокой семенной продуктивностью; гермафродитные особи образуют очень мало плодов и семян; в ценопопуляциях имеются бесплодные гермафродитные особи; доля женских особей в ценопопуляциях близка к 50% (Gordeeva, 2022). Напротив, в ценопопуляциях *G. sylvaticum* отмечается незначительное репродуктивное преимущество у женских особей; доля женских особей среди генеративных растений невысока: 0.4–27.2% (Asikainen, Mutikainen, 2003). Наши исследования гинодиэции *Geranium pseudosibiricum* показывают большие различия между гермафродитными и женскими особями, связанные с половой дифференциацией. Результаты исследований характерных признаков гинодиэции трех видов из одной секции *Geranium* Yeo позволяют предположить, что в системах размножения представителей рода *Geranium* происходят эволюционные процессы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований системы размножения *Geranium pseudosibiricum* установлены статистически значимые различия между обоепопылыми и пестичными цветками по трем морфологическим признакам: длина лепестка; длины тычиночных нитей тычинок или стаминодиев внешнего круга и внутреннего круга ($p < 0.001$). Андроец пестичных цветков у женских особей находится в редуцированном состоянии и не образует пыльцу. Установлены статистически значимые различия между разными типами особей по семенной продуктивности: женские особи образуют в несколько (4.6–7.6) раз больше плодов, чем гермафродитные особи ($p < 0.01$). Для *G. pseudosibiricum* выявлено значительное репродуктивное преимущество у женских особей. В ценопопуляциях вида обнаружены бесплодные гермафродитные особи. Соотношение половых типов в популяции ЦП1 составляет: гермафродитные особи 45%, женские особи 55%, что соответствует теоретически ожидаемому соотношению 1 : 1 ($\chi^2 = 1.152$, $p < 0.05$). В онтогенетической структуре ценопопуляций *G. pseudosibiricum* выявлена высокая доля прегенеративных и генеративных особей. Вид характеризуется хорошим семенным размножением и образованием потомства, что способствует сохранению и поддержанию женских и гермафродитных особей. Исследования характерных признаков гинодиэции *G. pseudosibiricum* выявили значи-

тельные различия между женскими и гермафродитными особями.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

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. <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>
- 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. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.2.263>
- Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding systems. Current Biology. 16 (17) R726–R735. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.068>
- Charlesworth B., Charlesworth D. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. — Am. Naturalist. 112: 975–997. <https://www.jstor.org/stable/2460344>
- Darwin C. 1897. The different forms of flowers on plants of the same species. — D. Appleton. 352 p.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — Бот. журн. 70 (10): 1289–1301.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралье и Зауралье). — Бот. журн. 96 (10): 1297–1315.
- [Dem'yanova, Ponomarev] Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. 1979. Половая структура природных популяций гинодиэционных и двудомных растений лесостепи Зауралья. — Бот. журн. 64 (7): 1017–1024.
- Glantz S. 1998. Primer of biostatistics. Transl. from English. Moscow. 459 p. <http://medstatistic.ru/articles/glantz.pdf>
- [Gordeeva] Гордеева Н.И. 2020. Гинодиэция *Geranium bifolium* (Geraniaceae). — Бот. журн. 105 (3): 86–92. <https://doi.org/10.31857/s0006813620030035>
- Gordeeva N.I. 2021. Sexual and ontogenetic structures of gynodioecious *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer (Geraniaceae) in Altai Mountains. — BIO Web of Conferences. Vol. 38. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800040>
- Gordeeva N.I. 2022. Mating Systems and Seed Reproduction in Gynodioecious *Geranium asiaticum* (Geraniaceae). — Dokl. Biol. Sciences. 506: 179–183. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050039>

- Gouyon P.-H., Couvet D. 1988. A conflict between two sexes, females and hermaphrodites. — In: The evolution of sex and its consequences. Birkhauser Verlag, Basel. Switzerland. P. 245–261.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. Bd. II. T. I. S. 228–238.
- [Kuznetsova et al.] Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. 1992. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб. 127 с.
- [Mordak] Мордак Е.В. 1981. Семейство гераниевые (Geraniaceae). — В кн.: Жизнь растений. Т. 5. Ч. 2. М. С. 277–280.
- [Peshkova] Пешкова Г.А. 1996. Семейство Geraniaceae. — В кн.: Флора Сибири. Т. 10. Новосибирск. С. 8–22.
- Spigler R.B., Ashman T.L. 2012. Gynodioecy to dioecy: are we there yet? — *Ann. Bot.* 109 (3): 531–543. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr170>
- [Sugorkina] Сугоркина Н.С. 1989. Онтогенез и особенности популяционной биологии видов рода *Geranium*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 17 с.
- [Troshkina] Трошкина В.И. 2016. Заметки по систематике и хорологии *Geranium pseudosibiricum* и близких видов (Geraniaceae). — *Раст. мир Азиат. Росии*. 3 (23): 22–32. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2016-3\(22-32\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2016-3(22-32))
- [Tsenopopulyatsii...] 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 Ecology*. 202 (2): 325–336. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9492-0>
- Webb D.A., Ferguson I.K. 1968. Geraniaceae. — *Flora Europaea*. 2: 193–204.
- 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. PMID: <https://doi.org/10.2307/2656852>
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1991. Математический анализ биологических данных. М. 184 с.

GYNODIOECY IN *GERANIUM PSEUDOSIBIRICUM* (GERANIACEAE)

N. I. Gordeeva^{a,##} and E. K. Komarevceva^{a,##}

^aCentral Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

[#]e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

^{##}e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

A breeding system of the gynodioecious *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer in three meadow and meadow-steppe communities of the Altai Mountains was investigated. Statistically significant differences in the morphology of flowers between hermaphrodite and female plants have been established ($p < 0.001$). The stamens of pistillate flowers in females are reduced and do not produce pollen. Statistically significant differences between the sexes in seed productivity have been established: female plants form several times more fruits than hermaphrodite ones ($p < 0.01$); a high female compensation was detected for *G. pseudosibiricum*. Infertile hermaphrodite plants were found in the coenopopulations. Female plants in the coenopopulation CP1 constitute 55% of the total number of generative plants. In natural habitats, *G. pseudosibiricum* is characterized by good seed breeding and successful formation of offspring, which contributes to the maintenance of female plants in the coenopopulations of the species. The features of breeding system of *G. pseudosibiricum* have revealed significant differences between female and hermaphrodite plants.

Keywords: *Geranium pseudosibiricum*, gynodioecy, sex ratio, seed productivity

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the State task of Central Siberian Botanical Garden, SB RAS № 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>
- 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. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.2.263>
- Charlesworth B., Charlesworth D. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. — *Am. Naturalist*. 112: 975–997. <https://www.jstor.org/stable/2460344>
- Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding systems. — *Current Biology*. 16 (17): R726–R735. <http://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.068>

- Darwin C. 1897. The different forms of flowers on plants of the same species. — D. Appleton. 352 p.
- Dem'yanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 70 (10): 1289–1301 (In Russ.).
- Dem'yanova E.I. 2011. The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). — Bot. Zhurn. 96 (10): 1297–1315 (In Russ.). https://elibrary.ru/download/elibrary_16919798_14353005.pdf
- 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.).
- Glantz S. 1998. Primer of biostatistics. Transl. from English. Moscow. 459 p. (In Russ.). <http://medstatistic.ru/articles/glantz.pdf>
- Gordeeva N.I. 2020. Gynodioecia of *Geranium bifolium* (Geraniaceae). — Bot. Zhurn. 105 (3): 86–92 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/s0006813620030035>
- Gordeeva N.I. 2021. Sexual and ontogenetic structures of gynodioecious *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer (Geraniaceae) in Altai Mountains. — BIO Web of Conferences Vol. 38. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800040>
- Gordeeva N.I. 2022. Mating systems and seed reproduction in gynodioecious *Geranium asiaticum* (Geraniaceae). — Dokl. Biol. Sciences. 506: 179–183. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050039>
- Gouyon P.-H., Couvet D. 1988. A conflict between two sexes, females and hermaphrodites. — In: The evolution of sex and its consequences. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland. P. 245–261.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. Bd. II. T. I. S. 228–238.
- Kuznetsova T.V., Pryakhina N.I., Yakovlev G.P. 1992. Sotsvetiya. Morfologicheskaya klassifikatsiya. [Inflorescences. The morphological classification]. St. Petersburg. 127 p. (In Russ.).
- Mordak E.V. 1981. Sem. Geranievye [Family Geraniaceae (Geraniaceae)]. — In: Zhizn' rasteniy. Vol. 5 (2). Moscow. P. 277–280 (In Russ.).
- Peshkova G.A. 1996. Family Geraniaceae. — In: Flora Siberae. Vol. 10. Novosibirsk. P. 8–22 (In Russ.).
- Spigler R.B., Ashman T.L. 2012. Gynodioecy to dioecy: are we there yet? — Annals of Botany. 109 (3): 531–543. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr170>
- Sugorkina N.I. 1989. Onnogenez 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.).
- Troshkina V.I. 2016. Notes on systematic and chorology of *Geranium pseudosibiricum* and related species (Geraniaceae). — Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii. 3 (23): 22–32 (In Russ.). [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2016-3\(22-32\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2016-3(22-32))
- Tsenopopulatsii rasteniy: (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 Ecol. 202 (2): 325–336. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9492-0>
- Webb D.A., Ferguson I.K. 1968. Geraniaceae. — Flora Europaea. 2: 193–204.
- 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. <https://doi.org/10.2307/2656852> PMID: 10811790
- Zaitsev G.N. 1991. Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannyykh [Mathematical analysis of the biological data]. Moscow. 184 p. (In Russ.).