

СООБЩЕНИЯ

ТРИМОНОЭЦИЯ У *GALIUM RIVALE* (RUBIACEAE)

© 2025 г. В. Н. Годин¹. *

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 21.11.2024 г.

Получена после доработки 15.12.2024 г.

Принята к публикации 14.01.2025 г.

Впервые выявлена и детально описана тримоноэция у многолетнего поликарпического травянистого растения *Galium rivale* в Московской области. Исследования проведены по общепринятым методикам в 2022–2024 гг. Установлено, что каждая особь образует три типа цветков: обоеполые, тычиночные и пестичные. В тычиночных цветках полностью отсутствуют стилодий с рыльцами, в пестичных цветках – андроей. Обоеполые и тычиночные цветки по многим изученным параметрам крупнее, чем пестичные. Обоеполые и тычиночные цветки статистически значимо не различаются по размерам пыльцевых зерен и фертильности пыльцы. Обоеполые цветки образуются на побегах I–VII порядков, пестичные цветки располагаются на побегах IV–V порядков, тычиночные цветки – на побегах VI–VII порядков ветвления. В синфлоресценциях численно преобладают обоеполые цветки – до 96% от числа всех цветков, пестичных и тычиночных цветков образуется до 2–3% и 1–2% соответственно. Обсуждаются имеющиеся в литературе немногочисленные сведения о тримоноэчных видах.

Ключевые слова: *Galium rivale*, тримоноэция, размеры цветков

DOI: 10.31857/S0006813625020037, **EDN:** DNNNAX

Род *Galium* L. – один из крупных родов семейства Rubiaceae Juss., насчитывающий около 650 видов (Ehrendorfer et al., 2018). В пределах рода выявлены разные формы половой дифференциации. Е.Е. Goldberg с соавторами (Goldberg et al., 2017) установили, что для 58 из 94 проанализированных ими видов рода *Galium* в рамках мировой флоры характерны обоеполые, а остальные виды образуют однополые цветки. Среди американских представителей выявлено 25 диэичных и 17 полигамных видов (Soza, Olmstead, 2010). У одного южноафриканского вида (*Galium ostenianum* (Standl.) Dempster) отмечена тримоноэция (Dempster, 1990) – крайне редкая у цветковых растений половая форма, когда на одной особи формируются обоеполые, тычиночные и пестичные цветки (Godin, 2007). Для видов, встречающихся в Евразии, имеются отрывочные сведения о половой дифференциации. Так, Е.И. Демьяновой (Demyanova, 2011) показано, что *Asperula tinctoria* L., *Galium boreale* L., *G. molugo* L., *G. verum* L. subsp. *verum*, *G. uliginosum* L.

относятся к андромоноэичным видам. Ранее мною было показано, что *G. odoratum* при низкой освещенности (экологический оптимум вида) образует только обоеполые цветки, при увеличении степени освещенности (до 60% от полного солнечного света в ясную погоду) на особях формируются обоеполые и тычиночные цветки (Godin, 2023). Поэтому можно было предположить, что и другие виды этого рода способны формировать обоеполые и тычиночные цветки на одной особи. Единичные личные наблюдения в 2021 г. за *Galium rivale* (Sm.) Griseb. в конце его цветения подтвердили это предположение и показали, что кроме обоеполых цветков на побегах высоких порядков ветвления образуются немногочисленные тычиночные цветки. Однако позже, в 2022 г., случайно были обнаружены пестичные цветки. Полное отсутствие литературных данных о наличии разных типов цветков у этого вида и обнаружение их при личных наблюдениях предопределили **цель** настоящей работы – выявление половой дифференциации *Galium rivale*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. *Galium rivale* — многолетнее поликарпическое травянистое растение с гипогеемным удлинённым корневищем, гемикриптофит. Распространен в Прибалтике, Центральной, Западной и Восточной частях европейской части России, Средней Европе, Средиземноморье, Малой и Средней Азии, Западной Сибири (Pobedimova, 1978). Встречается в прибрежных ивниках, по берегам рек и ручьев, в широколиственных и сосново-широколиственных лесах, черноольховых лесах, нитрофитных травяных сообществах, иногда образуя труднопроходимые заросли из-за сильно разветвленных побегов, снабженных цепкими шипиками (Bulokhov et al., 2018; Morozova et al., 2021; Shirokikh et al., 2021).

Места сбора. Половая дифференциация *G. rivale* изучена в трех растительных сообществах Московской области с 2022 по 2024 г.

Ценопопуляция (ЦП) 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. с. Павловская Слобода, долина р. Истра, 55°49'23.9" N 37°05'40.3" E. Разнотравно-злаковый пойменный луг. Общее проективное покрытие (ОПП) — 95%, проективное покрытие вида (ППВ) — 2%. Доминанты: *Dactylis glomerata* L., *Bromus inermis* Leyss., *Lolium pratense* (Huds.) Darbysh., *Stellaria graminea* L., *Lathyrus pratensis* L., *Galium verum* L., *Fragaria viridis* Weston.

ЦП 2. МО, городской округ Красногорск, окр. г. Красногорск, долина р. Банька, 55°50'26.0" N 37°17'21.9" E. Разнотравно-осоково-злаковый заболоченный луг. ОПП — 90%, ППВ — 1%. Доминанты: *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Carex acuta* L., *C. utriculata* Boott, *Comarum palustre* L., *Galium uliginosum*, *Equisetum fluviatile* L.

ЦП 3. МО, городской округ Подольск, окр. д. Наумово, долина р. Лубянка, 55°24'51.1" N 37°26'20.2" E. Разнотравно-злаковый пойменный луг. ОПП — 90%, ППВ — 1%. Доминанты: *Bromus inermis*, *Dactylis glomerata*, *Galium verum*, *Fragaria viridis*, *Prunella vulgaris* L., *Vicia cracca* L.

Методика сбора и обработки материала. В каждой ЦП этикетировали по 5 особей взрослого генеративного состояния. В течение всего периода цветения каждые 3–5 дней анализировали тип цветков на побегах разных порядков.

Изучены морфологические параметры 50 обоеполых, 50 тычиночных и 50 пестичных цветков, собранных с 5 разных особей. С одного растения проанализировано по 10 цветков разных половых типов. Морфология цветков описана согласно Al.A. Fedorov, Z.T. Artyushenko (1975) и L.P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветков измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС1 с окуляр-микрометром при увеличении $\times 20$ или $\times 40$. Произведены измерения частей цветка, характеризующих венчик, андроцей и гинецей.

Определение фертильности пыльцы проведено методом микроскопирования в ацетокармине. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все пыльники из каждого цветка. Препарат изучен под микроскопом Биомед 5 при увеличении 16×10 . Подсчет пыльцевых зерен проведен в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пыльцевых зерен. Всего изучена пыльца 100 обоеполых и 100 тычиночных цветков у 5 разных особей. Размеры пыльцевых зерен проанализированы на тех же препаратах, измерение осуществлено с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40 . Изучена пыльца по двум признакам: экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %. Степень рецептивности рылец проверяли по методике I. Robinsohn (1924), когда поверхность зрелых, готовых воспринимать пыльцу рылец окрашивается слабым раствором перманганата калия в коричневый или бурый цвет, а незрелых — не окрашивается.

Статистическая обработка. Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены пределы его варьирования (min–max), среднее значение (M) и его ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t -критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

Ординация обоеполых, тычиночных и пестичных цветков проведена с помощью метода главных компонент. Поскольку в пестичных цветках полностью отсутствует андроцей, то в анализ включены только параметры, характеризующие венчик и завязь. Значения параметров 50 обоеполых, 50 тычиночных и 50 пестичных цветков усреднены для каждой из 5 особей. Перед определением главных компонент проведена норми-

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполых, тычиночных и пестичных цветков *Galium rivale*
Table 1. Values of morphological traits of bisexual, staminate and pistillate flowers of *Galium rivale*

Признак Morphological trait	Цветок Flower	Min–Max	$M \pm m$	p
Длина трубки венчика, мм	b	1.0–1.1	1.06 ± 0.02	2.099*
Corolla tube length, mm	s	1.1–1.2	1.13 ± 0.03	6.997**
	p	0.4–0.7	0.53 ± 0.07	7.794***
Диаметр трубки венчика, мм	b	1.2–1.8	1.5 ± 0.1	1.492
Corolla tube diameter, mm	s	1.6–1.8	1.7 ± 0.1	4.006
	p	0.8–1.2	1.0 ± 0.1	6.641
Диаметр отгиба венчика, мм	b	4.2–5.6	5.0 ± 0.2	0.684
Corolla limb diameter, mm	s	5.0–5.3	5.1 ± 0.1	5.440
	p	3.2–3.9	3.5 ± 0.2	8.848
Длина лопасти венчика, мм	b	1.6–2.0	1.8 ± 0.1	0.489
Corolla blade length, mm	s	1.7–1.9	1.8 ± 0.1	5.487
	p	1.3–1.5	1.4 ± 0.1	6.018
Ширина лопасти венчика, мм	b	1.3–1.7	1.5 ± 0.1	1.175
Corolla blade width, mm	s	1.3–1.5	1.4 ± 0.1	6.682
	p	0.8–1.0	0.9 ± 0.1	6.495
Длина тычиночных нитей, мм	b	1.4–2.0	1.7 ± 0.1	0.171
Filament length, mm	s	1.6–1.8	1.7 ± 0.1	
Длина пыльника, мм	b	0.33–0.47	0.39 ± 0.02	0.489
Anther length, mm	s	0.37–0.43	0.40 ± 0.02	
Ширина пыльника, мм	b	0.27–0.37	0.33 ± 0.02	2.974
Anther width, mm	s	0.27–0.30	0.28 ± 0.01	
Полярная ось пыльцевых зерен, мкм	b	17.5–20.0	19.3 ± 0.4	0.690
Polar axis of pollen grains, μm	s	18.0–19.5	19.1 ± 0.3	
Фертильность пыльцы, %	b	93.4–97.8	94.8 ± 2.4	0.927
Pollen fertility, %	s	94.1–96.9	95.1 ± 2.2	
Длина завязи, мм	b	0.6–0.9	0.7 ± 0.05	1.353
Ovary length, mm	s	0.7–0.9	0.8 ± 0.05	1.498
	p	0.6–0.7	0.6 ± 0.02	3.179
Ширина завязи, мм	b	0.8–1.0	0.9 ± 0.03	0.849
Ovary width, mm	s	0.9–1.0	1.0 ± 0.03	6.794
	p	0.6–0.7	0.7 ± 0.03	7.794
Длина стилодия, мм	b	0.7–0.9	0.8 ± 0.03	1.698
Style length, mm	p	0.7–0.8	0.7 ± 0.03	
Диаметр рыльца, мм	b	0.17–0.27	0.22 ± 0.02	2.385
Stigma diameter, mm	p	0.17–0.20	0.18 ± 0.01	
Длина лопасти нектарника, мм	b	0.13–0.17	0.15 ± 0.01	0.191
Nectary lobe length, mm	s	0.13–0.17	0.16 ± 0.01	3.625
	p	0.10–0.13	0.11 ± 0.01	3.464
Ширина лопасти нектарника	b	0.10–0.13	0.12 ± 0.01	0.763
Nectary lobe width	s	0.10–0.13	0.11 ± 0.01	3.625
	p	0.07–0.10	0.08 ± 0.01	2.598

Примечание. Минимальное (Min) и максимальное (Max) значения признака, M – среднее арифметическое значение признака, m – его ошибка, p – достоверность различий, **полужирным** шрифтом выделены достоверные отличия, b – обоеполые, s – тычиночные, p – пестичные цветки, * – различия между обоеполыми и тычиночными цветками, ** – обоеполыми и пестичными цветками, *** – тычиночными и пестичными цветками.

Note. Min–Max – minimum and maximum values of a trait; M – mean value; m – standard error, p – significance of differences, significant differences are highlighted in **bold**, b – bisexual, s – staminate, and p – pistillate flowers, * – differences between bisexual and staminate flowers, ** – differences between bisexual and pistillate flowers, *** – differences between staminate and pistillate flowers.

ровка путем центрирования значений признаков к их средним арифметическим (Zhivotovskii, 1979).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Половая дифференциация. Проведенные исследования показали, что у *Galium rivale* образуются обоеполые, пестичные и тычиночные цветки на каждой особи, следовательно, данный вид характеризуется тримоноэцией.

Обоеполые цветки *G. rivale* полные, актиноморфные, тетрациклические, гетеромерные: тетрамерные в околоцветнике и андроее и димерные в гинецее. Цветки разных представителей рода *Galium* довольно сходны по строению. Поскольку ранее детально были описаны цветки *G. odoratum* (Godin, 2023), остановлюсь только на структурных различиях обоеполых, тычиночных и пестичных цветков у *G. rivale*.

Строение венчика идентично у всех трех типов цветков. В тычиночных цветках полностью редуцирован стилодий с двумя рыльцами, однако завязь сохраняется. В пестичных цветках нет тычинок с пыльниками и даже их рудиментов.

Встречаются аномальные формы цветков *G. rivale* по мерности своих частей, которые условно можно разделить на три типа: 1) цветки с тремя лопастями венчика и тремя тычинками; 2) цветки с пятью лопастями венчика и пятью тычинками; 3) цветки с четырьмя лопастями венчика и тремя, двумя и одной тычинками. Во всех этих отклоняющихся по числу частей цветка форм мерность гинецея всегда оставалась без изменений.

Пыльцевые зерна одиночные, 3-клеточные, 6(8)-бороздные, шаровидные, слегка сплюснутые у полюсов, в очертании с полюса 6-лопастные, с экватора широкоэллиптические или округлые. Фертильность пыльцы варьирует от 93.4 до 97.8%.

Размерные различия трех типов цветков. Обоеполые, тычиночные и пестичные цветки различаются не только по степени развитости андроея и гинецея, но и своими размерами (см. табл. 1). Необходимо отметить, что обоеполые цветки с тремя, двумя и одной тычинкой по размерам венчика статистически значимо не отличались от обоеполых цветков с четырьмя тычинками.

Обоеполые и тычиночные цветки по многим изученным признакам статистически значимо не различаются. Исключение составляют только

два параметра: длина трубки венчика существенно больше у тычиночных цветков, а пыльники обоеполых цветков шире, чем у тычиночных.

Обоеполые и пестичные цветки существенно различаются по большинству изученных параметров. Венчик и его элементы, ширина завязи, диаметр рыльца и размеры лопастей нектарного диска у обоеполых цветков значительно крупнее, чем у пестичных. По двум признакам между этими цветками нет размерных различий: длина завязи и стилодия (см. табл. 1).

Тычиночные и пестичные цветки статистически значимо различаются по всем исследованным признакам: тычиночные цветки крупнее, чем пестичные. Таким образом, пестичные цветки – самые мелкие в сравнении с обоеполыми и тычиночными.

Ординация трех типов цветков в плоскости главных компонент. В результате проведенного факторного анализа выделены две главные компоненты, имеющие максимальные значения собственных чисел и объясняющие наибольший процент дисперсии, как по отдельности (относительно других компонент), так и по общей сумме объясненной дисперсии (табл. 2).

Таблица 2. Факторный анализ морфологических показателей обоеполых, тычиночных и пестичных цветков *Galium rivale*

Table 2. Factor analysis of morphological parameters of bisexual, staminate and pistillate flowers in *Galium rivale*

Признак / Trait	Компоненты Components	
	ГК1 / PC1	ГК2 / PC2
Длина трубки венчика Corolla tube length	0.86	0.37
Диаметр трубки венчика Corolla tube diameter	0.91	0.28
Диаметр отгиба венчика Corolla limb diameter	0.94	0.23
Длина лопасти венчика Corolla blade length	0.96	0.13
Ширина лопасти венчика Corolla blade width	0.96	0.09
Длина завязи Ovary length	0.16	0.98
Ширина завязи Ovary width	0.77	0.54

Таблица 2 (окончание)

Table 2 (end)

Признак / Trait	Компоненты Components	
	ГК1 / PC1	ГК2 / PC2
Длина лопасти нектарника Nectary lobe length	0.82	0.25
Ширина лопасти нектарника Nectary lobe width	0.75	0.38
Свойства компонент / Component properties		
Собственное значение Eigenvalue	6.15	1.75
Дисперсия, % Total variance, %	68.3	19.5

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения факторных нагрузок ≥ 0.70 и соответствующих признаков. ГК1 и ГК2 — первая и вторая главные компоненты соответственно.

Note. The values of factor loadings ≥ 0.70 and the corresponding traits are highlighted in **bold**. PC1 and PC2 — 1st and 2nd main components.

Первая главная компонента объясняет 68.3% дисперсии. С ней тесно связаны все признаки венчика, ширина завязей, длина и ширина лопасти нектарника (см. табл. 2). Первую главную компоненту можно интерпретировать как “общие размеры цветков”. По всем этим признакам пестичные цветки самые мелкие в сравнении с обоеполыми и тычиночными. Вторая главная компонента объясняет 19.5% дисперсии. С ней

положительно коррелирует только один признак — длина завязей.

При ординации в пространстве первых двух главных компонент (рис. 1) хорошо заметно разделение пестичных цветков от обоеполых и тычиночных по горизонтальной оси, характеризующей первую главную компоненту. Обособление точек и облаков рассеивания тычиночных цветков, с одной стороны, и обоеполых и пестичных цветков, с другой стороны, хорошо выражено по вертикальной оси, характеризующей вторую главную компоненту.

Расположение обоеполых, тычиночных и пестичных цветков в синфлоресценциях. Для семейства Rubiaceae характерно образование монотелических синфлоресценций (Weberling, Troll, 1998). У видов рода *Galium* развиваются монотелические гетерокладийные конъюнктивные тирсы метелковидной формы, у которых верхние паракладии представлены цимами (дихазии), нижние — тирсами, а переход между этими двумя зонами постепенный (терминология в понимании Troll, 1969). У *G. rivale* зона обогащения синфлоресценции включает от четырех до семи узлов. Степень разветвления синфлоресценции в изученных местообитаниях не превышала семи порядков.

Обоеполые цветки образуются на побегах всех порядков. Пестичные цветки располагаются на побегах IV–V порядков, тычиночные цветки — на побегах VI–VII порядков ветвления. Следова-

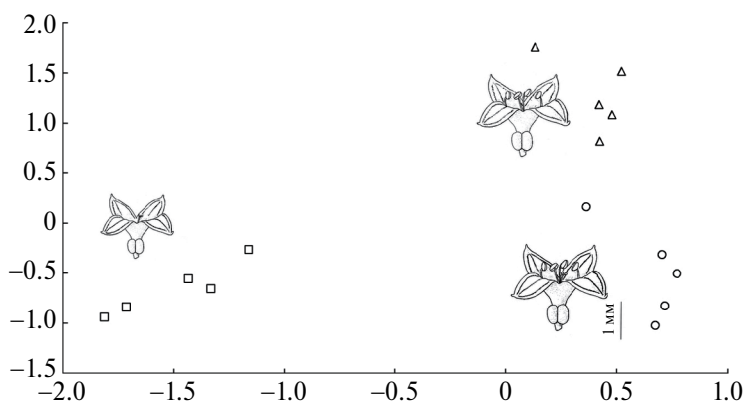


Рис. 1. Ординация обоеполых, пестичных и тычиночных цветков *Galium rivale* методом главных компонент. По оси *X* — первая главная компонента, по оси *Y* — вторая главная компонента.

Кружки — обоеполые, квадратики — пестичные, треугольники — тычиночные цветки.

Fig. 1. Ordination of bisexual, pistillate, and staminate flowers of *Galium rivale* by the principal component analysis (PCA).

X-axis — PCA 1, *Y*-axis — PCA 2. Circles — bisexual, squares — pistillate, triangles — staminate flowers.

тельно, раздельнополые цветки у *G. rivale* развиваются ближе к концу цветения особей.

Соотношение разных типов цветков у особей. *G. rivale* образует в среднем от 300 до 500 цветков в расчете на синфлоресценцию. Численно преобладают обоеполые цветки — до 96% от числа всех цветков. Пестичных и тычиночных цветков образуется значительно меньше — до 2–3% и 1–2% соответственно. При этом выделяется два типа особей по соотношению однополых цветков: на одних формируются преимущественно пестичные цветки и единичные тычиночные цветки, на других — наоборот чаще встречаются тычиночные цветки, а пестичные крайне редки.

ОБСУЖДЕНИЕ

В роде *Galium* встречается широкий спектр половых форм: гермафродитизм, андромоноэция, тримоноэция, дизэция и полигамия (Dempster, 1990; Soza, Olmstead, 2010; Demyanova, 2011; Goldberg et al., 2017). Проведенное исследование показало, что *Galium rivale* относится к тримоноэтическим видам, поскольку на каждой особи образуется три типа цветков: обоеполые, тычиночные и пестичные.

Тримоноэция, или полигамомоноэция, — крайне редкая половая форма у цветковых растений, сведения о которой крайне немногочисленны (Godin, 2007). По данным Е.И. Демьяновой (Demyanova, 2000), она отмечается в семействах Anacardiaceae, Apiaceae, Araliaceae, Arecaceae, Chenopodiaceae, Fabaceae, Orchidaceae и встречается крайне редко. К сожалению, в литературе приведены отрывочные сведения по разным биологическим особенностям тримоноэтических видов и для очень небольшого числа видов, что сильно затрудняет сравнение и анализ полученных результатов у *G. rivale* с данными других авторов.

Сведения о размерах обоеполых, тычиночных и пестичных цветков приведены лишь для единичных тримоноэтических видов. Так, у *Cleome rosea* Vahl ex DC. (Cleomaceae) размеры лепестков уменьшаются в следующем ряду: тычиночные—обоеполые—пестичные цветки, у других видов этого семейства (*Cleome houtteana* Schltdl., *C. gynandra* L., *C. parviflora* Kunth и *Tarenaya longicarpa* Soares Neto & Roalson) наиболее крупные лепестки характерны для обоеполых цветков,

а у тычиночных и пестичных значимо меньше и примерно равны друг другу (Parma et al., 2023). У *Heracleum sibiricum* L. (Apiaceae) наблюдается уменьшение размеров венчика в следующем ряду: обоеполые—пестичные—тычиночные цветки (Godin, Ialamova, 2020). Сходная ситуация наблюдается у триэтических растений, для которых не установлена четкая связь между размером венчиков и половым типом цветков (Godin, 2022).

Сравнение фертильности пыльцы обоеполых и тычиночных цветков приведено только для *Hippophae rhamnoides* subsp. *turkestanica* (Elaeagnaceae): тычиночные цветки образуют значительно больше пыльцевых зерен с более высокой фертильностью (80.3%), чем обоеполые цветки (56.3%) (Mangla et al., 2019).

Доля обоеполых, тычиночных и пестичных цветков в синфлоресценциях сильно варьирует у тримоноэтических видов. У видов рода *Heracleum* терминальные зонтики многих изученных видов состоят в основном из обоеполых цветков (до 70%), при этом число тычиночных и пестичных цветков было намного меньше (от 1 до 30%). Зонтики на побегах II порядка образованы, как правило, обоеполыми и тычиночными цветками, число последних колеблется в зависимости от вида от 25 до 100%. Пестичные цветки в зонтиках на побегах II порядка отсутствуют или единичны (0.3–2.3%). В случае образования зонтиков на побегах III порядка, последние состоят исключительно из тычиночных цветков (Tkachenko, 1989). У *Zizania latifolia* (Poaceae) в верхней части метелки и ее боковых частях преобладают пестичные цветки, в средней части чаще всего встречаются обоеполые, в нижней части в основном формируются тычиночные цветки (Bannikova, 1976).

Скудные сведения по биологическим особенностям тримоноэтических видов не позволяют в настоящее время сделать каких-либо обобщений, характеризующих данную форму половой дифференциации. Необходимо дальнейшее накопление сведений и анализ связей тримоноэции с разными биологическими и экологическими параметрами и факторами для выявления механизмов возникновения, поддержания и эволюции этой половой формы у цветковых растений.

ВЫВОДЫ

Galium rivale представляет собой тримоноэичный вид: на каждой особи образуется три типа цветков — обоеполые, тычиночные и пестичные. В тычиночных цветках полностью отсутствуют стилодий с рыльцами, а в пестичных цветках — андроцей. Обоеполые и тычиночные цветки крупнее, чем пестичные. Различий между обоеполыми и тычиночными цветками по размеру околоцветника, пыльцевых зерен и фертильности пыльцы не выявлено. Обоеполые цветки в синфлоресценции образуются на побегах всех порядков ветвления (I—VII), пестичные цветки располагаются только на побегах IV—V порядков, тычиночные цветки — на побегах VI—VII порядков ветвления. В синфлоресценциях численно преобладают обоеполые цветки — до 96% от числа всех цветков, тогда как пестичных и тычиночных цветков образуется до 2–3% и 1–2% соответственно.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bannikova] Банникова В.А. 1976. Морфология соцветия и особенности цветения *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. — Бот. журн. 61(7): 990–993.
- [Bulokhov et al.] Булохов А.Д., Семенищенков Ю.А., Панасенко Н.Н. 2018. Нитрофитные травяные сообщества класса *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951 в Сожско-Деснинском междуречье. — Раст. России. 33: 19–40.
<https://doi.org/10.31111/vegus/2018.33.19>
- Dempster L.T. 1990. The genus *Galium* (Rubiaceae) in South America. IV. — Allertonia. 5(3): 283–345.
- [Demjanova] Демьянова Е.И. 2000. Моноэция. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб. С. 75–78.
- [Demjanova] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). — Бот. журн. 96(10): 1297–1315.
- Ehrendorfer F., Barfuss M.H.J., Manen J.-F., Schneeweiss G.M. 2018. Phylogeny, character evolution and spatiotemporal diversification of the species-rich and worldwide distributed tribe Rubieae (Rubiaceae). — PLoS ONE. 13(12): e0207615.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207615>
- [Fedorov, Artyushenko] Фёдоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- [Godin] Гордин В.Н. 2007. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия. — Журн. общ. биол. 68(2): 98–108.
- Godin V.N. 2022. Trioecy in flowering plants. — Dokl. Biol. Sci. 507(1): 301–311.
<https://doi.org/10.1134/S0012496622060023>
- [Godin] Гордин В.Н. 2023. Андромоноэция у *Galium odoratum* (Rubiaceae). — Бот. журн. 108(9): 821–830.
<https://doi.org/10.31857/S0006813623090041>
- Godin V.N., Ialamova J.I. 2020. Sexual types of flowers morphology in *Heracleum sibiricum* (Apiaceae). — BIO Web of Conferences. 24: 00025.
<https://doi.org/10.1051/bioconf/20202400025>
- Goldberg E.E., Otto S.P., Vamosi J.C., Mayrose I., Sabath N., Ming R., Ashman T.-L. 2017. Macroevolutionary synthesis of flowering plant sexual systems. — Evolution. 71(4): 898–912.
<https://doi.org/10.1111/evo.13181>
- Mangla Y., Das K., Bali S., Ambreen H., Raina S., Tandon R., Goel S. 2019. Occurrence of subdioecy and scarcity of gender-specific markers reveal an ongoing transition to dioecy in Himalayan seabuckthorn (*Hippophae rhamnoides* ssp. *turkestanica*). — Heredity. 122(1): 120–132.
<https://doi.org/10.1038/s41437-018-0084-z>
- [Morozova et al.] Морозова О.В., Беляева Н.Г., Гнеденко А.Е., Суслова Е.Г., Черненькова Т.В. 2021. Синтаксономия и экология черноольшаников Московской области. — Раст. России. 42: 42–62.
<https://doi.org/10.31111/vegus/2021.42.42>
- Parma D.F., Souza K.F., Vaz M.G.M.V., Martins S.B., Araújo W.L., Zsögön A., Weber A.P.M., Schranz M.E., Nunes-Nesi A. 2023. Exploring the diversity of sexual systems and pollination in Brazilian Cleomaceae species. — Flora. 300: 152245.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152245>
- [Pobedimova] Победимова Е.Г. 1978. Подмаренник — *Galium* L. — В кн.: Флора Европейской части СССР. Т. 3. Л. С. 100–115.
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode — Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133(7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- [Shirokikh et al.] Широких П.С., Мартыненко В.Б., Баишева Э.З., Федоров Н.И., Мулдашев А.А., Наумова Л.Г. 2021. Разнообразие широколиственных и сосново-широколиственных лесов на восточной границе их распространения. — Раст. России. 42: 63–117.
<https://doi.org/10.31111/vegus/2021.42.63>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.

- Soza V.L., Olmstead R.G. 2010. Evolution of breeding systems and fruits in New World *Galium* and relatives (Rubiaceae). — Amer. J. Bot. 97(10): 1630–1646.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000130>
- [Ткаченко] Ткаченко К.Г. 1989. Особенности цветения и семенная продуктивность некоторых видов *Heracleum* L., выращенных в Ленинградской области. — Раст. ресурсы. 25(1): 52–61.
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- Weberling F., Troll W. 1998. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. B. II. T. 2. Jena. 483 S.
- [Zhivotovskii] Животовский Л.А. 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биол. 40(4): 587–602.

TRIMONOECY IN *GALIUM RIVALE* (RUBIACEAE)

V. N. Godin^{1, *}

¹Central Siberian Botanical Garden SB RAS
 Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

*e-mail: vn.godin@mpgu.su

Trimonoecy has been identified to occur in the perennial polycarpic herbaceous *Galium rivale* growing in the Moscow Region. Its trimonoecious state is described in detail here for the first time. The studies, performed during 2022–2024, were carried out applying generally accepted methods. Each individual was found to produce three types of flowers: bisexual, staminate, and pistillate. In staminate flowers, styles and stigmas were completely absent, while pistillate flowers lacked an androecium. Bisexual and staminate flowers were generally larger than pistillate flowers. Pollen grain size and pollen fertility did not differ significantly between bisexual and staminate flowers. Bisexual flowers formed on the shoots of the I–VII orders, pistillate flowers on the shoots of the IV–V orders, and staminate flowers on the shoots of the VI–VII orders of branching. In synflorescences, bisexual flowers predominated, representing up to 96% of all flowers, while pistillate and staminate flowers accounted for up to 2–3% and 1–2%, respectively. The few reports of trimonoecy available in the literature are mentioned and discussed here.

Keywords: *Galium rivale*, trimonoecy, flower sizes

ACKNOWLEDGEMENTS

The work is carried out in the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS No. AAAA-A21-121011290026-9.

REFERENCES

- Bannikova V.A. 1976. Morphology of panicle and peculiarities of flowering of *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. — Bot. Zhurn. 61(7): 990–993 (In Russ.).
- Bulokhov A.D., Semenishchenkov Yu.A., Panasenkov N.N. 2018. Nitrophilous grassy communities of the class *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951 in the Sozh-Desna interfluvium. — Vegetation of Russia. 33: 19–40 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/vegus/2018.33.19>
- Dempster L.T. 1990. The genus *Galium* (Rubiaceae) in South America. IV. — Allertonia. 5(3): 283–345.
- Demyanova E.I. 2000. Monoecy. — In: Embryology in flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems. Saint-Petersburg. P. 75–78 (In Russ.).
- Demyanova 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.).
- Ehrendorfer F., Barfuss M.H.J., Manen J.-F., Schneeweiss G.M. 2018. Phylogeny, character evolution and spatiotemporal diversification of the species-rich and worldwide distributed tribe Rubieae (Rubiaceae). — PLoS ONE. 13(12): e0207615.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207615>
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Godin V.N. 2007. Sex differentiation in plants. Terms and notions. — Zhurn. obsh. biol. 68(2): 98–108 (In Russ.).
- Godin V.N. 2022. Trioecy in flowering plants. — Dokl. Biol. Sci. 507(1): 301–311.
<https://doi.org/10.1134/S0012496622060023>
- Godin V.N. 2023. Andromonoecy in *Galium odoratum* (Rubiaceae). — Bot. Zhurn. 108(9): 821–830 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813623090041>
- Godin V.N., Ialamova J.I. 2020. Sexual types of flowers morphology in *Heracleum sibiricum* (Apiaceae). — BIO Web of Conferences. 24: 00025.
<https://doi.org/10.1051/bioconf/20202400025>

- Goldberg E.E., Otto S.P., Vamosi J.C., Mayrose I., Sabath N., Ming R., Ashman T.-L. 2017. Macroevolutionary synthesis of flowering plant sexual systems. — *Evolution*. 71(4): 898–912.
<https://doi.org/10.1111/evo.13181>
- Mangla Y., Das K., Bali S., Ambreen H., Raina S., Tandon R., Goel S. 2019. Occurrence of subdioecy and scarcity of gender-specific markers reveal an ongoing transition to dioecy in Himalayan seabuckthorn (*Hippophae rhamnoides* ssp. *turkestanica*). — *Heredity*. 122(1): 120–132.
<https://doi.org/10.1038/s41437-018-0084-z>
- Morozova O.V., Belyaeva N.G., Gnedenko A.E., Suslova E.G., Chernenkova T.V. 2021. Syntaxonomy and ecology of the Moscow Region black alder communities. — *Vegetation of Russia*. 42: 42–62 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/vegus/2021.42.42>
- Parma D.F., Souza K.F., Vaz M.G.M.V., Martins S.B., Araújo W.L., Zsögön A., Weber A.P.M., Schranz M.E., Nunes-Nesi A. 2023. Exploring the diversity of sexual systems and pollination in Brazilian Cleomaceae species. — *Flora*. 300: 152245.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152245>
- Pobedimova E.G. 1978. *Galium* L. — In: Flora of the European part of the USSR. Vol. 3. Leningrad. P. 100–115 (In Russ.).
- Robinsohn I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. — In: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133(7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. *Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution*. Cambridge University Press. 441 p.
- Shirokikh P.S., Martynenko V.B., Baisheva E.Z., Fedorov N.I., Muldashev A.A., Naumova L.G. 2021. Diversity of broad-leaved and pine–broad-leaved forests on the eastern border of their distribution. — *Vegetation of Russia*. 42: 63–117 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/vegus/2021.42.63>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 4th edition. New York. 937 p.
- Soza V.L., Olmstead R.G. 2010. Evolution of breeding systems and fruits in New World *Galium* and relatives (Rubiaceae). — *Amer. J. Bot.* 97(10): 1630–1646.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000130>
- Tkachenko K.G. 1989. Features of flowering and seed productivity of some species of *Heracleum* L. grown in the Leningrad region. — *Rastitelnye resursy*. 25(1): 52–61 (In Russ.).
- Troll W. 1969 *Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Bd. II. Jena. 630 S.
- Weberling F., Troll W. 1998. *Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. B. II. T. 2. Jena. 483 S.
- Zhivotovskii L.A. 1979. Indicator of similarity of populations by polymorphic traits. — *Zhurn. Obshchey biologii*. 40(4): 587–602 (In Russ.).