

ГЕНДЕРНОЕ СООТНОШЕНИЕ И АНАТОМИЯ РАЗНОПОЛЫХ ОСОБЕЙ МОРОШКИ (*RUBUS CHAMAEMORUS* L.) В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

С.Е. ПЕТРОВА

(Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва)

Изучено гендерное соотношение в 3 ценопопуляциях у ценного «ягодного» двудомного растения – морошки в Кандалякшском районе Мурманской области. Описана микроструктура цветоносного побега у женских и мужских особей морошки с целью выявления новых признаков полового диморфизма. Во всех исследованных ценопопуляциях преобладали мужские особи, наибольший процент женских особей был обнаружен на лесном участке, наименьший – в заболоченном лесу близ ручья. Наибольшая плотность и, соответственно, число особей на квадратный метр отмечены на грядово-мочажинном болоте. Анатомическое строение однолетних осевых органов, листьев и чашелистиков сходно у мужских и женских растений, разница заключается в отсутствии механической ткани в цветоносах у мужских форм, что можно объяснить их недолговечностью в отличие от цветоносов женских особей, которым необходимо длительное время удерживать плод. Полученные результаты обсуждаются в сравнении с литературными данными.

Ключевые слова: *Rubus chamaemorus*, морошка, двудомность, гендерное соотношение, анатомия разнополых особей

Введение

Морошка (*Rubus chamaemorus* L.) – многолетнее длиннокорневищное поликарпическое двудомное растение, октоплоид ($2n=8x=56$) [22]. Это гипоарктический, циркумбореальный вид. Встречается в широтном протяжении на всей территории России от Карелии и Калининградской области до берегов Тихого океана. Южная граница ареала в европейской части России проходит через северные районы Ярославской и Ивановской областей, север Нижегородской области. Несколько южнее есть лишь островные местонахождения. В Сибири южная граница ареала проходит через города Тара, Томск и далее по государственной границе с Китаем и Монголией [5]. В Европе морошка встречается преимущественно в Норвегии, Швеции и Финляндии. В Шотландии *Rubus chamaemorus* – один из самых распространенных горных видов, в Норвегии – произрастает до высоты 1400 м над уровнем моря. В центральной Европе морошка редка – несколько местообитаний есть в Германии, Польше и Чехии. В Азии ареал вида идет через Монголию до северной Японии. В Северной Америке ареал простирается от Аляски через Канаду до Лабрадора и Нью-Йорка [22]. Растет на верховых болотах, в заболоченных редкостойных лесах, моховых и кустарниковых тундрах. Морошка растение пищевое, плоды употребляют в свежем виде и в большом объеме заготавливают для длительного хранения; в народной медицине считается лекарственным [6].

Интерес к явлению двудомности морошки возник у исследователей давно, так как знание репродуктивной биологии вида дает возможность прогнозировать урожай плодов этого ценного «ягодного» растения в природе, а также подбирать необходимые условия для культивирования [17, 5, 11]. Тема гендерного соотношения в популяциях морошки и полового диморфизма важна также с точки зрения проблемы

полоопределения у цветковых растений в целом. Двудомных растений среди покрытосеменных довольно мало – всего около 6% [14]. Несмотря на то, что двудомность редка, она встречается у представителей около половины всех семейств покрытосеменных [9]. Известно, что механизм определения пола может быть разным у разных видов. В настоящее время конкретные данные известны лишь для немногих растений. Один из излюбленных объектов – *Silene dioica* с XY-хромосомным наследованием пола. У видов с генетическим определением пола Менделевское расщепление должно давать первичное соотношение 1:1. Тем не менее, факторы внешней среды, так же, как и генетические, потенциально могут менять гендерное соотношение, хотя эти аспекты очень слабо изучены [20]. Среди условно или физиологически двудомных видов механизмы полоопределения выявить еще сложнее. Несмотря на то, что у морозки констатируется жесткое закрепление пола за разными клонами, тем не менее, обычно в женских и мужских цветках почти всегда присутствуют рудименты репродуктивных органов противоположного пола, встречаются также и полностью гермафродитные локалии популяций [21, 5, 18].

Для анализа репродуктивной биологии растений необходим комплексный подход, немаловажную роль в нем играет, как отмечалось выше, определение соотношения мужских и женских растений в популяциях. Гендерное соотношение напрямую влияет на успех полового размножения [16]. Наиболее точным и наименее зависящим от многочисленных факторов окружающей среды будет анализ гендерного соотношения у двудомных растений с жизненной формой однолетника. Изучение же соотношения полов двудомных многолетников, тем более долго живущих и вегетативно размножающихся, к которым относится и морозка, – более сложная проблема, так как в зависимости от возраста и факторов среды пол у некоторых растений может с течением времени меняться, с другой стороны, в каждый конкретный год сложившиеся условия могут благоприятствовать развитию большего количества то мужских, то женских цветков. Ограниченное половое размножение при интенсивном вегетативном размножении может сохранять неравновесные соотношения полов в течение длительного времени после формирования популяции. Смещение в соотношении полов среди популяций цветковых растений обычно отражает сложные взаимодействия между разнополыми особями в области затрат на воспроизводство, историю жизни видов и популяций и экологический аспект [13]. Стохастические процессы также обычно способствуют значительной изменчивости в соотношении полов среди популяций двудомных видов [13].

Все это делает необходимым накопление как можно более полных данных по гендерному соотношению в разных географических районах и фитоценозах, а также по разным годам. Последующий анализ таких данных может предоставить более или менее достоверное объяснение наблюдаемым явлениям, а также вскрыть механизм полоопределения у *Rubus chamaemorus*, которые до сих пор остаются неизвестными [18]. Результаты в таких исследованиях зависят от масштаба, на котором изучают распределение полов [10]. Важно исследовать локальные ценопопуляции целиком, либо опытным путем пытаться выявить минимальную площадь, на которой можно получить достоверные соотношения.

Среди методов и подходов в изучении двудомности основной задачей является также выявление признаков, характеризующих половой диморфизм, на самых разных уровнях организации растения. Сюда относится анализ вегетативной массы растений, морфологии цветков, физиологии и др. У морозки многие из этих параметров различаются у мужских и женских особей [8]. Изучение анатомического строения вегетативных органов разнополых особей морозки, предпринятое нами в данной работе, также можно рассматривать как попытку поиска новых признаков гендерного различия.

Методика исследования

Соотношение мужских и женских цветоносных побегов считали в 3 ценопопуляций *Rubus chamaemorus* в 1–3,5 км к северо-западу от поселка Лувеньга (Мурманская область, Кандалакшский район). Наблюдения проводили 17, 19 и 21 июня 2015 г. в разных фитоценозах: на переходном грядово-мочажинном болоте, заболоченном елово-сосновом лесу близ ручья, еловом лесу, примыкающем к береговой линии Белого моря. Всего изучено 1207 особей на общей площади 1435 м². Подсчитано гендерное соотношение (мужские: женские особи), определены сопутствующие разным формам морошки виды растений.

Анатомические особенности годичных побегов: стеблей, цветоносов, листьев изучали на временных препаратах. Поперечные срезы делали опасным лезвием от руки, окрашивали по стандартной методике (проводили реакцию на одревеснение – флороглюцин+соляная кислота, для некоторых срезов использовали краситель метиленовый синий).

Результаты

Зрелые цветки у разных особей морошки в изученных нами ценопопуляциях отличались размерами (что показано также в работах и многих других авторов – [8] и др.) и характером репродуктивных органов. Так, мужские цветки были более крупными, на периферии у края гипантия имели хорошо развитые тычинки, а в центральной части гипантия – некрупный, недоразвитый, но отчетливо видимый гинецей из многочисленных плодолистиков. Цветки женских особей содержали крупный, выступающий из цветка полимерный гинецей, каждый плодолистик которого имел развитую завязь и длинный столбик с рыльцем, а на периферии цветка – многочисленные редуцированные короткие тычинки с несформированными пыльниками (стаминодии).

Соотношение разных половых форм в ценопопуляциях представлено в таблице. В ней также указаны виды травянистых растений, произрастающие в непосредственной близости от цветоносных побегов морошки.

На основании данных таблицы видно, что гендерное соотношение в разных популяциях и разных фитоценозах у морошки может быть разным. В трех исследованных нами ценопопуляциях преобладали мужские особи, наибольший процент женских особей был обнаружен в ельнике. В целом, в двух изученных ценопопуляциях число мужских особей приблизительно в два раза превосходило число женских особей. В лесной ценопопуляции, находящейся близ ручья, мужских особей оказалось в 15 раз больше, чем женских. Вероятно, такой разброс можно объяснить неоднородностью второй (в отличие от других) ценопопуляции. Связано это с тем, что в ней мы вели учет особей только на участке, прилежащем к ручью, сама же ценопопуляция простиралась вглубь леса. Возможно, что на границе двух сообществ (лес – заболоченный ручей) соотношение почти полностью смещается в пользу мужских особей.

Полученные нами соотношения вполне согласуются с данными других авторов для популяций морошки в разных эколого-географических условиях [12, 7, 16]. Причем соотношение мужских и женских цветков в пользу первых наблюдается у морошки как в природных, так и в искусственных популяциях. В целом, преобладание в популяциях мужского пола вообще вполне характерно для двудомных многолетников, а также в стрессовых для популяции ситуациях [9]. Интересно сравнить наши данные со сводной таблицей, представленной в монографии В.Н. Косицына [5]. В ней среди 36 местообитаний, описанных из разных районов и стран, – в 31 преобладают муж-

ские особи, причем наиболее распространенное гендерное отношение ($\delta/\text{♀}$) лежит в диапазоне 2,6–3,8 – в 10 сообществах, на 5 сообществ приходится диапазон в пределах – 1,1–1,4, 1,5–2,5 и больше 10, в 7 сообществах это соотношение составляет от 5 до 10,2. Анализ таблицы показывает, что приуроченности тех или иных численных соотношений к определенному типу сообществ нет. Например, максимальное для представленных в таблице соотношений 16,7 отмечено в ельнике, а 16,5 на верховом вересковом болоте. В сводной таблице В.Н. Косицына есть указание и на популяции с преобладанием женских особей, но в этом случае превышение весьма незначительно – в пределах 1,2–1,6 (и только в одном местообитании число женских особей в 2,7 раза превышает число мужских), т.е. в большинстве случаев, можно говорить скорее о равновесном соотношении полов, чем о преобладании женских.

Таблица

Гендерное соотношение в 3 ценопопуляциях морошки

Сообщество	Площадь (м ²)	Суммарное число особей (шт.)	Число женских особей (абс. число, в %)	Число мужских особей (абс. число, в %)	Гендерное соотношение мужские:женские, ($\delta/\text{♀}$)	Сопутствующие травяно-кустарничковые виды сосудистых растений
1.Грядово-мочажинное болото	230	722	231 (32%)	491 (68%)	2,13	<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Oxycoccus microcarpus</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>Andromeda polifolia</i> , <i>Betula nana</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Drosera rotundifolia</i> ,
2.Заболоченный лес у ручья	755	385	23 (6%)	362 (94%)	15,75	<i>Ledum palustre</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Andromeda polifolia</i> , <i>Betula nana</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i>
3. Еловый лес у побережья	450	104	35 (34%)	69 (66%)	1,97	<i>Lycopodium annotinum</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Cornus suecica</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>

О.Е. Валуйских, Л.В. Тетерюк [1] описывают сообщества со значительным преобладанием женских особей. Так, в выбранных ими модельных ценопопуляциях доля женских рамет составила от 60 до 80% и в несколько раз превысила долю мужских побегов. Как считают авторы, такое соотношение свидетельствует о благоприятности климатических или эколого-фитоценологических условий и соответствует нормальному распределению полов в популяциях. В этом отношении следует отметить, что самая высокая урожайность морошки в природных популяциях (1500 кг/га) была отмечена именно при преобладании женских репродуктивных побегов, при соотношении мужских и женских цветков 30:70 [5].

Таким образом, наши данные показывают, что в двух изученных сообществах ценопопуляции морошки чувствуют себя нормально, но не оптимально, соотношение полов в принципе соответствует наиболее распространенному для вида. В лесной

ценопопуляции, граничащей с заболоченным участком близ ручья, ситуация для морошки неблагоприятная, здесь наблюдается многократное превышение числа мужских особей над женскими. В целом, 2015 год по характеру сезонных экологических факторов оказался среднестатистическим для развития разнополых особей морошки. Резкая разница в соотношении разных половых форм в нашем исследовании объясняется разным типом сообществ.

Что касается плотности особей, то в нашем исследовании наибольшая плотность цветоносных побегов отмечена на болоте – около 24 цветков на 1 м^2 , в заболоченном лесу близ ручья этот показатель – около 0,6 цветков на 1 м^2 , наименьшая плотность цветоносных побегов характерна для ельника – всего 0,23 особи на 1 м^2 . В работе О.Е. Валуйских, Л.В. Тетерюк [1] показано, что на болотах в подзонах средней и северной тайги, где морошка растет на грядах грядово-мочажинного комплекса и сфагновых кочках разного диаметра, плотность размещения побегов морошки по площади сообществ варьирует от 65 до 120 шт/ м^2 , уменьшаясь в межкочечных понижениях до 15–57 шт/ м^2 . В тундровых ценопопуляциях плотность побегов выше – до 140–179 рамет/ м^2 . Это связано с особенностями развития морошки в тундре: многократным ветвлением и быстрым ростом корневищ из спящих почек, меньшими годовыми приростами, высокой концентрацией корневищ на небольшой глубине. По данным этих авторов число женских рамет на единице площади достигает максимума в тундровой зоне на торфяных буграх (5–8,7 шт/ м^2). Поэтому в таком типе местообитания продуктивность популяций, как считают авторы, теоретически выше [1]. С другой стороны, имеются данные, показывающие, что растения морошки продуцируют больше плодов в лесных, чем в открытых местообитаниях [22]. По данным Г.А. Елиной [2, 3, 4], наибольшей урожайностью (до 300–400 кг/га) характеризуются олиготрофные сосняки, кустарничково-сфагновые и олиготрофные кустарничково-сфагновые редколесья, образующие кольцо по краю болот. Значительно ниже урожай (от 0 до 180 кг га) на повышениях микро-рельефа в олиготрофных кочковато-равнинных и грядово-мочажинных комплексах центральных частей олиготрофных болот. Конкретные данные, приводимые Елиной, показывают, что в сосняке сфагновом в Вологодской области число мужских и женских цветков в среднем 9,15–10,45 шт/ м^2 , женских – 3,45–3,94 шт/ м^2 , отношение женских к общему количеству – 32,4–43,1%. В нашем исследовании только на болоте плотность особей была более или менее высокой, в остальных случаях расстояние между растениями было большим, а число цветоносных побегов на 1 м^2 незначительным.

В нашем исследовании по видовому составу сосудистых растений, находящихся близ цветоносных побегов морошки, мужские и женские особи не отличались, то есть избирательности в цветении близ определенных видов не было выявлено. Как показывают литературные данные, разница в условиях обитания мужских и женских особей действительно обычно не наблюдается [15].

Анатомическое строение цветоносного побега. Стебель третьего междоузлия вниз от цветоноса в очертании неправильно округлый (рис. 1 В), с толстостенными шиловидными волосками (рис. 1 Г). Субэпидермально располагаются два-три слоя колленхимоподобных клеток, а далее следует 6–8-слойная паренхима из округлых клеток. Эндодерма и перицикл не выражены. Центральный цилиндр сплошного строения, но обычно в нем можно выделить отдельные массивы. Наружная часть проводящего кольца в числе 3–6 слоев представлена толстостенными сильно одревесневшими механическими элементами, далее следует 5-слойная флоэма, а ниже 7-слойная ксилема. Сердцевина сложена тонкостенными округлыми клетками паренхимы, которые в центре могут разрушаться с образованием полости.

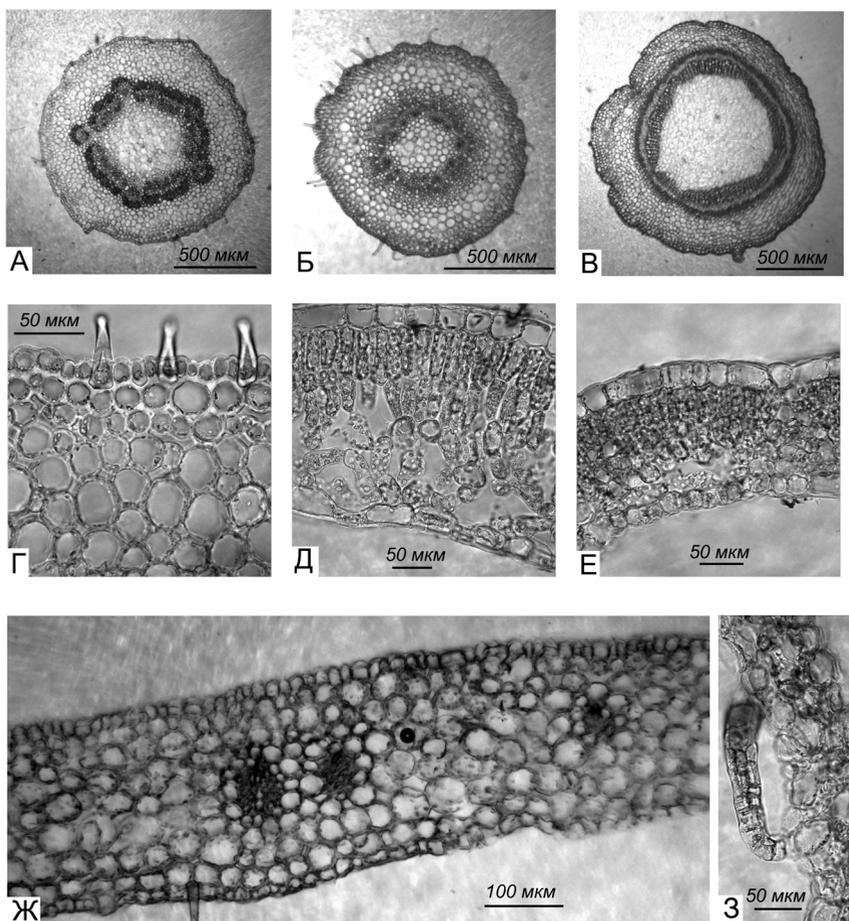


Рис. 1. Анатомическое строение цветоносного побега разнополых особей морошки (поперечные срезы):

- А – цветоножка женской особи, Б – цветоножка мужской особи,
 В – третье междоузлие генеративного побега, Г – волоски на стебле,
 Д – листовая пластинка женской особи, Е – листовая пластинка мужской особи,
 Ж – чашелистик мужского цветка, З – железистый волосок на чашелистике

Цветоносы меньшего диаметра, но имеют сходное с вышеописанным междоузлием строение. В них у женских особей отчетливо видны отделяющиеся от проводящего кольца проводящие пучки (рис. 1 А), которые затем будут снабжать все части цветка, у женских особей также хорошо выражена многослойная механическая ткань над флоэмой. Цветоносы мужских особей (рис. 1 Б) пучкового строения, механические элементы обычно отсутствуют.

Верхние листья (рис. 1 Д, Е), располагающиеся близ цветоноса, у морошки часто бывают более или менее гофрированные или частично сложенные по жилкам. Пластинка такого листа около 220–260 мкм (женские особи – рис. 1 Д) и 150–200 мкм (мужские особи – рис. 1 Е) толщиной, дорзовентральная, гипостоматическая, опушенная шиловидными одноклеточными толстостенными волосками с одревесневшей оболочкой. Эпидерма состоит из клеток со слабо утолщенной наружной тангентальной стенкой, около 3 мкм толщиной, покрытой тонким слоем кутикулы. Замыкающие клетки устьиц располагаются вровень с покровными или несколько приподняты. Устьичный аппарат аномоцитный. Размеры устьиц с поверхности

в среднем 30–35 мкм x 25–30 мкм. В плане основные эпидермальные клетки с прямыми (на адаксиальной стороне) или слабо закругленными в углах (на абаксиальной стороне) антиклинальными стенками. Мезофилл дифференцирован на два слоя столбчатой хлоренхимы из типичных цилиндрических палисад с крупными хлоропластами и на три-четыре нерегулярных слоя рыхлой губчатой хлоренхимы с очень крупными межклетниками-полостями. Коэффициент палисадности около 50% (женские особи) и до 65% (мужские особи). Крупные жилки однопучковые, выступают с абаксиальной стороны. Здесь субэпидермально развивается два-три слоя колленхимы. Проводящий пучок некрупный, содержит небольшое число проводящих элементов, в ксилеме обычно дифференцируется 10–12 крупных сосудов.

Чашелистик (рис. 1 Ж) на поперечном сечении в области срединных жилок наиболее толстый, около 230–300 мкм толщиной, опушенный шиловидными одноклеточными толстостенными волосками с одревесневшей оболочкой и сложноустроенными многоклеточными железистыми волосками (рис. 1 З). Наружная клеточная стенка от 2–3 мкм до 8 мкм (у женских особей) толщиной. Устьица располагаются вровень с покровными клетками или слегка погруженные. Мезофилл гомогенный из более или менее округлых на поперечном сечении клеток с немногочисленными хлоропластами, в наиболее толстых участках 6–7-слойный. Межклетники хорошо развиты, более крупные они в чашечке женских особей. Проводящие пучки многочисленные, встроенные в мезофилл.

Таким образом, на микроструктурном уровне особых отличий между половыми формами нами выявлено не было. Анатомическое строение осевых органов, листьев и чашелистиков сходно у мужских и женских особей, разница заключается в отсутствии механической ткани в цветоносах у мужских форм. Некоторые количественные отличия в строении листьев скорее всего связаны со степенью зрелости листа, так как самый верхний лист обычно наименее крупный и развитый по сравнению с другими листьями побега. В целом, по строению листа морошку можно отнести к световым мезофитам с некоторыми чертами как гигроморфности (крупные межклетники-полости), так и ксероморфности (наличие жестких волосков на поверхности основных вегетативных органов), что весьма характерно для болотных растений – оксилофитов. В лесных популяциях листья морошки приобретают более теневую структуру.

Заключение

Выявленное в нашей работе и в целом весьма характерное для морошки превышение числа мужских растений над женскими в ценопопуляциях может быть объяснено несколькими причинами, описанными в ряде работ других авторов [7]. Поскольку каждый клон состоит из рамет одного пола, гендерное соотношение в популяциях при малом числе клонов может быть весьма необъективным, а как показала работа Корпелайнен [16], клонов обычно очень немного (потенциально одна ценопопуляция может состоять из одного клона). Это соотношение может варьировать от 6 до 60% женских особей [19, 16]. Арген [7] показал, что плодоносные женские особи отличаются большей смертностью и меньшей вероятностью зацвести в следующем году по сравнению с мужскими и женскими неплодоносящими особями. У женских особей затраты на репродукцию выше, чем у мужских особей. Мужские раметы более морозостойчивы, что весьма важно, так как множество цветочных почек – до 55%, гибнет в результате холодных климатических условий [16]. Имеются также данные о том, что мужские особи растут лучше, чем женские и образуют больше рамет, а следовательно, и мужских цветков будет больше и гендерное соотношение будет смещено в сторону мужских особей [12, 16, 15]. С другой стороны, искусственное опыление морошки,

проведенное Арген с соавторами [8], показало, что доступность пыльцы лимитирует семенную продуктивность у морошки в популяциях с доминированием женских цветков, но не в тех, где наблюдается равное соотношение полов. Если говорить о функциональной значимости соотношения полов у морошки, то преобладание мужских цветков скорее всего необходимо в условиях малого числа опылителей и при высокой конкуренции с другими цветущими растениями. Небольшое число женских цветков вполне оправдано с биологической точки зрения, так как морошка размножается в основном вегетативным путем. Такая стратегия наиболее выигрышна в непредсказуемых климатических условиях высоких широт. При этом очевидно, что преобладание вегетативного размножения ведет к искажению соотношения полов в популяциях [16].

Таким образом, морошка относится к видам, демонстрирующим вариативность в гендерном соотношении между популяциями. Такие виды наиболее интересны, так как на них можно обнаружить относительную важность факторов, обуславливающих лимитирование женского и мужского репродуктивного успеха [8].

Известно, что половой диморфизм у морошки выражается в размерах особей и характере цветения. Мужские особи имеют более крупные листья, большую массу корневищ, чем женские раметы [7]. Женские цветки несколько более мелкие, чем мужские, и, в отличие от последних, содержат очень мало нектара [8]. Изучение микроструктуры вегетативных органов разнополых особей морошки, предпринятое в данной работе с целью поиска дополнительных признаков полового диморфизма, не выявило особых отличий между гендерными формами. Разница заключается лишь в отсутствии механической ткани в цветоносах у мужских форм, что можно объяснить их недолговечностью в отличие цветоносов женских особей, которым необходимо длительное время удерживать плод.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам Кандалакшского государственного природного заповедника, сотрудникам и студентам биологического факультета МГУ, участвовавшим в летней зональной практике 2015 года.

Работа выполнена по теме «Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении, таксономии и устойчивого развития», номер ЦИТИС: АААА-А16–116021660045–2.

Библиографический список

1. Валуйских О.Е., Тетерюк Л.В. Особенности структуры ценопопуляций *Rubus chamaemorus* L. в зонах тайги и тундры европейского северо-востока России // Изв. Самар. НЦ РАН. 2010. Т. 12. № 1 (3). С. 652–656.
2. Елина Г.А. Динамика урожайности ягод на болотах Карелии // Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск, 1971. С. 34–41.
3. Елина Г.А. К методике картирования и учета ягодных ресурсов болот Карелии // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., 1972. С. 70–89.
4. Елина Г.А. Использование аэрофотосъемки и тематических карт для оценки продуктивности болотных ягодников // Ресурсы ягодных и лекарственных растений и методы их изучения. Петрозаводск, 1975. С. 34–41.
5. Косицын В.Н. Морошка: биология, ресурсный потенциал, введение в культуру. М.: ВНИИЛМ, 2001. 140 с.
6. Юдина В.Ф., Максимова Т.А. Плодоношение *Rubus chamaemorus* L. на болоте-заказнике «Неназванное» (Южная Карелия) // Раст. ресурсы. 1997. Т. 33. Вып. 2. С. 40–44.

7. Agren J. Between-year variation in flowering and fruit set in frost-prone and frost-sheltered populations of dioecious *Rubus chamaemorus* // Oecologia. 1988. V. 76. P. 175–183.
8. Agren J., Elmqvist T., Tunlid A. Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious *Rubus chamaemorus* L. // Oecologia. 1986. V. 70. P. 332–338.
9. Barrett S.C.H., Hough J. Sexual dimorphism in flowering plants // J. Exp. Bot. 2013. V. 64. P. 67–82.
10. Barret SCH., Thomson J.D. Spatial pattern, floral sex rations, and fecundity in dioecious *Aralia nudicaulis* (Araliaceae) // Can J. Bot. 1982. V. 60. P. 1662–1670.
11. Bussieres J., Rochefort L., Lapointe L. Cloudberry cultivation in cutover peatland: improved growth on less decomposed peat // Can. J. Plant Sci. 2015. V. 95. P. 479–489.
12. Dumas P., Maillette L. Rapport des sexes, effort et succe´ s de reproduction chez *Rubus chamaemorus*, plante herbeac´ e vivace dioic´ que de distribution subarctique // Can. J. Bot. 1987. V. 65. P. 2628–2639.
13. Field D.L., Pickup M., Spencer C.H. Barrett S.C.H. Ecological context and meta-population dynamics affect sex-ratio variation among dioecious plant populations // Ann Bot. 2013. V. 111. N5. P. 917–923.
14. Heilbuth J.C. Evolutionary consequences of dioecy in Angiosperms: the effects of breeding system on speciation and extinction rates. Thesis PhD, 2001. The University of British Columbia. 2001. 110 p.
15. Karst A.L., Antos J.A., Allen G.A. Sex ratio, flowering and fruit set in dioecious *Rubus chamaemorus* (Rosaceae) in Labrador // Botany. 2008. V. 86. N2. P. 204–212.
16. Korpelainen H. Sex ratios and resource allocation among sexually reproducing plants of *Rubus chamaemorus* // Ann. Bot. 1994. V. 74. P. 627–632.
17. Kortesharju J. Cloudberry yields and factors affecting the yield in Northern Finland // Acta Bot. Fenn. 1988. V. 136. P. 77–80.
18. Martinussen I., Rapp K., Bhuvanewari T.V., Junttila O. Flower development in cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.) // ISHS Acta Horticulturae 585: VIII International Rubus and Ribes Symposium. 2002. P. 143–147.
19. Østgård O. Investigations on cloudberry (*Rubus chamaemorus*) in North Norway // Forsk. Fors. Landbruket. 1964. V. 15. P. 409–440.
20. Stehlik I., Friedman J., Barrett S.C.H. Environmental influence on primary sex ratio in a dioecious plant // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2008. V. 105. N10. P. 847–852.
21. Taylor K. Biological flora of the British isles. *Rubus chamaemorus* L. // List. Br. Vasc. Pl. 1958. N211, 1. 293–306.
22. Thiem B. *Rubus chamaemorus* L. – a boreal plant rich in biologically active metabolites: a review // Biol. Lett. 2003. Vol. 40. P. 3–13.

FLORAL SEX RATIOS AND ANATOMY OF HETEROSEXUAL PLANTS
IN DIOECIOUS CLOUDBERRY (*RUBUS CHAMAEMORUS* L.)
GROWN IN MURMANSK REGION

S.YE. PETROVA

(Lomonosov Moscow State University, Moscow)

The author studied gender ratios in three populations of a valuable dioecious plant – cloudberry grown in Kandalaksha district of Murmansk region. The paper describes the microstructure of flowering shoots in female and male cloudberry with the purpose of revealing new features

of sexual dimorphism. Male individuals predominated in all of the studied populations. The largest percentage of female individuals was found on a forest site, the smallest percentage – in a boggy forest near a stream. The highest density and, accordingly, the largest number of individuals per square meter were found on a hummock-ridge bog. The anatomical structure of axes, leaves and sepals is similar in male and female plants. The difference is in the absence of mechanical tissue in peduncles in male forms. This fact can be explained by their short life unlike the peduncles of female individuals that need to hold the fruit for a long time. The obtained results have been compared with the data provided in the reference sources.

Key words: *Rubus chamaemorus*, cloudberry, dioecy, gender ratio, anatomy of heterosexual plants.

References

1. *Valuyskikh O.Ye., Teteryuk L.V.* Osobennosti struktury tsenopopulyatsiy *Rubus chamaemorus* L. v zonakh taygi i tundry yevropeyskogo severo-vostoka Rossii [Features of the structure of coenopopulations of *Rubus chamaemorus* L. in the taiga and tundra zones of the European north-east of Russia] // *Izv. Samar. NTS RAN.* 2010; 12; 1 (3): 652–656. (In Russian)
2. *Yelina G.A.* Dinamika urozhaynosti yagod na bolotakh Karelii [Dynamics of berry productivity in the marshland of Karelia] // *Lesnyye rastitel'nyye resursy Karelii.* Petrozavodsk, 1971: 34–41. (In Russian)
3. *Yelina G.A.* K metodike kartirovaniya i ucheta yagodnykh resursov bolot Karelii [On the methodology for mapping and accounting for berry resources of the wetlands of Karelia] // *Osnovnyye printsipy izucheniya bolotnykh biogeotsenozov.* L., 1972: 70–89. (In Russian)
4. *Yelina G.A.* Ispol'zovaniye aerofotos'yemki i tematicheskikh kart dlya otsenki produktivnosti bolotnykh yagodnikov [Use of aerial photography and thematic maps to assess the productivity of swamp berries] // *Resursy yagodnykh i lekarstvennykh rasteniy i metody ikh izucheniya.* Petrozavodsk, 1975; 34–41. (In Russian)
5. *Kositsyn V.N.* Moroshka: biologiya, resursnyy potentsial, vvedeniye v kul'turu [Cloudberry: biology, resource capacity, inculturation]. M.: VNIILM, 2001: 140. (In Russian)
6. *Yudina V.F., Maksimova T.A.* Plodonosheniye *Rubus chamaemorus* L. na bolote-zakaznike "Nenazvannoye" (Yuzhnaya Kareliya) [Fruiting of *Rubus chamaemorus* L. in the "Nenazvannoye" swamp reserve (South Karelia)] // *Rast. resursy.* 1997; 33; 2: 40–44. (In Russian)
7. *Agren J.* Between-year variation in flowering and fruit set in frost-prone and frost-sheltered populations of dioecious *Rubus chamaemorus* // *Oecologia.* 1988; 76: 175–183. (In English)
8. *Agren J., Elmqvist T., Tunlid A.* Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious *Rubus chamaemorus* L. // *Oecologia.* 1986; 70: 332–338. (In English)
9. *Barrett S.C.H., Hough J.* Sexual dimorphism in flowering plants // *J. Exp. Bot.* 2013; 64: 67–82. (In English)
10. *Barret Sch., Thomson J.D.* Spatial pattern, floral sex rations, and fecundity in dioecious *Aralia nudicaulis* (Araliaceae) // *Can J. Bot.* 1982; 60: 1662–1670. (In English)
11. *Bussieres J., Rochefort L., Lapointe L.* Cloudberry cultivation in cutover peatland: improved growth on less decomposed peat // *Can. J. Plant Sci.* 2015; 95: 479–489. (In English)
12. *Dumas P., Maillette L.* Rapport des sexes, effort et succe` s de reproduction chez *Rubus chamaemorus*, plante herbace` e vivace dioi` que de distribution subarctique // *Can. J. Bot.* 1987; 65: 2628–2639. (In French)

13. Field D.L., Pickup M., Spencer C.H. Barrett S.C.H. Ecological context and meta-population dynamics affect sex-ratio variation among dioecious plant populations // Ann Bot. 2013; 111; 5: 917–923. (In English)
14. Heilbuth J.C. Evolutionary consequences of dioecy in Angiosperms: the effects of breeding system on speciation and extinction rates. Thesis PhD, 2001. The University of British Columbia. 2001: 110. (In English)
15. Karst A.L., Antos J.A., Allen G.A. Sex ratio, flowering and fruit set in dioecious *Rubus chamaemorus* (Rosaceae) in Labrador // Botany. 2008; 86; 2: 204–212. (In English)
16. Korpelainen H. Sex ratios and resource allocation among sexually reproducing plants of *Rubus chamaemorus* // Ann. Bot. 1994; 74: 627–632. (In English)
17. Kortesharju J. Cloudberry yields and factors affecting the yield in Northern Finland // Acta Bot. Fenn. 1988; 136: 77–80. (In English)
18. Martinussen I., Rapp K., Bhuvanewari T.V., Junttila O. Flower development in cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.) // ISHS Acta Horticulturae 585: VIII International Rubus and Ribes Symposium. 2002: 143–147. (In English)
19. Østgård O. Investigations on cloudberry (*Rubus chamaemorus*) in North Norway // Forsk. Fors. Landbruget. 1964; 15: 409–440. (In English)
20. Stehlik I., Friedman J., Barrett S.C.H. Environmental influence on primary sex ratio in a dioecious plant // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2008; 105; 10: 847–852. (In English)
21. Taylor K. Biological flora of the British isles. *Rubus chamaemorus* L. // List. Br. Vasc. Pl. 1958; 211, 1: 293–306. (In English)
22. Thiem B. *Rubus chamaemorus* L. – a boreal plant rich in biologically active metabolites: a review // Biol. Lett. 2003; 40: 3–13. (In English)

Петрова Светлана Евгеньевна, научный сотрудник, кандидат биологических наук. Государственное учебно-научное учреждение Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, каф. высших растений, 119234 Москва, Ленинские горы, д. 1, корп. 12. Тел: 8 (495) 939-16-03, факс: +7-495-939-18-27, e-mail: petrovasveta@list.ru

Svetlana Ye. Petrova, Research Associate, PhD (Bio), the Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, the Department of Higher Plants, 119234 Moscow, Leninskiye Gory, 1, bld. 12. Phone: 8 (495) 939-16-03, fax: +7-495-939-18-27, e-mail: petrovasveta@list.ru