

К ВОПРОСУ О ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ *DIANTHUS VOLGICUS* JUZ. (CARYOPHYLLACEAE)

На основе ценопопуляционных исследований эндемичного вида Среднего Поволжья *Dianthus volgicus* Juz. (Caryophyllaceae) анализируется половая структура популяций вида и ее влияние на некоторые аспекты семенной продуктивности.

Ключевые слова: *Dianthus volgicus* Juz. (Caryophyllaceae), эндемичный вид, половая структура популяций, гинодиэция, частичная андростерильность, флоральное соотношение полов, опылительный потенциал.

Половая дифференциация – одна из основных характеристик состояния и развития конкретных популяций растений – является важнейшим составным элементом системы семенного размножения вида в популяции, поэтому ее детальное изучение имеет особое значение для редких видов или видов, имеющих тенденцию к сокращению численности [13, с. 79].

Среди различных половых форм большое внимание исследователей привлекает гинодиэция (ГДЭ, женская двудомность), являющаяся достаточно устойчивой формой полового диморфизма [8, с.19], который определяется как наличие различий между двумя (и более) классами особей или цветков по первичным или вторичным половым признакам. Первичные половые признаки – наличие или отсутствие андроеца и гинецея в цветке. К вторичным половым признакам относят морфологические различия особей разных половых типов [2, с. 1508; 10, с. 74].

По мнению С.Н. Шереметьева, половой диморфизм имеет приспособительное значение [15, с. 569], так как, по-видимому, приводит к уменьшению внутривидовой конкуренции в результате дифференциации полов по экологическим нишам, повышению общей конкурентоспособности вида и расселению в местообитаниях с более сложными условиями произрастания. Больше шансов закрепить полезные признаки в потомстве и создать более широкий спектр форм, хорошо приспособленных к определенным экотопам, имеется у гинодиэтичных, гиномоноэтичных и андромоноэтичных растений.

Наиболее последовательно и систематически ГДЭ изучалась в 70–80-е гг. прошлого

века А.Н. Пономаревым и Е.И. Демьяновой [5, с. 1021; 11, с. 14], которые в своих исследованиях приходят к выводу, имеющему общее значение: половая структура популяции у растений относительно специфична для вида, но не фиксирована строго и подвержена колебаниям [8, с. 20].

Как отмечала И.Н. Львова [9, с. 16], половая дифференциация растений характеризуется не только половым типом (формы цветков, находящихся на растении), но и выраженностью пола (численное соотношение между формами цветков).

А.Н. Пономарев и Е.И. Демьянова [11, с. 13] выделяют несколько групп видов по доле женских форм в популяциях гинодиэтичных растений: 1) женская половая форма составляет менее 10% от общего состава популяции; 2) 20–30%; 3) 30% и более. Так, в исследованных авторами популяциях *Dianthus versicolor* Fsch. ex Link доля женских особей колебалась в разные годы от 42,3% до 48%. Хотя в некоторых местообитаниях показатели были ниже: 16,9% и 33,3%.

Гинодиэцию часто сопровождает гиномоноэция (ГМЭ), характеризующаяся тем, что гиномоноэтичные растения являются в сущности обоеполыми; у них тенденция к мужской стерильности захватывает не все, а лишь некоторую часть цветков.

С гинодиэцией нередко связано и явление частичной андростерильности (ЧА), впервые отмеченное Чарльзом Дарвиным. W. Gabelman выделяет 3 формы стерильности андроеца: 1) абортивность пыльцы; 2) деформация или отсутствие тычинок; 3) функциональная стерильность в результате отсутствия

вскрывания пыльников, нередко сочетающаяся с частичной стерильностью пыльцы [16, цит. по 12, с. 65]

На основании литературных сведений и собственных наблюдений Е.И. Демьянова составила список гинодиэичных видов, который включает 543 вида из 178 родов, относящихся к 50 семействам цветковых растений, произрастающих в разных флористических районах Земли [3, с. 1289].

Для *Dianthus volgicus* Juz. ГДЭ в сочетании с ГМЭ впервые установлена Н.Н. Баранниковой и Н.П. Старшовой [1, цит. по 12, с. 66].

Главной целью нашей работы было изучение половой дифференциации у *D. volgicus* и ее роли в системе опыления. В связи с этим ставились следующие задачи: выявление динамики половой структуры локальных популяций вида по многолетним данным; количественный анализ всего спектра половых форм для цветков, побегов и особей с учетом явления частичной андростерильности; определение потенциальной обеспеченности опыления, исходя из характера половой структуры популяций и флорального соотношения полов.

Материал и методы

D. volgicus – приволжский неоэндемик – многолетний, вегетативно неподвижный или малоподвижный вид, воспроизведение которого происходит семенами. Жизненная форма – стержнекорневой полукустарничек, имеющий плотно сформированные подушки с белыми, бахромчато рассеченными цветками на генеративных побегах. Массовое цветение наблюдается в июне – июле. Пик распускания цветков в течение суток – 20–22 часа. С экологической точки зрения является облигатным псаммофилом.

Исследования вида проводили в природных популяциях Ульяновской области (в Тереньгульском районе, к северо-востоку от с. Краснороск в 1997, 2008, 2009 гг., в Ульяновском районе, к югу от с. Большие Ключищи в 2008 г.) и в г. Тольятти в 2009 г.

Половую структуру популяции определяют из соотношения особей разных половых типов. Следовательно, учитывая особую жизненную форму *D. volgicus*, необходимо уточнить, что именно рассматривать в качестве счетной единицы. Так, генеративный побег как услов-

ная счетная единица, генеративная меристема которого контролирует процесс определения и реализации пола цветка, позволяет составить модель полового типа подушки. Половые же типы подушек как реальных счетных единиц позволяют судить о половой структуре популяции.

По общепринятым методикам [7, 15] в популяциях закладывали пробные площадки в виде трансект размером 10 м² (1х10 м). На каждой площадке в пределах трансекты срезали со всех цветущих подушек по 5 генеративных побегов, которые связывали в пучки и этикетировали. В лаборатории определяли пол каждого цветка, побега и наличие частичной андростерильности. По сочетанию половых типов побегов определяли половой тип подушки.

К ЧА цветкам относили только те, у которых в той или иной степени структурно проявляется мужская стерильность, т. е. имеется одна или несколько тычинок с укороченной тычиночной нитью и редуцированным пыльником [12, с. 66].

Для выявления степени структурной редукции андроеца в каждом отдельном ЧА цветке подсчитывали количество редуцированных тычинок.

Результаты и их обсуждение

Для *D. volgicus* характерно наличие трех типов цветков: обоеполюх (♂), женских (♀) и частично андростерильных (ЧА).

Анализ частичной андростерильности

ЧА цветки являются обоеполюми, но их мужская функция снижена из-за редукции одной или нескольких тычинок. У *D. volgicus* может быть редуцировано от 1 до 9 тычинок. Как видно из таблицы 1, среднее число таких тычинок равно 3, что соответствует литературным данным по частичной андростерильности у некоторых других видов [4, с. 67; 12, с. 68].

Однако наибольшую долю составляют цветки с одной или двумя редуцированными тычинками, что ясно видно из рисунка 1, который отражает вариационный ряд по числу стерильных тычинок в краснороскской популяции в 2009 г. Отметим, что в разные годы наблюдений и в разных популяциях изучаемого вида вариационные ряды схожи.

По мнению некоторых авторов [12, с. 71], естественный отбор не стимулирует, а скорее сдерживает уровень ЧА до определенных пределов. Полученные нами данные, приведенные в таблице 2, показывают, что доля ЧА цветков в исследованных популяциях колебалась от 8,2% до 11,38%, т. е. составила в среднем около 10% от всех гермафродитных. Для *D. volgicus* это можно считать достаточно постоянным видовым признаком, так как его показатели сходны в разных популяциях и слабо варьируют в пределах одной популяции.

Таким образом, в частичной андростерильности можно видеть подтверждение представлений о том, что у растений пол – явление не только и не столько качественное, сколько количественное. Однако, не связывая ЧА с эволюцией пола у гвоздичных, следует признать, что она дополняет и усиливает генетическое разнообразие и половой диморфизм.

Анализ полового разнообразия побегов

На одном генеративном побеге у *D. volgicus* мы отмечали от 1–3 до 15–19 цветков. Сексуализация отдельных побегов по сочетанию на них цветков выглядит следующим образом: 1) ♀; 2) ♂; 3) ♀ и ЧА; 4) ♂ и ♀; 5) ♀ и ЧА; 6) ♂, ♀ и ЧА. Наличие на побеге только ЧА цветков встречается крайне редко. Таким образом, мы видим, что сексуализация побегов в популяциях гвоздики волжской представлена сочетанием ГДЭ (первые три сочетания из перечисленных выше) и ГМЭ (следующие три сочетания).

Как показывают данные таблицы 3, большую долю в различных популяциях *D. volgicus*,

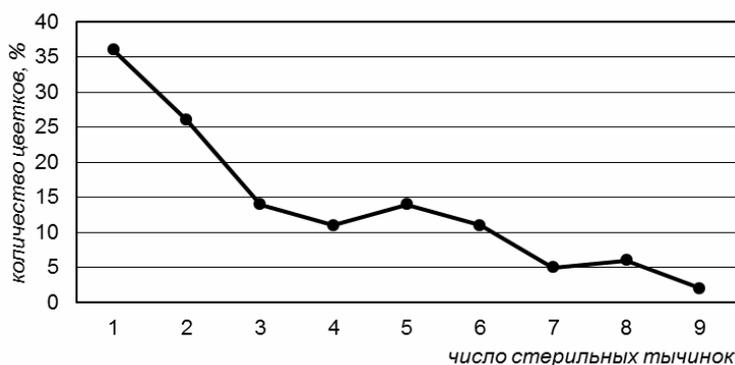


Рисунок 1. Вариационный ряд по числу стерильных тычинок у *D. volgicus* (с. Красноборск, 2009 г.)

значительно удаленных друг от друга географически, составляют гермафродитные побеги: от 73,4% в популяции I (П I) до 84,0% в популяции II (П II). Доля же женских побегов колеблется от 4,0% (П II) до 8,5% в популяции III (П III) и в целом никогда не превышает 10%. Исключение составил уровень женских побегов в 1997 г. в П I – 15,6%. Нельзя сказать, что данный показатель в этой популяции закономерно снижается, так как в последующие годы наблюдений уровень женских побегов оставался практически постоянным: 6,6% в 2008 г. и 6,8% в 2009 г.

Гиномоноэция выражена достаточно слабо: доля ГМЭ побегов изменялась от 0,4% в П I

Таблица 2. Доля ЧА цветков от общего числа обоеполых у *D. volgicus*

Популяция	Сумма ♀ и ЧА цветков	Доля ЧА цветков	
		абс.	%
П I	с. Красноборск, 1997 г.	1434	10,04
	с. Красноборск, 2008 г.	1063	11,38
	с. Красноборск, 2009 г.	1523	8,20
П II	с. Б.Ключищи, 2008 г.	471	10,40
П III	г. Тольятти, 2009 г.	335	9,85

Таблица 1. Степень редукции андроея ЧА цветков у *D. volgicus*

Популяция	Всего исследовано ЧА цветков	Распределение по числу стерильных тычинок			M±m _M , шт.	V, %	P, %	
		1-3	4-6	7-9				
П I	с. Красноборск, 1997 г.	144	101	31	13	2,69±0,16	72,49	6,0
	с. Красноборск, 2008 г.	121	80	31	10	3,03±0,19	71,29	6,47
	с. Красноборск, 2009 г.	125	76	36	13	3,29±0,19	67,78	6,05
П II	с. Б.Ключищи, 2008 г.	49	29	13	7	3,31±0,32	67,37	9,6
П III	г. Тольятти, 2009 г.	33	22	8	3	2,88±0,40	80,56	1,2

M±m_M, – средняя арифметическая и ошибка средней арифметической, V, % – коэффициент вариации, P, % – показатель точности опыта [6]

до 2,6% в П II (за исключением П I в 1997 г. – 8,6%).

Общий уровень ЧА при анализе полового разнообразия побегов нельзя назвать низким: в среднем он варьирует от 11,5% (П II) до 17,7% (П III) и не поднимается до более высоких значений.

Анализ половой структуры популяций

Выявленные модели сексуализации отдельных генеративных побегов являются источниками полового разнообразия подушек и различий между ними. Половое разнообразие подушек для *D. volgicus* как раз и отражает половую структуру популяций. Выделяются следующие типы подушек:

а) соответствующие явлению ГДЭ:

1) с ♀ цветками; 2) с ♂ цветками; 3) с ♀ и ЧА цветками;

б) соответствующие явлению ГМЭ:

1) с ♀ и ♀ цветками; 2) с ♀ и ЧА цветками; 3) с ♀, ♂ и ЧА цветками.

Из данных таблицы 4 видно, что довольно значительную долю в популяциях гвоздики волжской составляют гинодиэичные подушки. Причем ГДЭ здесь характеризуется значительной долей гермафродитных особей (суммарное количество подушек с ♀ цветками и с ♀+ЧА цветками): в 1997 г. в П I она составила 74,3%, а в 2009 г. в этой же популяции достигла максимального значения в 91,7%.

Н.П. Старшова [12, с. 67] отмечала, что у *D. volgicus* количество женских подушек в исследованной ею популяции составило 3,0%. Мы наблюдали еще более низкое значение признака: 1,1% (П II, 2008 г.). Наибольшее количество женских особей – 6,1% – было отмечено в П III в 2009 г. Исключением является П I,

Таблица 3. Половое разнообразие побегов *D. volgicus*

Популяция	Исследовано побегов	Половые типы побегов								Уровень ЧА к ♀ + ГМЭ, %
		сексуализация при ГДЭ			общая доля ГДЭ	сексуализация при ГМЭ		общая доля ГМЭ		
		♀	♂	♀, ЧА		♀, ♀	все виды ЧА			
П I с. Красноборск, 1997 г.	1404	абс.	219	1030	33	1283	13	108	121	11,9
		%	15,6	73,4	2,4	91,4	0,9	7,7	8,6	
	с. Красноборск, 2008 г.	898	абс.	59	711	119	889	7	2	9
%			6,6	79,2	13,3	98,9	0,8	0,2	1,0	
с. Красноборск, 2009 г.	1212	абс.	83	994	130	1207	3	2	5	11,7
		%	6,8	82,0	10,7	99,6	0,2	0,2	0,4	
П II с. Б.Ключицы, 2008 г.	345	абс.	14	290	32	336	3	6	9	11,5
		%	4,0	84,0	9,0	97,0	0,9	1,7	2,6	
П III г. Тольятти, 2009 г.	271	абс.	23	201	44	268	3	–	3	17,7
		%	8,5	74,2	16,2	98,9	1,1	–	1,1	

Таблица 4. Половое разнообразие генеративных подушек *D. volgicus*

Популяция	Исследовано подушек	Половые типы побегов								Уровень ЧА к ♀ + ГМЭ, %
		сексуализация при ГДЭ			общая доля ГДЭ	сексуализация при ГМЭ		общая доля ГМЭ		
		♀	♂	♀, ЧА		♀, ♀	все виды ЧА			
П I с. Красноборск, 1997 г.	338	абс.	30	150	71	251	55	32	87	12,7
		%	8,9	44,4	21,0	74,3	16,2	9,5	25,7	
	с. Красноборск, 2008 г.	204	абс.	10	105	65	180	12	12	24
%			4,9	51,5	31,9	88,2	5,9	5,9	11,8	
с. Красноборск, 2009 г.	324	абс.	17	202	78	297	18	9	27	38,0
		%	5,2	62,3	24,1	91,7	5,6	2,8	8,3	
П II с. Б.Ключицы, 2008 г.	87	абс.	1	52	21	74	6	7	13	32,6
		%	1,1	59,8	24,1	85,0	6,9	8,1	15,0	
П III г. Тольятти, 2009 г.	66	абс.	4	37	18	59	5	2	7	45,5
		%	6,1	56,1	27,3	89,4	7,6	3,0	10,6	

в которой в 1997 г. значение признака составило 8,9%. Но даже при этом *D. volgicus* можно отнести к видам, у которых ♀ форма в популяциях составляет менее 10% [11, с.13]. В целом ГДЭ во всех исследованных популяциях проявляется примерно одинаково и варьирует незначительно.

Явление ГМЭ на уровне особей выражено достаточно резко. Общая доля гиномноэцичных подушек сильно варьировала: от 8,3% (П I, 2009 г.) до 25,7% (П I, 1997 г.).

Уровень ЧА довольно высокий: от 32,6% (П II, 2008 г.) до 59,6% (П II, 2008 г.), то есть 1/3, а иногда и почти 1/2 всех подушек в популяциях содержат цветки с частичной структурной редукцией андроцея.

Анализ флорального соотношения полов и опылительного потенциала

Анализ флорального соотношения полов и опылительного потенциала позволяет определить половую тенденцию в популяции: сдвиг половой функции в мужскую или женскую сторону и участие ЧА цветков в реализации этих функций. При ГДЭ и ГМЭ пыльцевая продукция распределяется между гермафродитными и женскими цветками и особями, поэтому при увеличении числа последних опылительный потенциал падает.

Опылительный потенциал рассчитывался по формуле [13, с. 85]:

$$X = \frac{n_{\text{♂ цв.}} + n_{\text{ЧА цв.}}}{n_{\text{♀ цв.}} + n_{\text{ЧА цв.}} + n_{\text{♀ цв.}}}$$

где X – опылительный потенциал; $n_{\text{♂ цв.}}$

$n_{\text{ЧА цв.}}$ и $n_{\text{♀ цв.}}$ – количество гермафродитных, частично андростерильных и женских цветков соответственно.

Из приведенной формулы следует, что опылительный потенциал при ГДЭ всегда меньше 1, что объясняется определенной долей ♀ цветков.

Ведущее место в популяциях *D. volgicus* занимают ♂ цветки (табл. 5). Так например, в П I в 2008 г. их доля составила 82,7%, а в популяции П II – 86,7%. Доля ♀ и ЧА цветков, по сравнению с ♂, значительно меньше. А по отношению друг к другу их количество может меняться. Так, в П II в 2008 г. на один ♀ цветок приходилось три ЧА цветка, а в П III в 2009 г. на один ♀ – 1,2 ЧА цветка. Увеличение доли ♂ цветков и уменьшение доли ♀ во всех популяциях в конечном счете приводит к увеличению опылительного потенциала.

Данные таблицы 5 показывают, что уровень женских и ЧА цветков сдерживается на определенном уровне и обычно не превышает 10%. Например, доля ♀ цветков в исследованных популяциях колебалась от 3,3 до 7,5% (исключение составила П I в 1997 г. – 15,6%). Доля ЧА цветков колебалась от 7,7 до 10,6%. Вследствие этого опылительный потенциал высок и его величина изменяется незначительно: от 0,84 (П I, 1997 г.) до 0,97 (П II, 2008 г.).

Заключение

Проведенные исследования локальных популяций *D. volgicus* показали, что для гвоздики волжской характерно наличие цветков трех половых форм: обоеполых (♂), женских (♀) и частично андростерильных (ЧА). Доля

Таблица 5. Флоральное соотношение полов в популяциях *D. volgicus*

Популяция	Исследовано цветков	Половые формы цветков			Флоральное соотношение 1♀: n♂: nЧА	Опылительный потенциал	
		♀	♂	ЧА			
П I	с. Красноборск, 1997 г.	абс.	265	1290	144	1:5:0,6	0,84
		%	15,6	75,9	8,5		
	с. Красноборск, 2008 г.	абс.	76	942	121	1:12:1,6	0,93
%		6,7	82,7	10,6			
с. Красноборск, 2009 г.	абс.	101	1398	125	1:14:1,2	0,94	
	%	6,2	86,1	7,7			
П II	с. Б.Ключищи, 2008 г.	абс.	16	422	49	1:26:3	0,97
		%	3,3	86,7	10,0		
П III	г. Тольятти, 2009 г.	абс.	27	302	33	1:11:1,2	0,93
		%	7,5	83,4	9,1		

ЧА цветков в популяциях *D. volgicus* составляет в среднем 10% от всех гермафродитных, что можно считать достаточно постоянным признаком вида, способствующим увеличению генетического разнообразия и полового диморфизма в популяциях данного стенопопного неоэндемика.

Анализ полового разнообразия побегов показывает, что доля женских побегов может меняться, но в целом в разные годы исследования в разных популяциях *D. volgicus* не превышает 10%. Половая структура популяций *D. volgicus* характеризуется сочетанием гинодизии (ГДЭ) и гиномоноэдии (ГМЭ). Соотношение ГДЭ и ГМЭ в природных популяциях достаточно постоянно и варьирует от 88,2% до 91,7% ГДЭ особей и от 8,3% до 25,7% ГМЭ особей.

Таким образом, *D. volgicus* можно отнести к видам, у которых ♀ форма в популяциях составляет менее 10%.

Уровень ЧА довольно высокий: от 32,6 до 59,6%, что, возможно, повышает семенную продуктивность в популяциях *D. volgicus* и помогает ей успешно возобновляться в условиях песчаных степей.

Анализ флорального соотношения полов показал, что ведущее место в популяциях *D. volgicus* занимают обоеполые цветки, а уровень женских и ЧА цветков сдерживается на определенном уровне, что приводит к высокому значению опылительного потенциала, изменяющегося в пределах от 0,84 до 0,97 и способствующего успешному самовозобновлению и размножению вида в условиях Среднего Поволжья.

2.04.2012

Список литературы:

1. Баранникова, Н.Н. О возможном влиянии жизненной формы на характер сексуализации у некоторых гвоздик / Н.Н. Баранникова, Н.П. Старшова // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М., 1994. С. 131–132.
2. Годин, В.Н. Морфология цветков *Potentilla bifurca* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией / В.Н. Годин, Е.А. Басаргин // Бот. журн. – 2007. – Т. 92, №10. – С. 1508–1514.
3. Демьянова, Е.И. Распространение гинодизии у цветковых растений / Е.И. Демьянова // Бот. журн. – 1985. – Т. 70, №10. – С. 1289–1301.
4. Демьянова, Е.И. К изучению гинодизии в роде *Dianthus* (Caryophyllaceae) / Е.И. Демьянова // Бот. журн. – 1981. – №1. – С. 65–74.
5. Демьянова, Е.И. Половая структура природных популяций гинодизичных и двудомных растений лесостепи Зауралья / Е.И. Демьянова, А.Н. Пономарев // Бот. журн. – 1979. – Т. 64, №7. – С. 1017–1024.
6. Зайцев, Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике / Г.Н. Зайцев. – М.: Наука, 1990. – 296 с.
7. Злобин, Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю.А. Злобин. – Казань, 1989. – 148 с.
8. Левина, Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений / Р.Е. Левина. – М., 1981. – 96 с.
9. Львова, И.Н. Проблема пола и органогенез у растений / И.Н. Львова. – М., 1976. – 48 с.
10. Меликян, А.П. Половой полиморфизм / А.П. Меликян // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. – СПб., 2000. – Т. 3. – С. 73–75.
11. Пономарев, А.Н. К изучению гинодизии у растений / А.Н. Пономарев, Е.И. Демьянова // Бот. журн. – 1975. – Т. 60, №1. – С. 3–15.
12. Старшова, Н.П. Частичная андростерильность популяций некоторых представителей семейства Caryophyllaceae / Н.П. Старшова // Бот. журн. – 1996. – Т.81, №1. – С. 64–74.
13. Старшова, Н.П. Половая дифференциация ценопопуляций *Dianthus stenocalyx* (Caryophyllaceae) как составная часть семенного размножения / Н.П. Старшова, Н.Н. Баранникова // Бот. журн. – 1998. – Т. 83, №3. – С. 79–90.
14. Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1988. – 183 с.
15. Шереметьев, С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений / С.Н. Шереметьев // Бот. журн. – 1983. – Т. 68, №5. – С. 561–571.
16. Gabelman, W.H. Male sterility in vegetable breeding / W.H. Gabelman // Genetics in plant breeding. Brookhaven Symp. Biol. – 1956. – Vol. 9. – P. 113–122.

Сведения об авторе:

Сметанина Оксана Владимировна, старший преподаватель кафедры психологии и социальных технологий Владивостокского государственного университета экономики и сервиса, филиал в г. Артеме, аспирант Ульяновского государственного педагогического университета им. И.Н. Ульянова

692760, Приморский край, г. Артем, ул. Кооперативная, 6, тел./факс: (42337) 42242,

e-mail: smetanina.oxana@yandex.ru

UDC 581.522.4.

Smetanina O.V.

Vladivostok state university of economy and service, branch in Artem, e-mail: smetanina.oxana@yandex.ru

THE PROBLEM OF SEXUAL DIFFERENTIATION OF POPULATIONS ENDEMIC SPECIES MIDDLE VOLGA REGION DIANTHUS VOLGICUS JUZ. (CARYOPHYLLACEAE)

Based on research cenopopulations endemic species of the Middle Volga *Dianthus volgicus* Juz. (Caryophyllaceae) analyzes the gender structure populations form and its influence on some aspects of seed produktivnosti.

Key words: *Dianthus volgicus* Juz. (Caryophyllaceae), endemic species, sex structure of populations, ginoditsiya, partial androsterilnost, floral sex ratio, pollinating potential.