

Половой полиморфизм двудольных растений в Сибири

В. Н. ГОДИН

Московский педагогический государственный университет
129164, Москва, ул. Кибальчича 6, корп. 5
E-mail: godinvn@yandex.ru

Статья поступила 16.01.2014

АННОТАЦИЯ

Проведен анализ половой дифференциации, распространения половых форм и связей между половым полиморфизмом и эколого-биологическими особенностями двудольных растений флоры Сибири. У 844 видов и подвидов из 3435 флоры двудольных растений Сибири выявлено семь вариантов половой дифференциации: гиномоноэция, гинодиэция, диэция, моноэция, андромоноэция, триэция и андро-диэция.

Ключевые слова: половая дифференциация, двудольные растения, Сибирь.

Класс двудольных растений отличается от однодольных целым комплексом признаков. В литературе достаточно редко обсуждаются вопросы половой дифференциации и ее распространения у *Magnoliopsida*. Так, С. Yampolsky и Н. Yampolsky [1922] показали, что двудольные в рамках мировой флоры характеризуются более широким спектром половой экспрессии и высокой долей диэции, чем однодольные. Е. И. Демьянова [1985] доказала, что такая половая форма, как гинодиэция, намного чаще присуща двудольным растениям, нежели однодольным. Анализ распространения и представленности разных вариантов половой экспрессии у цветковых растений позволит приблизиться к решению таких важных вопросов, как возникновение пола и его адаптивное значение в жизни растений. В предыдущих работах нами [Годин, 2011, 2012а, б, в, 2013а, б] выявлено распространение разных половых типов и форм среди всех подклассов двудольных растений, встречающихся на тер-

ритории Сибири. Цель данной работы – анализ половой экспрессии, ее распространения и связей с биологическими и экологическими особенностями двудольных растений в Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящее время во флоре Сибири двудольные растения представлены восемью подклассами, 54 порядками, 94 семействами, 655 родами и 3435 видами и подвидами [Конспект флоры..., 2005].

Список видов и подвидов для исследования основан на “Конспекте флоры Сибири” [2005] и “Флоре Сибири” [1987, 1988а, б, 1990а, б, 1992–1994а, б, 1996а, б, 1997а, б, 2004]. Для каждого вида и подвида указаны следующие характеристики: половая дифференциация, жизненная форма, тип ареала, поясно-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению. Для определения половых форм растений использова-

ны три типа литературных источников: 1) “Флора Сибири” (т. 1–14); 2) сводка Р. Knuth [1898a,b, 1899, 1904, 1905]; 3) основные современные систематические обработки для таксонов, подробно не рассмотренные в “1” и “2”. Жизненные формы, типы ареалов, поясно-зональные группы, экологическая приуроченность видов приведены по работам А. В. Куминовой [1960], “Растительный покров Хакасии” [1976], Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой [1984], Н. А. Секретаревой [2004], А. Б. Безделева и Т. А. Безделева [2006]. Жизненные формы классифицированы по системе И. Г. Серебрякова [1962], выделены древесные, полудревесные растения, наземные (поликarpические и монокарпические) и водные травы. Обозначены пять типов ареалов (циркумполярные, евразийские, азиатско-американские, азиатские, геми- и эндемики) и пять экологических групп растений по степени увлажнения (ксерофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты). Все виды и подвиды отнесены к шести поясно-зональным группам: степные, лесостепные, бореальные, высокогорные, арктические и гипарктические, азональные.

Отнесение растений к определенным половым формам проведено с учетом современных методологических подходов и рекомендаций [Sakai, Weller, 1999; Годин, 2007]. Объем семейств дается по сводке С. К. Черепанова [1995], объем подклассов – по системе А. Л. Тахтаджяна [1987].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Раздельнополые и гермафродитные виды.

Анализ половой дифференциации двудольных растений в Сибири показывает, что у 844 видов из 3435 образуются однополые цветки. Половая дифференциация двудольных растений в Сибири оказалась менее глубокой, чем можно было ожидать, учитывая данные С. и Н. Yampolsky [1922] для мировой флоры в целом: 24,6 % в Сибири против 29,0 %.

Один подкласс Hamamelididae во флоре Сибири состоит полностью из негермафродитных видов. Из остальных наиболее богаты видами с половой дифференциацией два подкласса – Caryophyllidae (43,7 % видов) и Asteridae (42,4 %). Наименьшее число видов с однополыми цветками встречается в подклассе Ranunculidae (4,1 %) (табл. 1).

Среди 94 семейств двудольных растений, свойственных Сибири, 50 включают только виды с гермафродитными цветками. Большинство этих семейств представлены малым числом видов, исключение составляют такие семейства, как Caprifoliaceae, Ericaceae, Fumariaceae, Orobanchaceae, Papaveraceae, Primulaceae и Violaceae. В 29 семействах из 94 помимо гермафродитизма распространены и другие половые типы и формы. В рамках 10 наиболее богатых видами семейств флоры можно указать следующие: Asteraceae (258 видов с половым полиморфизмом из 593), Fabaceae (1 из 373), Rosaceae (26 из 243), Brassicaceae (5 из 240), Ranunculaceae (10 из

Т а б л и ц а 1

Распределение видов с однополыми цветками по подклассам двудольных растений [Тахтаджян, 1987] на территории Сибири

Подкласс	Число видов с половой дифференциацией	Общее число видов	Доля видов с половой дифференциацией, %
Magnoliidae	3	9	33,3
Ranunculidae	11	271	4,1
Caryophyllidae	183	419	43,7
Dilleniidae	141	534	26,4
Hamamelididae	19	19	100
Rosidae	129	977	12,9
Lamiidae	92	579	15,7
Asteridae	266	627	42,4
Двудольные	844	3435	24,6

202), Caryophyllaceae (76 из 179), Scrophulariaceae (6 из 166), Lamiaceae (62 из 148), Chenopodiaceae (78 из 117) и Apiaceae (50 из 95). Из 94 семейств 15 включают только виды с однополыми цветками. К наиболее крупным семействам этой группы относятся Amaranthaceae, Betulaceae, Euphorbiaceae, Salicaceae и Urticaceae. Остальные семейства этой группы представлены 1–2 видами.

Из 655 родов двудольных растений в Сибири 426 включают только гермафродитные виды. Виды, входящие в состав 75 родов, кроме гермафродитизма обладают и другими половыми формами. В пределах флоры Сибири 154 рода состоят из видов только с однополыми цветками. К наиболее крупным родам этой группы относятся (даны в алфавитном порядке): *Acetosa*, *Atriplex*, *Betula*, *Chenopodium*, *Dianthus*, *Erigeron*, *Euphorbia*, *Otites*, *Populus*, *Salix*, *Suaeda*, *Tephrosieris* и др.

Жизненные формы. Из всех биологических и экологических особенностей наиболее изученными являются связи между половыми и жизненными формами [Демьянова, 1985; Renner, Ricklefs, 1995; Sakai, Weller, 1999; Годин, Демьянова, 2013].

Наши исследования показывают, что доля видов с половой дифференциацией различается среди четырех отделов жизненных форм (по И. Г. Серебрякову [1962]). У древесных и полудревесных форм частота встречаемости растений с однополыми цветками почти в два раза выше, чем среди наземных травянистых растений. Так, у древесных и полудревесных жизненных форм доля растений с однополыми цветками составляет 41,9 и 42,8 % соответственно, в то время как у травянистых – 19,9 % (табл. 2). На аналогичную зависимость неоднократно указывали и другие исследователи [Darwin, 1877; Шереметьев, 1983; Sakai, Weller, 1999]. Отдел водные травы занимает промежуточное положение (31,1 %) между первыми двумя отделами (древесные и полудревесные) и отделом наземных трав по степени половой дифференциации входящих в его состав видов. Однако частота встречаемости полового полиморфизма в пределах разных отделов жизненных форм сильно варьирует и зависит от “типа” жизненной формы в понимании И. Г. Серебрякова [1962].

В пределах отдела древесных растений наиболее высокой долей видов с половым полиморфизмом характеризуются деревья: из 54 видов с данной жизненной формой у 42 из них отмечена половая дифференциация, что составляет 77,8 %. Среди древесных наименьшая степень половой дифференциации обнаружена у растений с кустарниковой жизненной формой: частота видов с половой дифференциацией в два с лишним раза меньше, чем среди деревьев, и составляет 32,1 %.

В отделе наземных трав у поликарпических растений выявлена самая низкая доля видов с половой дифференциацией (19,9 %). Следовательно, наблюдается разная степень встречаемости гермафродитных и негермафродитных растений как в разных отделах, так и в разных типах жизненных форм, выделенных И. Г. Серебряковым.

Разные отделы и типы жизненных форм отличаются не только частотой встречаемости растений с половой дифференциацией, но и спектром разнообразия половых форм растений, входящих в их состав.

Из данных табл. 2 наглядно видно, что в отделе древесных растений спектр разнообразия разных половых форм значительно уже, чем в отделе наземных трав. У древесных растений разного систематического положения встречаются четыре половые формы: моноэция, андромоноэция, диэция и гинодиэция. Однако частота андромоноэцичных и гинодиэцичных растений с древесной формой роста значительно ниже, чем моноэцичных и диэцичных. Среди видов с кустарниковой формой роста также наиболее часто встречаются моноэцичные и диэцичные растения. Еще меньшее разнообразие наблюдается у кустарничков, которые обладают только двумя половыми формами: диэция и гинодиэция.

Высокая частота встречаемости моно- и диэции у древесных видов объясняется наличием прямой корреляционной зависимости между рассматриваемыми половыми и жизненными формами. В литературе описана четкая связь, с одной стороны, между диэцией и моноэцией [Renner, Ricklefs, 1995], а с другой стороны, между этими половыми формами и такими факторами, как древесная форма роста, приуроченность к тропикам (наиболее яркое проявление данной тен-

**Распределение половых форм* среди биологических и экологических комплексов видов
двудольных растений Сибири**

Характеристика	Половая форма						
	число видов	моно- эция	гиномо- ноэция	андро- моноэция	диэция	гинодиэция	обоеполые
Жизненные формы							
Древесные	301	19**	0	3	98	6	175
Полудревесные	138	8	33	0	4	14	79
Поликарпические травы	2348	48	150	53	48	160	1881
Монокарпические травы	604	39	83	11	7	38	426
Водные травы	44	10	2	0	0	1	31
Типы ареалов							
Циркумполярные	396	29	39	7	18	51	247
Евразийские	697	27	71	41	48	119	452
Азиатско-американские	546	2	13	4	12	0	487
Азиатские	1256	49	116	15	73	42	929
Эндемики и гемиэндемики	540	17	29	0	6	7	481
Экологические группы по степени увлажнения							
Ксерофиты	975	41	79	9	17	43	785
Мезоксерофиты/ксеромезо- фиты	698	21	47	21	18	40	551
Мезофиты	1174	47	121	27	54	87	834
Гигрофиты	544	5	19	10	68	48	391
Гидрофиты	44	10	2	0	0	1	31
Поясно-зональные группы							
Степные	921	44	75	15	13	35	739
Лесостепные	444	17	44	16	14	37	314
Бореальные	842	26	40	26	59	59	628
Высокогорные	356	3	31	0	32	7	283
Арктические и гипарктические	364	2	21	0	27	28	284
Азональные	508	32	57	10	12	53	344
Флористические провинции							
Сибирская арктико-гипарктическая	839	15	76	11	80	60	592
Сибирская северо-восточная горно-гипарктическая	640	15	59	6	64	35	459
Урало-Западно-Сибирская бореальная	459	17	37	17	45	52	288
Западно-Сибирская гемибореальная	1689	80	137	60	74	183	1150
Алтае-Енисейская горно-гемибореальная	2012	73	177	45	92	158	1462
Тунгусско-Ленская бореальная	1117	40	94	21	87	90	778
Байкальская гемибореальная	1845	66	149	35	104	114	1371

* Не приведена численность видов с андродиэзией и триэзией. ** Приведены абсолютные значения численности разных половых форм.

денции), опыление ветром и образование мелких невзрачных цветков, собранных в соцветия, протогиния (в данном случае более раннее начало функционирования пестичных цветков) [Sakai, Weller, 1999]. Именно такое сочетание признаков и обнаруживается у представителей семейств *Betulaceae*, *Fagaceae* и *Salicaceae*.

Полудревесные растения, как и древесные, не отличаются большим разнообразием половых форм растений: у них встречается гино- и моноэция, гино- и дизэция. Полукустарники и полукустарнички с моноэцией и гиномоноэцией в большинстве случаев представлены видами двух семейств – *Asteraceae* и *Chenopodiaceae*. Полудревесные виды, обладающие дизэцией, характерны для сем. *Rosaceae*, а гинодизэцией – для семейств *Lamiaceae* и *Dipsacaceae*.

Наиболее широкий спектр разнообразия половых форм наблюдается у наземных трав: поли- и монокарпические травянистые растения обладают всеми возможными вариантами полового полиморфизма, описанного у двудольных растений флоры Сибири. Среди поликарпических травянистых видов наиболее часто встречаются гиномоноэцичные (сем. *Asteraceae*), гинодизэцичные (сем. *Lamiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Geraniaceae*, *Scrophulariaceae* и т. д.), реже встречаются моноэцичные (сем. *Euphorbiaceae*), андромоноэцичные (сем. *Ariaceae*, *Rubiaceae*), дизэцичные (сем. *Polygonaceae*, *Rosaceae*) растения. У монокарпических трав чаще всего встречается гиномоноэция (сем. *Asteraceae*, *Chenopodiaceae*), реже – моноэция (сем. *Chenopodiaceae*) и гинодизэция (сем. *Caryophyllaceae*). Детальные исследования распространения и встречаемости гинодизэции в рамках мировой флоры [Демьянова, 1985; Годин, Демьянова, 2013] показали, что в умеренной зоне Северного полушария наиболее тесно с гинодизэцией ассоциируются энтомофильное опыление, умеренный климат, многолетние травянистые растения (особенно в сем. *Lamiaceae*), трехклеточная зрелая пыльца и т. д.

Большое разнообразие половых типов и форм связано, скорее всего, с более широкой нормой реакции травянистых растений по сравнению с древесными: травы распространены шире и встречаются во всех известных зонах и поясах Земного шара, хотя не

во всех зонах доминируют в биологическом спектре флор. Однако в умеренной зоне Северного полушария наблюдается численное господство разнообразных вариантов травянистых жизненных форм, что базируется на огромном спектре приспособлений для существования и устойчивого поддержания в разных экологических и географических условиях. Это проявляется в большей таксономической представленности травянистых растений среди цветковых, чем древесных, в большем разнообразии жизненных форм у наземных трав и приспособлений в системе размножения, как семенного, так и вегетативного.

Противоположная ситуация отмечается в отделе водных трав, где описано всего три половых формы: моноэция, гиномоноэция и гинодизэция. Водные травы с однополыми цветками на одной особи встречаются в сем. *Callitrichaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Haloragaceae*. Широкое распространение моноэции у водных трав объясняется существованием тесной связи между данной жизненной и половой формами. Многим водным растениям свойственна анемофилия или гидрофилия и половая дифференциация в форме моноэции [Yampolsky, Yampolsky, 1922]. Особенно ярко такой комплекс признаков проявляется у однодольных растений. У двудольных такой комплекс признаков характерен именно для сем. *Callitrichaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Haloragaceae*.

Изучение связей между половой дифференциацией и другими исследованными эколого-биологическими особенностями растений показало, что причина неравномерной встречаемости раздельнополых таксонов в разных комплексах видов обусловлена тесной ассоциацией между половой экспрессией и размерами ареалов.

Типы ареалов. Анализ данных табл. 2 показывает неравномерное распределение раздельнополых и гермафродитных растений, обладающих разным географическим распространением. Наиболее часто раздельнополые растения встречаются среди видов с циркумполярными и евразийскими ареалами – 37,6 и 35,2 % соответственно. Наоборот, среди видов с азиатско-американскими и эндемичными ареалами доля негермафродитных растений крайне мала и составляет всего 10,8 и

10,9 % соответственно. Виды с азиатскими ареалами занимают промежуточное положение между двумя этими группами. Объясняется это тем, что среди видов с широким ареалом преобладают представители семейств, в которых доля негермафродитных растений велика: Asteraceae (43,5 % от общей численности видов с половой экспрессией), Caryophyllaceae (42,5 %), Chenopodiaceae (66,7 %), Salicaceae (100 %), Lamiaceae (41,2 %), Campanulaceae (21,2 %) и Rubiaceae (28,6 %). Противоположная ситуация отмечается у видов с азиатско-американскими и эндемичными ареалами: доминируют семейства, представители которых образуют только обоеполые или очень редко однополые цветки – Fabaceae (99,7 % видов с гермафродитными цветками), Boraginaceae (98,1 %), Brassicaceae (97,9 %), Scrophulariaceae (96,4 %), Saxifragaceae (85,7 %), Papaveraceae (100 %), Rosaceae (89,4 %) и др.

Можно предполагать, что половой полиморфизм выполняет роль дополнительного адаптивного фактора наряду с другими, расширяя норму реакции вида и позволяя ему заселять новые местообитания, в которых существование растений с гермафродитными цветками может быть затруднено.

В свою очередь, представленность половой экспрессии в остальных комплексах видов – по степени увлажнения, пояснo-зональных группах, флористических провинциях – всецело зависит от встречаемости и обилия видов с разными типами ареалов.

Экологические группы по степени увлажнения. Рядом исследователей показано, что степень проявления половой дифференциации и половая структура популяций у растений тесно зависит от степени увлажнения местообитания [Шереметьев, 1983; Демьянова, 1990]. Анализ распределения половых форм у двудольных растений по экологическим группам и степени увлажнения показал неравномерный его характер: наиболее редко раздельнополые растения встречаются среди ксерофитов (19,4 %). В направлении ксерофиты – мезофиты – гигрофиты – гидрофиты доля негермафродитных растений закономерно увеличивается и у последних достигает своего максимума – 31,1 %. Такое неравномерное распространение раздельнополых и гермафродитных растений по наше-

му мнению связано с неодинаковой представленностью среди них видов с разными типами ареалов, особенно с эндемичными. Например, 25,7 % ксерофитов обладают эндемичными ареалами, и только 1,7 % имеют циркумполярное распространение, в то время как среди гидрофитов 54,5 % характеризуются циркумполярными ареалами.

Поясно-зональные группы. Неравномерное распределение половых форм, наблюдающееся в группах по степени увлажнения, приводит и к неравномерному распределению раздельнополых и гермафродитных растений по разным пояснo-зональным группам (см. табл. 2). Наиболее низкая доля негермафродитных растений отмечается в степных, высокогорных, арктических и гипарктических сообществах (20,1–21,2 %), самая высокая – в лесостепных и азональных (29,3–31,9 %). На аналогичную закономерность указывали и другие исследователи [Сидорский и др., 1984]. Анализ данных показал, что неравномерное распределение видов с половой дифференциацией у растений разных пояснo-зональных комплексов связано с неодинаковой встречаемостью среди них видов с различными типами ареалов. Так, например, 23,2 % видов степного пояса имеют эндемичные ареалы, и только 2,3 % – циркумполярные. Напротив, 28,7 % видов азонального комплекса характеризуются циркумполярными ареалами, и только 7,1 % – эндемичными.

Флористические провинции. В литературе неоднократно обсуждался вопрос о роли раздельнополых видов в отдельных флорах земного шара. Анализ литературных источников свидетельствует о разном соотношении половых форм в пределах флористических регионов, хотя растения с гермафродитными цветками везде преобладают. Доля раздельнополых видов во флорах закономерно уменьшается с увеличением географической широты региона, что отчетливо прослеживается на примере диэции (наиболее полный обзор приведен А. К. Sakai и S. G. Weller [1999]). По всей видимости, увеличение доли раздельнополых растений по направлению к тропикам объясняется следующим. Максимальная частота встречаемости видов с половой экспрессией (чаще всего в форме диэции) отмечается именно у древесных расте-

ний, которые доминируют только в условиях влажных экваториальных лесов.

Средний уровень (24,5 %) половой дифференциации, выявленный для флоры двудольных растений в Сибири, характеризует не каждую флористическую провинцию. Наиболее высокая частота встречаемости видов с негермафродитными цветками (37,3 %) отмечается в Урало-Западно-Сибирской провинции, минимальная (25,6 %) – в Байкальской гемибореальной провинции. Анализ встречаемости половой экспрессии во флористических провинциях Сибири показал, что доля раздельнополюх видов зависит от степени эндемизма конкретной провинции. Чем выше число эндемичных видов, встречающихся в флористической провинции, тем ниже доля видов с однополыми цветками. Так, в Урало-Западно-Сибирской бореальной провинции с самой высокой долей раздельнополюх видов, доля видов с эндемичными ареалами крайне мала (0,2 %). Напротив, в Байкальской гемибореальной провинции с самой низкой частотой негермафродитных видов отмечается высокая степень эндемизма – 10,9 %. Объясняется это тем, что, как было показано, именно среди эндемичных видов наиболее редко встречаются раздельнополюе растения.

Половые формы. У видов и подвидов двудольных растений с половой дифференциацией представлены семь вариантов половых форм (перечислены в порядке уменьшения встречаемости): гиномоноэция, гинодиэция, диэция, моноэция, андромоноэция, андродиэция и триэция.

Моноэция. Группа моноэцичных растений насчитывает 124 вида, что составляет 3,6 % от всех двудольных видов флоры.

Согласно сводке С. Yampolsky, Н. Yampolsky [1922], однодомные растения составляют около 4,0 % видов в рамках двудольных мировой флоры. В немногих изученных ботанико-географических районах доля моноэцичных видов может быть иной. Например, во вторичных листопадных лесах Венесуэлы выявлено около 2,0 % однодомных растений [Jaimes, Ramirez, 1999]. В тропических листопадных лесах Мексики доля моноэцичных видов значительно выше – 17,6 % [Tabla, Bullock, 2002]. В двух локальных флорах на Урале частота встречаемости моноэции в процентном отношении близка к полученным

нами данным: 2,5–4,1 % у двудольных видов [Демьянова, 2011].

Группа моноэцичных растений включает представителей 11 семейств. Подавляющее большинство моноэцичных видов относятся к семействам Euphorbiaceae (34 вида), Chenopodiaceae (26), Asteraceae (25) и Betulaceae (17). Среди моноэцичных видов явно преобладают травянистые поликарпические (48 видов) и монокарпические растения (39). Древесные формы представлены 19 видами, доля водных трав невелика (10 видов).

Гиномоноэция. В Сибири эта половая форма встречается у 268 видов из девяти семейств, что составляет 7,8 % от всего видового состава двудольных растений флоры.

В рамках мировой флоры среди двудольных растений насчитывается около 6,5 % видов, обладающих гиномоноэцией. Однако в пределах разных флор частота встречаемости данной половой формы сильно варьирует. Например, в сухих полулистопадных лесах Мексики встречается примерно 1,6 % гиномоноэцичных видов [Bullock, 1985], а в вечнозеленых зарослях склерофильных кустарников Капской области Африки их насчитывается около 7,1 % [Steiner, 1988]. Согласно данным Е. И. Демьяновой [2011], в пределах флор Троицкого лесостепного и Кунгурского заповедников на Урале доля видов с гиномоноэцией составляет 6,2–7,4 %.

Абсолютное большинство гиномоноэцичных видов относится к сем. Asteraceae (201 вид), второе место занимает сем. Chenopodiaceae (52 вида). На долю остальных семи семейств приходится 15 видов. В сем. Asteraceae гиномоноэция широко распространена и является вполне устойчивым систематическим признаком. Наибольшее число гиномоноэцичных видов среди астровых зарегистрировано в роде *Artemisia* (58 видов). Большая часть гиномоноэцичных растений принадлежит к травянистым многолетним (150 видов) и малолетним растениям (84), к полудревесным формам – 33 вида, а среди древесных гиномоноэция как половая форма не встречается.

Андромоноэция. Эта половая форма обнаружена у 67 видов из пяти семейств, что составляет 1,9 % от общего числа двудольных растений флоры Сибири. В рамках мировой флоры среди двудольных растений андромоноэция встречается достаточно редко – 0,5 %

[Yampolsky, Yampolsky, 1922]. Тем не менее в разных флорах доля андромоноэции сильно варьирует. В сухих полулистопадных лесах Мексики частота андромоноэцичных видов составляет около 2,0 % [Bullock, 1985], а во вторичных листопадных лесах Венесуэлы значительно выше – 13,6 % [Ruiz-Zapata, Arroyo, 1978].

Наибольшее число андромоноэцичных видов отмечено у представителей сем. Ариасеае (50 видов). Андромоноэция распространена у зонтичных более широко, чем отражено в исследованиях систематического и флористического характера. Такие растения представлены преимущественно травянистыми многолетниками (53 вида), доля малолетних растений с такой половой формой невелика – 15,2 % (10 видов).

Диэция. Число диэцичных видов среди двудольных растений Сибири составляет 157 (4,6 %), и в процентном отношении близко к цифрам, указанным С. Yampolsky и Н. Yampolsky [1922] для мировой флоры. Однако подобная частота встречаемости двудомных растений характеризует далеко не каждую флору. Так, в сухих лесах и зарослях склерофильных кустарников Бразилии доля диэции составляет 2,7 % [Machado et al., 2006], в то время как в аazonальном тропическом лесу Юго-Западного Китая – 25,1 % [Chen, Li, 2008].

Для территории Сибири диэция отмечена в 20 семействах. Более половины диэцичных видов относится к сем. Salicaceae (84 вида). Диэция свойственна видам сем. Asteraceae (15 видов), Rosaceae (11 видов), Polygonaceae (9 видов) и Caryophyllaceae (8 видов). На долю диэцичных древесных видов (деревьев, кустарников и кустарничков) приходится 62,4 % (98 видов), многолетних травянистых растений – 30,6 % (48 видов), травянистых малолетников – 4,5 % (7 видов).

Гинодиэция. Женская диэция обнаружена у 219 видов (6,4 %) из 23 семейств. Доля гинодиэцичных видов очень редко указывается исследователями в рамках разных флор, что связано с включением данной половой формы в состав широко понимаемой группы диэцичных растений (собственно диэцичные, гино- и андродиэцичные виды). Согласно последним данным [Годин, Демьянова, 2013], в рамках мировой флоры насчитывается

1126 гинодиэцичных видов, наиболее распространенных в умеренной зоне северного полушария. Так, в пределах двух локальных флор на территории Урала доля видов с гинодиэцией варьирует от 10,8 до 11,9 % [Демьянова, 2011].

Наибольшее число гинодиэцичных видов сосредоточено в сем. Caryophyllaceae – 64 вида из 24 родов. На втором месте находится сем. Lamiaceae (62 вида из 20 родов). Гинодиэция широко распространена в сем. Geraniaceae, Asteraceae, Campanulaceae. По характеру жизненных форм подавляющее большинство гинодиэцичных растений относится к травянистым многолетникам – 72,4 % (155 видов). Среди малолетних травянистых и полудревесных растений число видов с такой половой формой невелико – 17,8 % (38 видов) и 6,5 % (14 видов) соответственно.

Андродиэция. Эта половая форма зарегистрирована у четырех видов из трех семейств: Rosaceae (2 вида), Caryophyllaceae и Saxifragaceae (по 1 виду). По литературным данным андродиэция как форма половой дифференциации встречается крайне редко [Yampolsky, Yampolsky, 1922; Демьянова, 1990]. Вероятно, именно по этой причине наличие ее в природе вызывало сомнение у целого ряда исследователей, начиная с Ч. Дарвина [Darwin, 1877]. Все андродиэцичные виды у двудольных растений относятся к травянистым многолетникам.

Триэция. Эта половая форма чрезвычайно редка среди покрытосеменных [Yampolsky, Yampolsky, 1922]. На территории Сибири триэция выявлена у пяти видов из четырех семейств: Polygonaceae (2 вида), Asteraceae, Caryophyllaceae и Rosaceae (по 1 виду). Все триэцичные виды относятся к травянистым многолетникам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У 844 видов и подвидов (24,6 %) из 3435 флоры двудольных растений Сибири выявлено семь вариантов половой дифференциации: гиномоноэция (268 видов, 7,8 %), гинодиэция (219 видов, 6,4 %), диэция (157 видов, 4,6 %), моноэция (124 вида, 3,6 %), андромоноэция (67 видов, 1,9 %), триэция (5 видов, 0,1 %) и андродиэция (4 вида, 0,1 %). Из

94 семейств двудольных растений 15 включают виды только с однополыми цветками: *Amaranthaceae*, *Betulaceae*, *Euphorbiaceae*, *Salicaceae*, *Urticaceae* и др. У представителей класса двудольных на территории Сибири чётко прослеживается связь между половой экспрессией растений и жизненными формами, типами ареалов, экологическими группами по степени увлажнения, а также выявлена неравномерная встречаемость раздельнополых растений в флористических провинциях Сибири. Основная причина неравномерной встречаемости раздельнополых таксонов в разных комплексах видов – тесная связь между половой экспрессией и размерами ареалов: у видов с эндемичными ареалами наиболее редко встречается половая дифференциация.

ЛИТЕРАТУРА

- Безделев А. Б., Безделева Т. А. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России. Владивосток, 2006. 296 с.
- Годин В. Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.
- Годин В. Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Lamiidae* в Сибири. Обзор литературы // Растительный мир Азиатской России. 2011. № 2 (8). С. 49–53.
- Годин В. Н. Анализ полового полиморфизма растений подкласса *Rosidae* в Сибири // Сиб. экол. журн. 2012а. № 3. С. 453–460. [Godin V. N. Analysis of sexual polymorphism of the plant from subclass *Rosidae* in Siberia // *Contemporary Problems of Ecology*. 2012а. Vol. 5, N 3. P. 337–342.]
- Годин В. Н. Половой полиморфизм у представителей подклассов *Hamamelididae* и *Dilleniidae* в Сибири: обзор литературы // Вестн. Тверского ун-та. Сер. биология и экология. 2012б. Вып. 26, № 16. С. 95–106.
- Годин В. Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Asteridae* в Сибири. Обзор литературы // Вестн. Том. ун-та. 2012в. № 364. С. 207–211.
- Годин В. Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Caryophyllidae* в Сибири. Обзор литературы // Растительный мир Азиатской России. 2013а. № 2 (12). С. 55–60.
- Годин В. Н. Половой полиморфизм видов растений подклассов *Magnoliidae* и *Ranunculidae* в Сибири. Обзор литературы // Изв. высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2013б. № 2. С. 70–77.
- Годин В. Н., Демьянова Е. И. О распространении гинодиэзии у цветковых растений // Ботан. журн. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
- Демьянова Е. И. Половой полиморфизм цветковых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1990. Т. 2. 112 с.
- Демьянова Е. И. Распространение гинодиэзии у цветковых растений // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
- Демьянова Е. И. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья) // Там же. 2011. Т. 96, № 10. С. 1297–1315.
- Конспект флоры Сибири: сосудистые растения. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 362 с.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Мальшев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.
- Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 424 с.
- Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Сидорский А. Г., Правдин В. В., Деев С. В. Характеристика флоры европейской части СССР с связи с полом и жизненной формой растений // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 8. С. 1011–1018.
- Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 439 с.
- Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988а. Т. 1. 199 с. 1990а. Т. 2. 361 с. 1990б. Т. 3. 279 с. 1987. Т. 4. 247 с. 1992. Т. 5. 311 с. 1993. Т. 6. 309 с. 1994а. Т. 7. 311 с. 1988б. Т. 8. 199 с. 1994а. Т. 9. 279 с. 1996а. Т. 10. 253 с. 1997а. Т. 11. 296 с. 1996б. Т. 12. 207 с. 1997б. Т. 13. 472 с. 2004. Т. 14. 188 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья-95, 1995. 990 с.
- Шереметьев С. Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
- Bullock S. H. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico // *Biotropica*. 1985. Vol. 17, N 4. P. 287–301.
- Chen X.-S., Li Q.-J. Sexual systems and ecological correlates in an azonal tropical forests, SW China // *Ibid*. 2008. Vol. 40, N 2. P. 160–167.
- Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. L., 1877. 352 p.
- Jaimes I., Ramirez N. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat, and pollination specificity // *Plant Syst. Evol.* 1999. Vol. 215, N 1. P. 23–36.
- Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898а. Bd. I. 400 S. 1898b. Bd. II. T. I. 696 S. 1899. Bd. II. T. II. 705 S. 1904. Bd. III. T. I. 570 S. 1905. Bd. III. T. II. 598 S.
- Machado I. C., Lopez A. V., Sazima M. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the caatinga, a Brazilian tropical dry forest // *Ann. Bot.* 2006. Vol. 97 N 2. P. 277–287.
- Renner S. S., Ricklefs R. E. Dioecy and its correlates in flowering plants // *Amer. J. Bot.* 1995. Vol. 82, N 5. P. 596–606.
- Ruiz-Zapata T., Arroyo M. T. K. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela // *Biotropica*. 1978. Vol. 10, N 3. P. 221–230.
- Sakai A. K., Weller S. G. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, bio-

- geographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches // Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer, 1999. P. 1–31.
- Steiner K. E. Dioecism and its correlates in the Cape flora of South Africa // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75, N 11. P. 1742–1754.
- Tabla V. P., Bullock S. La polinización en la selva tropical de Chamela // Historia natural de Chamela. Mexico: Instituto de Biología, UNAM, 2002. P. 499–515.
- Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora // Bibl. Genetica. 1922. Vol. 3. P. 1–62.

Sexual Polymorphism in Dicotyledonous Plants in Siberia

V. N. GODIN

*Moscow State Pedagogical University
129164, Moscow, Kibalchicha str. 6, bild. 5
E-mail: godinvn@yandex.ru*

The study concerned 24.6 % (844 species and sub-species) of flowering plants of Magnoliopsida in Siberia. Seven forms of sexual differentiation were found among these species: gynomonoecey (268 species, 7.8 %), gynodioecy (219 species, 6.4 %), dioecy (157 species, 4.6 %), monoecy (124 species, 3.6 %), andromonoecy (67 species, 1.9 %), trioecy (5 species, 0.1 %), and androdioecy (4 species, 0.1 %). Fifteen out of ninety-four dicot families only had species with unisexual flowers: Amaranthaceae, Betulaceae, Euphorbiaceae, Salicaceae, Urticaceae etc. We found an association between sexual expression among dicot plants and life forms, the types of areas, environmental groups in the degree of hydration and lap-zonal groups. It was shown that the incidence of irregular non-hermaphroditic plants in different ecological and biological groups and floristic provinces of Siberia directly depended on the frequency of occurrence of these species in the endemic areas.

Key words: sexual differentiation, Magnoliopsida, Siberia.