

УДК 57.017.5: 581.9

## ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДКЛАССОВ NAMAMELIDIDAE И DILLENIIDAE В СИБИРИ: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В.Н. Годин

Московский педагогический государственный университет

Для всех растений подкласса Namamelididae в Сибири (19 видов) характерна моноэция. У 26,2% (140 видов и подвидов) растений подкласса Dilleniidae в Сибири встречается 4 формы половой дифференциации: моноэция, гиномоноэция, гинодиэция и диэция. Самая распространенная половая форма у растений в подклассе Dilleniidae – диэция (94 вида, 17,6%). Из 19 семейств подкласса Dilleniidae 6 семейств включают виды только с половой дифференциацией: *Cannabaceae*, *Cucurbitaceae*, *Empetraceae*, *Euphorbiaceae*, *Salicaceae* и *Urticaceae*. У растений подкласса Dilleniidae в Сибири выявлена связь между половой дифференциацией и жизненными формами, вегетативной подвижностью, экологическими группами по степени увлажнения и поясно-зональными группами растений.

**Ключевые слова:** половая дифференциация, *Namamelididae*, *Dilleniidae*, Сибирь.

**Введение.** Диэция (двудомность) характеризуется наличием в популяциях одного и того же вида мужских особей, несущих только тычиночные цветки, и женских с однополыми пестичными цветками. По мнению ряда исследователей, диэция и моноэция – одни из самых распространенных форм негермафродитных растений [12; 51; 54 и др.]. По данным S. S. Renner и R. E. Ricklefs [51] из 365 семейств цветковых растений 157 являются диэцичными и 132 – моноэцичными. Диэция более распространена среди двудольных родов и видов, чем среди однодольных и приурочена главным образом к примитивным подклассам и надпорядкам. Моноэция, наоборот, в большей степени свойственна однодольным растениям, в меньшей степени – двудольным.

Однако, мало что известно о приуроченности разнообразных вариантов половой дифференциации к разным таксонам цветковых растений, о характере их распространения внутри отдельных семейств особенно на территории Сибири. В связи с этим целью работы было выявление видов с половым полиморфизмом и анализ взаимосвязей половой дифференциации с биологическими и экологическими их особенностями на примере представителей подклассов Dilleniidae и Namamelididae в Сибири.

**Материал и методика.** К подклассу Hamamelididae в Сибири относятся 2 порядка, 2 семейства, 5 родов и 19 видов, к подклассу Dilleniidae – 14 порядков, 19 семейств, 134 рода и 534 вида и подвида [10]. Список видов и подвигов для исследования основан на [10] и [29–34]. Для каждого вида и подвида указаны следующие характеристики: половая дифференциация, жизненная форма, вегетативная подвижность, тип ареала, поясно-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению. Жизненные формы, типы ареалов, поясно-зональные группы, экологическая приуроченность видов приведены по [2; 13–15; 20; 21; 23; 28]. Жизненные формы классифицированы по системе И.Г. Серебрякова [24] и выделены соответственно: древесные, полудревесные растения, наземные (поликарпические и монокарпические) и водные травы. Для выявления особенностей структуры жизненных форм у видов крупных родов использованы данные литературы [1; 4; 8; 26]. Выделены пять типов ареалов (циркумполярные, евразийские, азиатско-американские, азиатские, эндемики и гемиэндемики) и пять экологических групп растений по степени увлажнения (ксерофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты). Для всех видов и подвигов определена поясно-зональная группа: степные, лесостепные, бореальные, высокогорные, арктические и гипарктические, аazonальные.

В приведенном ниже списке семейства, роды и виды внутри семейства расположены по алфавиту. Для каждого вида указана его половая дифференциация. Если вид характеризуется половым полиморфизмом, то приведены авторы, описавшие ту или иную форму половой дифференциации, а варианты половой дифференциации перечислены по степени уменьшения их встречаемости.

Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставлении частот видов с половой дифференциацией использован критерий  $\chi^2$  [9]. Величина  $\chi^2$  вычисляется по формуле:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^m \frac{(n_{ij} - \tilde{n}_{ij})^2}{\tilde{n}_{ij}},$$

где  $\tilde{n}_{ij}$  – ожидаемые численности, определяемые как  $\tilde{n}_{ij} = (N_i * n_j) / N$  (здесь  $N = N_1 + N_2 + \dots + N_k$ ,  $n_j = n_{1j} + n_{2j} + \dots + n_{kj}$ ).  $k$  – общее число выборок,  $n_{ij}$  – численность фенотипа  $j$  в  $i$ -выборке,  $N_i$  – объем  $i$ -выборки,  $N$  – суммарная численность всех  $k$ -выборок,  $n_j$  – суммарная численность фенотипа  $j$  во всех  $k$  выборках. Число степеней свободы вычисляется по формуле  $df = (k - 1) * (m - 1)$ , где  $k$  – число сравниваемых выборок, а  $m$  – общее число разных фенотипов. Статистическая обработка материала

проведена с помощью программы Statistica 8.0.

**Результаты и обсуждение.** Анализ половой дифференциации у представителей подкласса Hamamelididae в Сибири показывает, что все 19 видов из двух семейств *Betulaceae* и *Fagaceae* образуют только однополые цветки в пределах одной особи (моноэция) (табл. 1).

Из 534 видов подкласса Dilleniidae в Сибири для 140 видов (26,2%) характерны негермафродитные цветки. Среди видов этого подкласса с половым полиморфизмом наиболее часто встречаются диэцичные (94 вида, 17,6%) и моноэцичные (39 видов, 7,3%). Остальные варианты половых форм распространены намного реже и представлены: гинодиэцией (5 видов, 0,9%) и гиномоноэцией (2 вида, 0,4%).

На уровне семейств в 8 из 19 (42,1%) встречаются таксоны с разными вариантами половой дифференциации. В 6 семействах на территории Сибири встречаются виды только с половой дифференциацией: *Cannabaceae*, *Cucurbitaceae*, *Empetraceae*, *Euphorbiaceae*, *Salicaceae* и *Urticaceae*. В трех из этих семействах все виды имеют только один тип полового полиморфизма – диэцию (*Cannabaceae*, *Empetraceae* и *Salicaceae*).

В пяти семействах наблюдаются разнообразные варианты половой экспрессии. В семействах *Cucurbitaceae* и *Euphorbiaceae* встречаются моно- и диэцичные виды. Для видов семейства *Urticaceae* характерны три типа половых форм растений: гиномоноэция, моно- и диэция. В семействе *Brassicaceae* описаны гиномоно- и гинодиэцичные виды.

Из 134 родов подкласса Dilleniidae в Сибири в 20 (14,9%) отмечены виды с половым полиморфизмом. К родам, все виды которых в Сибири образуют однополые цветки, относятся: *Actinostemma*, *Bryonia*, *Cannabis*, *Chosenia*, *Echinocystis*, *Empetrum*, *Euphorbia*, *Humulus*, *Parietaria*, *Pilea*, *Populus*, *Salix*, *Securinega*, *Thladiantha* и *Urtica*.

Изучение взаимосвязей половой дифференциации растений с их биологическими и экологическими особенностями может способствовать решению ряда важных вопросов проблемы пола у растений. Один из них – выяснение эволюционных причин разделения полов у растений. До настоящего времени среди исследователей нет единого мнения по этому вопросу, хотя многие считают, что разделение полов – действенное средство, обеспечивающее ксеногамию у растений [35; 44; 53 и др.]. Процесс половой дифференциации наиболее выражен среди древесных растений (табл. 2). Ещё Ч. Дарвин [39] первый обратил внимание на более высокую частоту встречаемости раздельнополых растений среди древесных видов. Позднее на аналогичную зависимость указывали и другие исследователи [40; 52 и др.]. Как показывает анализ литературы, связано это с тем, что в умеренных широтах северного

полушария встречаются моноэичные виды семейств *Betulaceae* и *Fagaceae* и большое число дизичных представителей семейства *Salicaceae*, имеющих различные варианты древесных жизненных форм: одно- и многоствольные деревья, аэро- и геоксильные кустарники, кустарнички.

Т а б л и ц а 1

Характер распространения вариантов половой дифференциации у представителей подклассов Hamamelididae и Dilleniidae в Сибири

| Семейство              | Виды  |
|------------------------|---|
| Подкласс Hamamelididae |   |
| <i>Betulaceae</i>      | <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn. [M], <i>A. hirsuta</i> (Spach) Turcz. ex Rupr. [M], <i>A. incana</i> (L.) Moench [M], <i>Betula alba</i> L. [M], <i>B. davurica</i> Pall. [M], <i>B. divaricata</i> Ledeb. [M], <i>B. exilis</i> Sukacz. [M], <i>B. fruticosa</i> Pall. [M], <i>B. fusca</i> Pall. ex Georgi [M], <i>B. lanata</i> (Regel) V. Vassil. [M], <i>B. microphylla</i> Bunge [M], <i>B. nana</i> L. [M], <i>B. pendula</i> Roth [M], <i>B. platyphylla</i> Sukacz. [M], <i>B. rotundifolia</i> Spach [M], <i>Corylus heterophylla</i> Fisch. ex Trautv. [M], <i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar. [M] [49]  |
| <i>Fagaceae</i>        | <i>Quercus mongolica</i> Fisch. ex Ledeb. [M], <i>Q. robur</i> L. [M] [50].   |
| Подкласс Dilleniidae   |   |
| <i>Brassicaceae</i>    | <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh. [ГМ] (для <i>Stenophragma thaliana</i> Celak., [41]), <i>Berteroa incana</i> (L.) DC. [ГД] [6], <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik. [ГД, ГМ] [41], <i>Cardamine amara</i> L. [ГД, ГМ] [39; 41], <i>C. pratensis</i> L. [ГД] [46]   |
| <i>Cannabaceae</i>     | <i>Cannabis sativa</i> L. [Д], <i>Humulus lupulus</i> L. [Д] [45]   |
| <i>Cucurbitaceae</i>   | <i>Actinostemma lobatum</i> (Maxim.) Maxim. ex Franch. & Savat. [M] [47], <i>Bryonia alba</i> L. [M] [45], <i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. & Gray [M], <i>Thladiantha dubia</i> Bunge [Д] [47]  |
| <i>Empetraceae</i>     | <i>Empetrum nigrum</i> L. [Д] [45].   |
| <i>Euphorbiaceae</i>   | <i>Euphorbia alpina</i> C. A. Mey. [M], <i>E. altaica</i> C. A. Mey. [M], <i>E. andrachnoides</i> Schrenk [M], <i>E. borealis</i> Baikov [M], <i>E. caesia</i> Kar. et Kir. [M], <i>E. cyparissias</i> L. [M], <i>E. dahurica</i> Peschkova [M], <i>E. esula</i> L. [M], <i>E. falcata</i> L. [M], <i>E. fischeriana</i> Steud. [M], <i>E. gerardiana</i> Jacq. [M], <i>E. helioscopia</i> L. [M], <i>E. jenesseiensis</i> Baikov [M], <i>E. karoii</i> Freyn [M], <i>E. kirimzjulica</i> Stepanov [M], <i>E. korshinskyi</i> Geltm. [M], <i>E. latifolia</i> C. A. Mey. [M], <i>E. lenensis</i> Baikov [M], <i>E. leoncroizatii</i> (Hurusawa) Oudejans [M], <i>E. lucida</i> Waldst. & Kit. [M], <i>E. lutescens</i> Ledeb. [M], <i>E. maackii</i> Meinsh. [M], <i>E. macrorhiza</i> C. A. Mey. [M], <i>E. microcarpa</i> (Prokh.) Kryl. [M], <i>E. mongolica</i> Prokh. [M], <i>E. potaninii</i> Prokh. [M], <i>E. pseudochamaesyce</i> C. A. Mey. [M], <i>E. rossica</i> P. Smirn. [M], <i>E. rupestris</i> C. A. Mey. [M], <i>E. sajanensis</i> (Boiss.) Baikov [M], <i>E. semivillosa</i> Prokh. [M], <i>E. tshuiensis</i> (Prokh.) Serg. [M], <i>E. uralensis</i> Fisch. ex Link [M], <i>E. virgata</i> Waldst. & Kit. [M] (для видов рода <i>Euphorbia</i> L.), <i>Securinega suffruticosa</i> (Pall.) Rehd. [Д] [48] |

|                      |   |
|----------------------|---|
| <i>Salicaceae</i>    | <p><i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) A. Skvorts. [Д], <i>Populus alba</i> L. [Д],<br/> <i>P. laurifolia</i> Ledeb. [Д], <i>P. nigra</i> L. [Д], <i>P. suaveolens</i> Fisch. [Д],<br/> <i>P. tremula</i> L. [Д], <i>Salix abscondita</i> Laksch. [Д],<br/> <i>S. acutifolia</i> Willd. [Д, М] [43], <i>S. alata</i> Kar. &amp; Kir. ex Stschegl. [Д],<br/> <i>S. alaxensis</i> Cov. [Д] [26], <i>S. alba</i> L. [Д, М] [16],<br/> <i>S. alexii-skvortzovii</i> A. Khokhr. [Д] [26],<br/> <i>S. arbuscula</i> L. [Д, М] [16], <i>S. arctica</i> Pall. [Д] [26], <i>S. aurita</i> L. [Д, М]<br/> [16], <i>S. bebbiana</i> Sarg. [Д], <i>S. berberifolia</i> Pall. [Д], <i>S. boganidensis</i><br/> Trautv. [Д], <i>S. brachypoda</i> (Trautv. &amp; C. A. Mey.) Kom. [Д], <i>S. brayi</i><br/> Ledeb. [Д] [26], <i>S. caprea</i> L. [Д, М] [22], <i>S. cardiophylla</i> Trautv. &amp; C.<br/> A. Mey. [Д] [26], <i>S. cinerea</i> L. [Д, М] [11], <i>S. coesia</i> Vill. [Д],<br/> <i>S. darpirensis</i> Jurtz. &amp; A. Khokhr. [Д] [26], <i>S. dasyclados</i> Wimm. [Д, М]<br/> [16], <i>S. divaricata</i> Pall. [Д], <i>S. dshugdshurica</i> A. Skvorts. [Д],<br/> <i>S. erythrocarpa</i> Kom. [Д], <i>S. fimbriata</i> (A. Skvorts.) Czer. [Д] [26],<br/> <i>S. fragilis</i> L. [Д, М] [16], <i>S. fuscescens</i> Anderss. [Д], <i>S. glauca</i> L. [Д],<br/> <i>S. gordejewii</i> Chang &amp; Skvorts. [Д] [26], <i>S. hastata</i> L. [Д, М] [16],<br/> <i>S. jennisseensis</i> (Fr. Schmidt) B. Floder. [Д], <i>S. jurtzevii</i> A. Skvorts [Д],<br/> <i>S. khokhriakovii</i> A. Skvorts. [Д], <i>S. kochiana</i> Trautv. [Д], <i>S. krylovii</i><br/> E. Wolf [Д], <i>S. lanata</i> L. [Д], <i>S. lapponum</i> L. [Д] [26], <i>S. ledebouriana</i><br/> Trautv. [Д, М, ТМ] [3], <i>S. microstachya</i> Turcz. ex Trautv. [Д],<br/> <i>S. miyabeana</i> Seemen [Д] [26], <i>S. myrsinifolia</i> Salisb. [Д, ТМ] [17],<br/> <i>S. myrsinites</i> L. [Д] [26], <i>S. myrtilloides</i> L. [Д, М] [16, 19], <i>S. nasarovii</i><br/> A. Skvorts. [Д, М] [3], <i>S. nipponica</i> Franch. &amp; Savat. [Д], <i>S. nummularia</i><br/> Anderss. [Д] [26], <i>S. pentandra</i> L. [Д, М] [16], <i>S. phlebophylla</i> Anderss.<br/> [Д] [26], <i>S. phylicifolia</i> L. [Д, М] [16], <i>S. polaris</i> Wahlenb. [Д, М, ТМ],<br/> <i>S. pseudopentandra</i> (B. Floder.) B. Floder. [Д, ГМ] [3],<br/> <i>S. pseudotorulosa</i> (A. Skvorts.) Czer. [Д], <i>S. pulchra</i> Cham. [Д],<br/> <i>S. pyrolifolia</i> Ledeb. [Д] [26], <i>S. rectijulis</i> Ledeb. ex Trautv. [Д, М] [3],<br/> <i>S. recurvigemmis</i> A. Skvorts. [Д] [26], <i>S. reptans</i> Rupr. [Д, М] [3, 19],<br/> <i>S. reticulata</i> L. [Д, М] [16], <i>S. rhamnifolia</i> Pall. [Д, М] [3],<br/> <i>S. richardsonii</i> Hook. [Д], <i>S. rorida</i> Laksch. [Д], <i>S. rosmarinifolia</i> L. [Д],<br/> <i>S. rotundifolia</i> Trautv. [Д], <i>S. sajanensis</i> Nas. [Д], <i>S. saposhnikovii</i> A.<br/> Skvorts. [Д], <i>S. saxatilis</i> Turcz. ex Ledeb. [Д], <i>S. schwerinii</i> E. Wolf [Д],<br/> <i>S. sphenophylla</i> A. Skvorts. [Д], <i>S. taraikensis</i> Kimura [Д] [26],<br/> <i>S. triandra</i> L. [Д, ТМ] [16], <i>S. tschujensis</i> (N. Bolschakov) Baikov [Д],<br/> <i>S. tschuktschorum</i> A. Skvorts. [Д], <i>S. turczaninowii</i> Laksch. [Д],<br/> <i>S. turuchanensis</i> (A. Skvorts. et V. Kuv.) Baikov [Д], <i>S. udensis</i> Trautv.<br/> &amp; C. A. Mey. [Д], <i>S. ustnerensis</i> (N. Bolschakov) Baikov [Д],<br/> <i>S. vestita</i> Pursh [Д] [26], <i>S. viminalis</i> L. [Д, М] [16],<br/> <i>S. vinogradovii</i> A. Skvorts. [Д] [26]</p> |
| <i>Thymelaeaceae</i> | <i>Daphne mezereum</i> L. [ГД] [42]   |
| <i>Urticaceae</i>    | <p><i>Parietaria micrantha</i> Ledeb. [ГМ], <i>Pilea mongolica</i> Wedd. [М]<br/> (для <i>P. viridissima</i> Makino), <i>Urtica angustifolia</i> Fisch. ex Hornem. [Д],<br/> <i>U. cannabina</i> L. [Д, М] [36], <i>U. dioica</i> L. [Д, М] [45],<br/> <i>U. galeopsifolia</i> Wierzb. ex Opiz [Д] [4],<br/> <i>U. sondenii</i> (Simm.) Avror. ex Geltm. [Д] [7], <i>U. urens</i> L. [М] [45]</p>   |

Примечание. М – моноэция, ГМ – гиномоноэция, ТМ – тримonoэция, Д – диэция,  
ГД – гинодиэция.

## Связь разных биологических и экологических характеристик представителей подкласса Dilleniidae с половой дифференциацией

| Характеристики                             | Число видов | Половые формы                  |                |                                 |                |
|--|-------------|--------------------------------|----------------|---------------------------------|----------------|
|  |             | виды с половой дифференциацией |                | виды с гермафродитными цветками |                |
|  |             | $n_{ij}$                       | $\hat{n}_{ij}$ | $n_{ij}$                        | $\hat{n}_{ij}$ |
| Жизненные формы                            |             |                                |                |                                 |                |
| Древесные                                  | 130         | 87                             | 34,1           | 43                              | 95,9           |
| Полудревесные                              | 10          | 0                              | 2,6            | 10                              | 7,4            |
| Наземные травы:                            |             |                                |                |                                 |                |
| Поликарпические                            | 274         | 42                             | 71,8           | 232                             | 202,2          |
| Монокарпические                            | 112         | 11                             | 29,4           | 101                             | 82,6           |
| Водные травы                               | 8           | 0                              | 2,1            | 8                               | 5,9            |
| $\chi^2$ (P)                               |             | <b>149,981</b> (P=0,000)       |                |                                 |                |
| Вегетативная подвижность                   |             |                                |                |                                 |                |
| Вегетативно неподвижные                    | 350         | 82                             | 91,8           | 268                             | 258,2          |
| Вегетативно подвижные                      | 184         | 58                             | 48,2           | 126                             | 135,8          |
| $\chi^2$ (P)                               |             | <b>4,118</b> (P=0,042)         |                |                                 |                |
| Экологические группы по степени увлажнения |             |                                |                |                                 |                |
| Ксерофиты                                  | 104         | 20                             | 27,3           | 84                              | 76,7           |
| Мезоксерофиты и ксеромезофиты              | 90          | 9                              | 23,6           | 81                              | 66,4           |
| Мезофиты                                   | 183         | 47                             | 48,0           | 136                             | 135,0          |
| Гигрофиты                                  | 149         | 64                             | 39,1           | 85                              | 109,9          |
| Гидрофиты                                  | 8           | 0                              | 2,1            | 8                               | 5,9            |
| $\chi^2$ (P)                               |             | <b>39,264</b> (P=0,000)        |                |                                 |                |
| Типы ареалов                               |             |                                |                |                                 |                |
| Циркумпольярные                            | 88          | 14                             | 23,1           | 74                              | 64,9           |
| Евразийские                                | 147         | 39                             | 38,5           | 108                             | 108,5          |
| Азиатско-американские                      | 29          | 8                              | 7,6            | 21                              | 21,4           |
| Азиатские                                  | 218         | 66                             | 57,2           | 152                             | 160,8          |
| Эндемики и гемизндемики                    | 52          | 13                             | 13,6           | 39                              | 38,4           |
| $\chi^2$ (P)                               |             | <b>6,769</b> (P=0,149)         |                |                                 |                |
| Поясно-зональные группы                    |             |                                |                |                                 |                |
| Степные                                    | 123         | 18                             | 32,2           | 105                             | 90,8           |
| Лесостепные                                | 25          | 10                             | 6,6            | 15                              | 18,4           |
| Бореальные                                 | 156         | 54                             | 40,9           | 102                             | 115,1          |
| Высокогорные                               | 89          | 27                             | 23,3           | 62                              | 65,7           |
| Арктические и гипарктические               | 39          | 11                             | 10,2           | 28                              | 28,8           |
| Азональные                                 | 102         | 20                             | 26,7           | 82                              | 75,3           |
| $\chi^2$ (P)                               |             | <b>19,708</b> (P=0,0014)       |                |                                 |                |

Примечание.  $n_{ij}$  – наблюдаемая численность фенотипа,  $\hat{n}_{ij}$  – ожидаемая численность фенотипа,  $\chi^2$  – критерий хи-квадрат, P – достоверность различий, полужирным шрифтом выделены значения хи-квадрата, имеющие достоверные различия.

В данных семействах образование однополых цветков является систематическим признаком. Однако, вообще половая дифференциация чаще встречается среди разных вариантов древесных растений. Это можно объяснить тем, что время вступления особей в репродуктивный период имеет большое значение для эволюции вида [27]. Не все потомки доживают до стадии половой зрелости. Чем продолжительней жизнь особей вида, тем меньше потомков доживает до половой зрелости и медленнее происходит обновление популяции. Это предъявляет жесткие требования к эволюционному совершенствованию таких видов растений, и одно из направлений повышения эволюционной пластичности долгоживущих видов лежит на пути перехода их половой организации с гермафродитной на раздельнополую основу.

В литературе мною не встречены данные о связи половой дифференциации растений с вегетативной подвижностью особей, размерами ареалов видов и их распространением в разных растительных поясах и зонах. У растений подкласса Dilleniidae в Сибири отмечается связь между вегетативной подвижностью и половой дифференциацией: видов и подвидов с вегетативной подвижностью особей достоверно больше, чем теоретически предполагается (таблица). Насколько мне известно, в имеющейся литературе по половому полиморфизму цветковых растений отсутствуют специальные исследования или фактические данные по существованию такой связи. Хотя и имеются данные о половой структуре многих вегетативно подвижных растений (длиннокорневищных, корнеотпрысковых, столонообразующих и т. д.). Можно только предполагать возможные причины такой связи между вегетативной подвижностью и половой дифференциацией у растений. Одна из возможных причин объяснения – теория разных экологических ниш, занимаемых особями разного пола [37; 38 и др.]. Сторонники данной теории на основе анализа фактических данных о пространственном размещении мужских и женских особей у диэцичных растений показали, что они обладают неодинаковой требовательностью к условиям обитания и занимают разные экологические ниши, тем самым уменьшая внутривидовую конкуренцию в популяциях и повышая общую конкурентоспособность видов.

Интересно отметить связь между половой дифференциацией и экологическими группами по степени увлажнения: гигрофитов значительно больше, чем теоретически ожидалось (табл. 2), а ксерофитов, мезоксерофитов и ксеромезофитов, наоборот, меньше, чем этого можно было ожидать.

На аналогичную зависимость указывают и другие авторы. Так, А.Г. Сидорский с соавторами [25] показали, что в более влажных

местообитаниях (произрастание в воде и в затопляемых местах) частота встречаемости раздельнополых видов увеличивается. Как отмечают данные авторы «сам факт наличия подобной локальной концентрации отдельных половых форм свидетельствует о неодинаковых адаптационных способностях разных половых форм растений» [25, с. 1017].

Соответственно неравномерное распределение половых форм растений, наблюдающееся в группах по степени увлажнения, приводит к неравномерному распределению раздельнополых и гермафродитных растений по разным поясно-зональным группам (табл. 2). Так, бореальных видов с половой дифференциацией оказалось значительно больше, чем теоретически ожидалось. Противоположная ситуация наблюдается у степных и азональных растений с раздельнополовостью: их встречается значительно меньше, чем это можно было ожидать.

Из данных табл. 2 следует, что не выявлено связи между размерами ареалов растений и встречаемостью у них половой дифференциации.

**Заключение.** Для 140 видов и подвидов из 534 покрытосеменных растений из подкласса Dilleniidae в Сибири описаны четыре формы половой дифференциации: диэция (94 вида – 17,6%), моноэция (39 видов – 7,3%), гинодиэция (5 видов – 0,9%) и гиномоноэция (2 вида – 0,4%). Все 19 видов из подкласса Hamamelididae в Сибири относятся к моноэичным. Шесть семейств из подкласса Dilleniidae состоят только из видов с половой дифференциацией: *Cannabaceae*, *Cucurbitaceae*, *Empetraceae*, *Euphorbiaceae*, *Salicaceae* и *Urticaceae*. Широко представлены также роды, все виды которых обладают одной или несколькими половыми формами. Среди них *Actinostemma*, *Bryonia*, *Cannabis*, *Chosenia*, *Echinocystis*, *Empetrum*, *Euphorbia*, *Humulus*, *Parietaria*, *Pilea*, *Populus*, *Salix*, *Securinega*, *Thladiantha* и *Urtica*.

Анализ половой дифференциации у растений подкласса Dilleniidae в Сибири показал неодинаковую эволюционную пластичность разных жизненных форм растений. Четко прослеживается связь между интенсивностью и направленностью половой дифференциации растений с их жизненными формами, вегетативной подвижностью, экологическими и фитоценотическими особенностями. Концентрация разных половых форм по поясно-зональным группам дает основание предполагать, что в процессе эволюции экологические и фитоценотические условия определяли степень интенсивности перехода растений от гермафродитного состояния к раздельнополовости. Появление однополых цветков и разных половых форм особей в популяциях, скорее всего, способствует продвижению раздельнополых форм значительно дальше границ распространения родственных гермафродитных видов [18; 35].

Список литературы

1. Байков К.С. Молочаи Северной Азии. Новосибирск: Наука, 2007. 362 с.
2. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
3. Большаков Н.М., Ханминчун В.М. О случаях однодомности у некоторых видов рода *Salix* L. из Сибири // Известия СО АН СССР. 1986. № 13, вып. 2. С. 35–40.
4. Гельтман Д.В. *Urticaceae* // Флора Сибири: *Salicaceae – Amaranthaceae*. Новосибирск: Наука, 1992. Т. 5. С. 76–81.
5. Гетманец И.А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Омск, 2011. 36 с.
6. Демьянова Е.И. Распространение гинодиэтии у цветковых растений // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
7. Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 299 с.
8. Дервиз-Соколова Т.Г. Жизненные формы ив Северо-Востока СССР // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 7. С. 975–982.
9. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
10. Конспект флоры Сибири: сосудистые растения. Новосибирск: Наука, 2005. 362 с.
11. Кардо-Сысоева Е.А. О гинандроморфизме у *Salix cineracea* L. // Труды Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1924. Т. 54, вып. 3. С. 41–44.
12. Кордюм Е.Л., Глуценко Г.И. Цитозембриологические аспекты пола покрытосеменных. Киев: Наук. думка, 1976. 197 с.
13. Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–28.
14. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Наука, 1960. 450 с.
15. Мальшев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с.
16. Малютина Е.Т. Некоторые дополнительные сведения об андрогинии у ив // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1974. Вып. 2. С. 66–72.
17. Малютина Е.Т., Малютин К.Г. О полигамности и морфологической природе цветка у некоторых видов рода *Salix* // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 6. С. 623–631.
18. Монюшко В.А. Половые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1937. Т. 1, № 2. С. 107–152.
19. Петрук А. А. Подрод *Chamaetia* (Dumort.) Nasarov рода *Salix* L. (*Salicaceae* Mirb.) в Азиатской России: систематика и хорология:

- автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2009. 16 с.
20. *Пешкова Г.А.* Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 2001. 192 с.
  21. Растительный покров Хакасии. Новосибирск: Наука, 1976. 424 с.
  22. *Самусев Ф.Ф.* Однодомная ива козья // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 6. С. 896–897.
  23. *Секретарева Н.А.* Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: КМК, 2004. 131 с.
  24. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
  25. *Сидорский А.Г., Правдин В.В., Деев С.В.* Характеристика флоры европейской части СССР в связи с полом и жизненной формой растений // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 8. С. 1011–1018.
  26. *Скворцов А.К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.
  27. *Солбриг О., Солбриг Д.* Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
  28. Флора Салаирского кряжа. Новосибирск: Гео, 2007. 252 с.
  29. Флора Сибири: *Salicaceae – Amaranthaceae*. Новосибирск: Наука, 1992. Т. 5. 311 с.
  30. Флора Сибири: *Berberidaceae – Grossulariaceae*. Т. 7. Новосибирск: Наука, 1994. 311 с.
  31. Флора Сибири: *Geraniaceae – Cornaceae*. Т. 10. Новосибирск: Наука, 1996а. 253 с.
  32. Флора Сибири: *Solanaceae – Lobeliaceae*. Т. 12. Новосибирск: Наука, 1996б. 207 с.
  33. Флора Сибири: *Pyrolaceae – Lamiaceae (Labiatae)*. Т. 11. Новосибирск: Наука, 1997. 296 с.
  34. Флора Сибири: дополнения, исправления, указатели к томам 1–13. Т. 14. Новосибирск: Наука, 2004. 188 с.
  35. *Шереметьев С. Н.* О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
  36. *Ярмоленко А.В.* Порядок Крапивоцветные – *Urticales* Lindl. // Флора СССР. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. С. 359–405.
  37. *Bierzzychudek P., Ekchart V.* Spatial segregation of the sexes of dioecious plants // Amer. Nat. 1988. Vol. 132, № 1. P. 34–43.
  38. *Cox P.A.* Niche partitioning between sexes of dioecious plants // Amer. Nat. 1981. Vol. 117, № 3. P. 295–307.
  39. *Darwin C.* The different forms of flowers on plants of the same species. L.: J. Murray, 1877. 352 p.
  40. *Kay Q.O.N., Stevens D.P.* The frequency, distribution and reproductive biology of dioecious species in the native flora of Britain and Ireland // Bot. J. Linn. Soc. 1986. Vol. 92, № 1. P. 39–64.
  41. *Knuth P.* Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Engelmann, 1898. Bd 2,

- Т. 1. 696 s.
42. *Knuth P.* Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Engelmann, 1899. Bd 2, T. 2. 705 s.
43. *Knuth P.* Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Engelmann, 1905. Bd 3, T. 2. 598 s.
44. *Lewis D.* The evolution of sex in flowering plants // *Biol. Rev.* 1942. Vol. 17, № 1. P. 46–67.
45. *Loew E.* Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands: Systematische Zusammenstellung des in den Letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart: Engelmann, 1894. 424 s.
46. *Markgraf F.* Illustrierte Flora von Mitteleuropa von G. Hegi. Munich: Weissdorn; Jena, 1958. Vol. 4. 243 s.
47. *Muller E.G.O., Pax F.* *Cucurbitaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig: Engelmann, 1894. T. 4, Abt. 5. S. 1–39.
48. *Pax F.* *Euphorbiaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig: Engelmann, 1896. T. 3, Abt. 5. S. 1–119.
49. *Prantl K.* *Betulaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig: Engelmann, 1889a. T. 3, Abt. 1. S. 38–46.
50. *Prantl K.* *Fagaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig: Engelmann, 1889b. T. 3, Abt. 1. S. 47–58.
51. *Renner S.S., Ricklefs R.E.* Dioecy and its correlates in the flowering plants // *Amer. J. Bot.* 1995. Vol. 82, № 5. P. 596–606.
52. *Sakai A.K., Weller S.G.* Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches // *Gender and sexual dimorphism in flowering plants.* Berlin, Heidelberg, New York, 1999. P. 1–31.
53. *Westergaard M.* The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants // *Adv. Genetics.* 1958. Vol. 9, № 2. P. 217–281.
54. *Yampolsky C., Yampolsky H.* Distribution of sex forms in the phanerogamic flora // *Bibl. Genet.* Leipzig, 1922. Vol. 3. P. 1–62.

**SEXUAL POLYMORPHISM IN HAMAMELIDIDAE  
AND DILLENIIDAE IN SIBERIA. REVIEW PUBLICATIONS**

**V.N. Godin**

Moscow State Pedagogical University

In subclass Hamamelididae in Siberia all species are monoecious. In 26,2% (140 species and subspecies) flowering plants of subclass Dilleniidae in Siberia have 4 forms of sexual differentiations: monoecy, gynomoecy, gynodioecy and dioecy. The most frequent form of a sexual expression in Dilleniidae is dioecy (94 species, 17,6%). From 19 families are richest with species with sexual differentiation *Cannabaceae*, *Cucurbitaceae*, *Empetraceae*, *Euphorbiaceae*, *Salicaceae* and *Urticaceae*. Sexual systems in Dilleniidae in Siberia are strongly associated with life forms, vegetative mobility, ecological groups and distribution in different vegetation types.

**Keywords:** *sexual differentiation, Hamamelididae, Dilleniidae, Siberia.*

*Об авторах:*

ГОДИН Владимир Николаевич—доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, ФГБОУ ВПО «Московский педагогический государственный университет», 129164, Москва, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 5, e-mail: godinvn@yandex.ru