

ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ПОДКЛАССА *CARYOPHYLLIDAE* В СИБИРИ. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В.Н. Годин

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

У 43.7 % (183 видов и подвидов) покрытосеменных растений подкласса *Caryophyllidae* в Сибири встречаются 6 форм половой дифференциации: моноэция, гиномоноэция, гинодиэция, диэция, парадиэция и полигамодиэция. Самые распространенные из них – гиномоноэция (63 вида, 15.0 %) и гинодиэция (70 видов, 16.7 %). Из 6 семейств наиболее богаты видами с половой экспрессией *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae* и *Polygonaceae*.

Ключевые слова: половая дифференциация, *Caryophyllidae*, Сибирь.

SEXUAL POLYMORPHISM IN *CARYOPHYLLIDAE* IN SIBERIA. REVIEW PUBLICATIONS

V.N. Godin

Moscow State Pedagogical University, department of botany,
129164, Moscow, Kibalchicha str., 6, build. 5, e-mail: godinvn@yandex.ru

In 43.7 % (183 species and subspecies) flower plants of subclass *Caryophyllidae* in Siberia have 6 forms of sexual differentiation: monoecy, gynomonoecy, gynodioecy, dioecy, parodioecy and polygamodioecy. The most frequent forms of a sexual expression are gynomonoecy (63 species, 15.0 %) and gynodioecy (70 species, 16.7 %). From 6 families are richest with species with sexual differentiation *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae* and *Polygonaceae*.

Key words: sexual differentiation, *Caryophyllidae*, Siberia.

ВВЕДЕНИЕ

В предыдущих статьях, посвященных изучению полового полиморфизма у цветковых растений на территории Сибири, мной был показан спектр половых форм и типов в пределах подклассов *Hamelididae*, *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Lamiidae* и *Asteridae*, взаимосвязь половой экспрессии растений с их биологическими и экологическими особенностями (Годин, 2011, 2012). У растений всех изученных подклассов наблюдается связь между половыми и жизненными формами, а также неравномерное рас-

пределение видов с половой экспрессией среди вегетативно подвижных и неподвижных растений. В пределах некоторых подклассов выявлена связь между половыми формами и размерами ареалов видов и их экологическими группами. Цель настоящей работы – определение видов с половым полиморфизмом и анализ взаимосвязей половой дифференциации растений с их эколого-биологическими особенностями на примере подкласса *Caryophyllidae* в Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

К подклассу *Caryophyllidae* в Сибири относятся 3 порядка, 6 семейств, 80 родов и 419 видов и подвидов (Конспект..., 2005). Список видов и подвидов для исследования основан на “Конспекте флоры Сибири” (2005) и “Флоре Сибири” (1992, 1993, 1997, 2004). Для каждого вида и подвида указаны следующие характеристики: половая дифференциация, жизненная форма, вегетативная подвижность, тип ареала, пояс-но-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению. Жизненные формы, типы ареалов, пояс-но-зональные группы, экологическая

приуроченность видов приведены по работам А.В. Куминовой (1960), Растительный покров Хакасии (1976), Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой (1984), Г.А. Пешковой (2001), Н.А. Секретаревой (2004), А.Б. Безделева и Т.А. Безделевой (2006), А.Ю. Королюка (2006), Флора Салаирского края (2007). Жизненные формы классифицированы по системе И.Г. Серебрякова (1962) и выделены соответственно: древесные, полудревесные растения, наземные (поли- и монокарпические) и водные травы. Для выявления особенностей структуры жизненных форм у видов

крупных родов использовали работу М.О. Моренко (2007). Установлено 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, аazonальные.

В приведенном ниже списке семейства, роды и виды внутри семейства расположены в алфавитном порядке. 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. Приняты следующие условные обозначения: М – моноэция, ГМ – гиномоноэция, Д – диэция, ГД – гиодиэция, ПД – парадииэция (особи с тычиночными цветками и особи с пестичными цветками, но оба типа особей могут иметь несколько однополых цветков противополож-

ного пола), ПГД – полигамоидиэция (на одних особях тычиночные и обоеполые цветки, на других особях – обоеполые и пестичные) (Годин, 2007).

Для оценки степени отклонения фактической численности от теоретически ожидаемой и сопоставления частот видов с половой дифференциацией использован критерий χ^2 (Животовский, 1991). Величина χ^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} – ожидаемая численность, определяемая как $\tilde{n}_{ij} = (N_i \cdot n_j) / N$ (здесь $N = N_1 + N_2 + \dots + N_k$, $n_j = n_{1j} + n_{2j} + \dots + n_{kj}$), где k – общее число выборок; n_{ij} – численность фенотипа j в i -й выборке; N_i – объем i -й выборки; N – суммарная численность всех k -х выборок; n_j – суммарная численность фенотипа j во всех k -х выборках. Число степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k - 1) \cdot (m - 1)$, где k – число сравниваемых выборок, а m – общее число разных фенотипов. Статистическая обработка материала проведена с помощью программы Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Amaranthaceae. *Amaranthus albus* L. [М], *A. blitoides* S. Wats. [М], *A. blitum* L. [М], *A. cruentus* L. [М], *A. retroflexus* L. [М] (Schinz, 1893).

Caryophyllaceae. *Agrostemma githago* L. [ГД, ГМ], *Cerastium arvense* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1898), *C. holosteoides* Fries [ГД, ГМ] (Демьянова, 1985), *C. pauciflorum* Stev. ex Ser. [ГМ] (Демьянова, 1990), *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr. [ГД, ГМ] (Knuth, 1898), *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. [ГД] (Пономарёв, Демьянова, 1975), *D. borbasii* Vandas [ГД] (Демьянова, 1981а), *D. deltooides* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1898), *D. leptopetalus* Willd. [ГД] (Демьянова, 1981а), *D. ramosissimus* Pall. ex Poir. [ГД], *D. repens* Willd. [ГД] (Кайгородова, 1979), *D. superbus* L. [ГД], *D. superbus* ssp. *sajanensis* Baikov [ГД] (для *D. superbus* L., Knuth, 1898), *D. uralensis* Korsh. [ГД] (Томилова, 1981), *D. versicolor* Fisch. ex Link [ГД] (Пономарёв, Демьянова, 1975), *Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb. [ГД] (Демьянова, 1985), *Elisanthe noctiflora* (L.) Rupr. [ГД] (для *Silene noctiflora* L., Knuth, 1898), *E. viscosa* (L.) Rupr. s. str. [ГД] (для *Silene viscosa* (L.) Pers.), *E. viscosa* ssp. *quadriloba* (Turcz. ex Kar. et Kir.) Zuev [ГД] (для *Silene viscosa* (L.) Pers., Пономарёв, Демьянова, 1975), *Eremogone koriniana* (Fisch. ex Fenzl) Ikonn. [ГД] (Демьянова, 1985), *E. longifolia* (Bieb.) Fenzl [ГД] (Пономарёв, Демьянова, 1975), *E. polaris* (Schischk.) Ikonn. [ГД], *E. saxatilis* (L.) Ikonn. [ГД] (Демьянова, 1985), *Gastrolychnis uniflora* (Ledeb.) Tzvelev [ГД] (для *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhanczikov), *Gypsophila altissima* L. [ГД] (Пономарёв, Демьянова,

1975), *G. paniculata* L. [ГД], *G. perfoliata* L. [ГД] (Турсунов, 1969), *Herniaria glabra* L. [ГД] (Веселова, 1985), *H. polygama* J. Gay [ПГД] (Gay, 1847), *Honckenya oblongifolia* Torr. et Gray [ГД] (Knuth, 1905), *Melandrium album* (Mill.) Garcke [Д, АМ*] (Knuth, 1898), *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell. [ГД] (Loew, 1894), *M. verna* (L.) Hiern [ГД] (Knuth, 1898), *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl [ГД] (Tohda, 1965), *M. trinervia* (L.) Clairv. [ГД], *Myosoton aquaticum* (L.) Moench [ГД, ГМ], *Oberna behen* (L.) Ikonn. [ГД, ГМ] (для *Silene vulgaris* (Moench) Garcke, Knuth, 1898), *O. procumbens* (Murr.) Ikonn. [ГД] (для *Silene procumbens* Murr., Демьянова, 1985), *Otitis baschkirorum* (Janisch.) Holub [Д] (для *Silene baschkirorum* Janisch.), *O. exaltata* (Friv.) Holub [Д] (для *Silene exaltata* Friv., Шишкин, 1936), *O. jenissensis* Klok. [Д] (Клоков, 1974), *O. media* (Litv.) Klok. [Д] (для *Silene media* (Litv.) Kleop.), *O. parviflora* (Ehrh.) Grossh. [Д] (для *Silene parviflora* Pers.), *O. polaris* (Kleop.) Holub [Д] (для *Silene polaris* Kleop.), *O. wolgensis* (Hornem.) Grossh. [Д] (для *Silene wolgensis* (Hornem.) Otth, Шишкин, 1936), *Psammophiliella muralis* (L.) Ikonn. [ГМ] (для *Gypsophila muralis* L., Демьянова, 1990), *Sagina nodosa* (L.) Fenzl [ГД, ГМ], *S. procumbens* L. [ГД], *S. saginoides* (L.) Karst. [ГД, ГМ], *Saponaria officinalis* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1898), *Scleranthus annuus* L. [ГД, ГМ, АМ, АД**] (Loew, 1894; Knuth, 1898), *Silene acaulis* (L.) Jacq. [ГД, Т, Д] (Jürgens et al., 2002; Knuth, 1898; Shykoff, 1988), *S. amoena* L. [ГД] (для *Silene repens* Patrin, Демьянова, 1985), *S. armeria* L. [ГД] (Knuth, 1898),

* Андромоноэция.

** Андродиэция.

S. chlorantha (Willd.) Ehrh. [ГД] (Шамурин, 1958), *S. dichotoma* Ehrh. [ГД] (Knuth, 1898), *S. holopetala* Bunge [ГД] (для *Silene sibirica* (L.) Pers., Демьянова, 1985), *S. multiflora* (Ehrh.) Pers. [ГД] (Шамурин, 1958), *S. nutans* L. [ГД, ГМ, АМ, АД] (Knuth, 1898), *S. tatarica* (L.) Pers. [ГД] (Демьянова, 1985), *Spergula arvensis* L. [ГД], *S. maxima* Weihe [ГД] (для *Spergula arvensis* var. *maxima* (Weihe) G.F.W. Meyer), *Spergularia rubra* (L.) J. et C. Presl [ГД, ГМ], *S. salina* J. et C. Presl [ГД, ГМ] (Knuth, 1898), *Stellaria bungeana* Fenzl [ГД] (Демьянова, 1981б), *S. calycantha* (Ledeb.) Bong. [ГД], *S. crassifolia* Ehrh. [ГД], *S. graminea* L. [ГД, ГМ], *S. holostea* L. [ГД, ГМ], *S. humifusa* Rottb. [ГД], *S. media* (L.) Vill. [ГД, ГМ], *S. palustris* Retz. [ГД], *S. peduncularis* Bunge [ГД], *S. uliginosa* Murr. [ГД], *Steris viscaria* (L.) Rafin. [ГД], *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert [ГД] (Knuth, 1898).

Chenopodiaceae. *Atriplex altaica* Sukhor. [М], *A. cana* C.A. Mey. [М], *A. centralasiatica* Iljin [М], *A. crassifolia* C.A. Mey. [М], *A. fera* (L.) Bunge [М], *A. hortensis* L. [М], *A. laevis* C.A. Mey. [М], *A. littoralis* L. [М], *A. micrantha* C.A. Mey. [М], *A. oblongifolia* Waldst. et Kit. [М], *A. patens* (Litv.) Iljin [М], *A. patula* L. [М], *A. prostrata* Boucher ex DC. [М], *A. sagittata* Borkh. [М], *A. sibirica* L. [М], *A. tatarica* L. [М], *A. tichomirovii* Sukhor. [М], *Axyris amaranthoides* L. [М], *A. hybrida* L. [М], *A. prostrata* L. [М], *A. sphaerosperma* Fisch. et C.A. Mey. [М] (Volkens, 1893), *Bassia hirsuta* (L.) Aschers. [ГМ] (Knuth, 1898), *Camphorosma lessingii* Litv. [ГМ], *C. monspeliaca* L. [ГМ], *C. songorica* Bunge [ГМ] (Scott, 1978), *Ceratocarpus arenarius* L. [М], *Chenopodium acerifolium* Andr. [ГМ], *C. acuminatum* Willd. [ГМ], *C. album* L. [ГМ], *C. aristatum* L. [ГМ], *C. botrys* L. [ГМ], *C. bryoniifolium* Bunge [ГМ], *C. chenopodioides* (L.) Aell. [ГМ], *C. ficifolium* Smith [ГМ], *C. foliosum* Aschers. [ГМ], *C. frutescens* C.A. Mey. [ГМ] (Volkens, 1893), *C. glaucum* L. [ГМ, АМ, АД] (Knuth, 1898), *C. gubanovii* Sukhor. [ГМ], *C. hybridum* L. [ГМ], *C. hybridum* ssp. *gigantospermum* (Aell.) Hult. [ГМ], *C. iljinii* Golosk. [ГМ], *C. karoi* (J. Murr) Aell. [ГМ], *C. opulifolium* Schrad. [ГМ], *C. polyspermum* L. [ГМ], *C. pratericola* Rydb. [ГМ], *C. prostratum* Bunge [ГМ], *C. rubrum* L. [ГМ], *C. strictum* Roth [ГМ], *C. suecicum* J. Murr [ГМ], *C. urbicum* L. [ГМ], *C. vulvaria* L. [ГМ], *Halimione pedunculata* (L.) Aell. [М] (для *Atriplex pedunculata* L.), *H. verucifera* (Bieb.) Aell. [М] (для *Atriplex verucifera* Bieb.), *Halogeton glomeratus* C.A. Mey. [ГМ] (Volkens, 1893), *Kochia angustifolia* (Turcz.) Peschkova [ГМ], *K. densiflora* (Moq.) Aell. [ГМ], *K. krylovii* Litv. [ГМ], *K. laniflora* (S.G. Gmel.) Borb. [ГМ], *K. melanoptera* Bunge [ГМ] (Ильин, 1936), *K. prostrata* (L.) Schrad. [ГМ, ГД] (Шамсутдинов, Хамидов, 1984), *K. scoparia* (L.) Schrad. [ГМ], *K. stellaris* Moq. [ГМ], *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. [М], *K. lenensis* (Kumin.) Tzvel. [М], *Micropeplis arachnoidea* (Moq.) Bunge [ГМ] (для *Halogeton arachnoideus* Moq.), *Monolepis asiatica* Fisch. et C.A. Mey. [ГМ], *Suaeda acuminata* (C.A. Mey.) Moq. [ГМ], *S. altissima* (L.) Pall. [ГМ], *S. corniculata* (C.A. Mey.) Bunge [ГМ], *S. corniculata*

ssp. *erecta* (Bunge) Lomonosova [ГМ], *S. glauca* (Bunge) Bunge [ГМ], *S. kossinskyi* Iljin [ГМ], *S. linifolia* Pall. [ГМ], *S. physophora* Pall. [ГМ], *S. prostrata* Pall. [ГМ], *S. pterantha* (Kar. et Kir.) Bunge [ГМ], *S. salsa* (L.) Pall. [ГМ], *S. tschujensis* Lomonosova et Freitag [ГМ] (Ильин, 1936).

Plumbaginaceae. *Armeria scabra* Pall. ex Schult. [ГД] (для *Armeria maritima* (Mill.) Willd., Baker, 1966).

Polygonaceae. *Acetosa alpestris* (Jacq.) A. Love [Д] (для *Rumex alpestris* Jacq.), *A. lapponica* (Hiit.) Holub [Д], *A. oblongifolia* (Tolm.) A. et D. Love [Д], *A. pratensis* Mill. [Д] (для *Rumex acetosa* L.), *A. pseudoxyria* (Tolm.) Tzvel. [Д], *A. thyrsiflora* (Fingerh.) A. et D. Love [Д] (для *Rumex thyrsiflorus* Fingerh.), *Acetosella aureostigmatica* (Kom.) Tzvel. [Д] (для *Rumex aureostigmaticus* Kom.), *A. graminifolia* (Lamb.) A. Love [Д] (для *Rumex graminifolius* Lamb.), *A. vulgaris* (Koch) Fourr. [Д] (для *Rumex acetosella* L., Лозина-Лозинская, 1936), *Aconogonon alpinum* (All.) Schur [ГМ] (для *Polygonum alpinum* All., Демьянова, 1990), *Bistorta officinalis* Delabre [ГД, ГМ] (для *Polygonum bistorta* L., Knuth, 1899), *B. vivipara* (L.) S.F. Gray [ГД, ГМ] (для *Polygonum viviparum* L.), *Fagopyrum esculentum* Moench [ГД, ГМ, АМ, АД] (для *Polygonum fagopyrum* L., Knuth, 1898), *F. tataricum* (L.) Gaertn. [ГД, ГМ] (для *Polygonum tataricum*, Knuth, 1899), *Oxyria digyna* (L.) Hill [ГМ] (Knuth, 1898), *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray [ГМ, ГД] (для *Polygonum amphibium* L.), *P. hydropiper* (L.) Spach [ГМ] (для *Polygonum hydropiper* L., Knuth, 1899), *Rumex confertus* Willd. [ГД] (Демьянова, 1990), *R. crispus* L. [ГМ, АД], *R. longifolius* DC. [ГМ], *R. maritimus* L. [ГМ, АД] (Knuth, 1898), *R. pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb. [ГМ, Т], *R. rossicus* Murb. [ГМ] (Демьянова, 1990).

Анализ половой дифференциации растений подкласса *Caryophyllidae* в Сибири показывает, что 183 вида (43.7 %) из 419 образуют негермафродитные цветки. Среди видов этого подкласса с половым полиморфизмом наиболее часто встречаются гинодичные (70 видов, 16.7 %), гиномоноэичные (63 вида, 15.0 %), моноэичные (31 вид, 7.4 %) и диэичные (17 видов, 4.1 %) виды. Остальные варианты половых форм встречаются намного реже и представлены: парадичией (1 вид) и полигамодиэией (1 вид). Частота встречаемости видов с половой экспрессией в подклассе *Caryophyllidae* намного выше, чем в подклассах *Rosidae* (12.3 %), *Lamiidae* (15.2 %) и *Dilleniidae* (26.2 %) (Годин, 2011, 2012), и лишь немного больше, чем в подклассе *Asteridae* (42.3 %). Только один подкласс цветковых растений – *Hamamelididae* – характеризуется самой высокой долей видов с половым полиморфизмом, входящих в его состав: все 19 видов этого подкласса образуют негермафродитные цветки.

На уровне семейств в 5 из 6 (83.3 %) встречаются таксоны с разными вариантами половой дифференциации. Только семейство *Portulacaceae* в Сибири представлено видами, формирующими только гермафродитные цветки. Однако и для этого семейства

характерна половая дифференциация, встречающаяся у его тропических представителей: например, гинодиэция и диэция у представителей рода *Talinella* Baill. (Applequist, 2005). Одно семейство из этого подкласса (*Amaranthaceae*) на территории Сибири включает виды только с половой дифференциацией, представленной моноэцией. В других четырех семействах наблюдаются разнообразные варианты половой экспрессии. По степени уменьшения числа видов с половым полиморфизмом эти семейства располагаются: *Chenopodiaceae* (66.7 %) – *Caryophyllaceae* (42.5 %) – *Polygonaceae* (24.2 %) – *Plumbaginaceae* (6.3 %). Высокая

частота встречаемости видов с половой экспрессией в этих семействах проявляется и на более высоком родовом уровне. Так, из 34 родов семейства *Caryophyllaceae* в 27 описаны виды с половым полиморфизмом (79.4 %), а в семействе *Chenopodiaceae* в 13 родах из 24 (54.2 %) есть виды и подвиды, образующие негермафродитные цветки.

Из 80 родов подкласса *Caryophyllidae* в Сибири в 50 (62.5 %) отмечены виды с половым полиморфизмом. К родам, все виды которых в Сибири образуют однополые цветки, относятся: *Acetosa*, *Acetosella*, *Amaranthus*, *Atriplex*, *Axyris*, *Camphorosma*, *Chenopodium*,

Связь разных биологических и экологических особенностей видов и подвидов подкласса *Caryophyllidae* с их половой дифференциацией

Биологические особенности	Число видов	Половые формы			
		Виды и подвиды с половой дифференциацией		Виды и подвиды с гермафродитными цветками	
		n_{ij}	\tilde{n}_{ij}	n_{ij}	\tilde{n}_{ij}
<i>Жизненные формы</i>					
Древесные	6	0	2.6	6	3.4
Полудревесные	16	8	7.0	8	9.0
Наземные травы:					
многолетние	223	74	97.4	149	125.6
малолетние	173	100	75.6	73	97.4
Водные травы	1	1	0.4	0	0.6
χ^2 (P)			30.218 (P = 0.0004)		
<i>Вегетативная подвижность</i>					
Вегетативно неподвижные	317	142	138.5	175	178.5
Вегетативно подвижные	102	41	44.5	61	57.5
χ^2 (P)			0.663 (P = 0.882)		
<i>Экологические группы по степени увлажнения</i>					
Ксерофиты	141	50	61.6	91	79.4
Мезоксерофиты и ксеромезофиты	61	28	26.6	33	34.4
Мезофиты	157	83	68.6	74	88.4
Гигрофиты	59	21	25.8	38	33.2
Гидрофиты	1	1	0.4	0	0.6
χ^2 (P)			12.238 (P = 0.200)		
<i>Типы ареалов</i>					
Циркумполярные	72	51	31.4	21	40.6
Евразийские	145	88	63.3	57	81.7
Азиатско-американские	13	1	5.7	12	7.3
Азиатские	137	31	59.8	106	77.2
Геми- и эндемики	52	12	22.7	40	29.3
χ^2 (P)			79.133 (P = 0.0000)		
<i>Поясно-зональные группы</i>					
Степные	153	65	66.8	88	86.2
Лесостепные	27	18	11.8	9	15.2
Бореальные	62	28	27.1	34	34.9
Высокогорные	22	3	9.6	19	12.4
Арктические и гипарктические	68	24	29.7	44	38.3
Азональные	87	45	38.0	42	49.0
χ^2 (P)			12.248 (P = 0.076)		

Примечание. n_{ij} – наблюдаемая численность фенотипа; \tilde{n}_{ij} – ожидаемая численность фенотипа; χ^2 – критерий хи-квадрат; P – достоверность различий. Полу жирным шрифтом выделены значения хи-квадрата, имеющие достоверные различия.

Dianthus, *Kochia*, *Oberna*, *Otites*, *Suaeda* и больше десятка моно- и олиготипных родов. Следует отметить, что все перечисленные роды включают виды только с одной половой дифференциацией в пределах данного таксона.

Результаты изучения взаимосвязей половой дифференциации растений с их биологическими и экологическими особенностями представлены в таблице, из которой видно, что отмечается связь половой экспрессии видов с их жизненными формами, а также с типами их ареалов.

Из всех отделов жизненных форм, выделенных И.Г. Серебряковым (1962), процесс половой дифференциации наиболее выражен среди наземных трав: среди малолетних растений отмечается более высокая частота встречаемости видов с половым полиморфизмом, чем следовало ожидать, а среди многолетних видов – наоборот более низкая доля видов с негермафродитными цветками. Как показано Е.И. Демьяновой (1985), по характеру жизненных форм подавляющее большинство гинодиэцичных растений относится к травянистым многолетникам, в то время как среди малолетников (одно-, двулетних растений) их доля невелика. Однако семейство *Caryophyllaceae* представляет в этом отношении исключение: женская двудомность нередко отмечается у однолетних травянистых представителей многих родов: например, *Dianthus*, *Silene* и т. д. Тем не менее следует отметить, что более высокая частота встречаемости видов с половым полиморфизмом среди малолетних травянистых растений связана с большим числом одно- и двулетних среди представителей семейства *Chenopodiaceae*: подавляющее большинство родов *Atriplex*, *Axyris*, *Chenopodium*, *Kochia*, *Suaeda* включает однолетние

травянистые растения, формирующие негермафродитные цветки.

Интересно отметить связь между половой дифференциацией растений подкласса *Caryophyllidae* и размерами их ареалов (см. таблицу). Наиболее часто виды с половой экспрессией имеют циркумполярные и евразийские ареалы, чем виды с гермафродитными цветками. Противоположная ситуация наблюдается у видов с более узкими ареалами: виды с азиатскими и эндемичными ареалами значительно реже обладают половым полиморфизмом, чем виды, образующие гермафродитные цветки.

Из данных таблицы следует, что не выявлено связи между вегетативной подвижностью растений, экологическими группами по степени увлажнения и пояс-зональными группами растений и половой экспрессией видов в пределах подкласса *Caryophyllidae* на территории Сибири.

Для многих видов подкласса *Caryophyllidae* в Сибири характерен половой полиморфизм, т. е. наличие у одного вида разных половых форм особей. Особенно ярко это проявляется у представителей семейства *Caryophyllaceae*, у видов которого гинодиэция может встречаться в сочетании с другими половыми формами. Чаще всего гинодиэция сочетается с гиномоноэцией. У многих гинодиэцичных видов гиномоноэцичные особи встречаются даже чаще, чем особи с пестичными цветками. Аналогичная ситуация отмечается и у ряда представителей семейства *Polygonaceae*, а именно у видов родов *Bistorta*, *Fagopyrum*, *Persicaria*. Напротив, у всех видов семейств *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae* встречается только одна половая форма, характерная для каждого конкретного вида или рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для 183 видов и подвидов из 419 растений из подкласса *Caryophyllidae* в Сибири описаны шесть форм половой дифференциации: гинодиэция (70 видов, 16,7 %), гиномоноэция (63 вида, 15,0 %), моноэция (31 вид, 7,4 %), диэция (17 видов, 4,1 %), парадиэция (1 вид, 0,2 %) и полигамодиэция (1 вид, 0,2 %). Пять семейств из шести этого подкласса включают виды и роды с негермафродитными цветками: *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae* и *Plumbaginaceae*. Также широко представлены роды, все виды которых облада-

ют одной формой половой экспрессии: *Acetosa*, *Acetosella*, *Amaranthus*, *Atriplex*, *Axyris*, *Camphorosma*, *Chenopodium*, *Dianthus*, *Kochia*, *Oberna*, *Otites*, *Suaeda* и т. д.

Анализ половой дифференциации у растений подкласса *Caryophyllidae* в Сибири показал неодинаковую эволюционную пластичность разных жизненных форм растений. Четко прослеживается связь между интенсивностью и направленностью половой дифференциации растений с их жизненными формами и размерами ареалов.

ЛИТЕРАТУРА

- Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России. Владивосток, 2006. 296 с.
- Веселова Т.Д. Эмбриологическое исследование *Herniaria glabra* (L.) (*Caryophyllaceae*) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1985. № 1. С. 40–46.
- Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.
- Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Lamiidae* в Сибири. Обзор литературы // Раст. мир Азиатской России. 2011. № 2 (8). С. 49–53.

- Годин В.Н.** Половой полиморфизм видов растений подкласса *Rosidae* в Сибири // Сиб. экол. журн. 2012. № 3. С. 453–460.
- Демьянова Е.И.** К изучению гинодиэзии в роде *Dianthus* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1981а. Т. 66, № 1. С. 65–74.
- Демьянова Е.И.** К изучению гинодиэзии в роде *Stellaria* L. // Экология опыления растений. Пермь, 1981б. С. 28–41.
- Демьянова Е.И.** Распространение гинодиэзии у цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
- Демьянова Е.И.** Половой полиморфизм цветковых растений: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. Т. 2. 112 с.
- Животовский Л.А.** Популяционная биометрия. М., 1991. 271 с.
- Ильин М.М.** *Chenopodiaceae* Less. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 2–354.
- Кайгородова М. С.** Антэкология растений ракомитриевой тундры Полярного Урала // Экология опыления. Пермь, 1979. Вып. 4. С. 80–108.
- Конспект флоры Сибири: сосудистые растения.** Новосибирск, 2005. 362 с.
- Королюк А.Ю.** Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–28.
- Клоков М.В.** Современное состояние изучения украинских гвоздичных // Новости сист. высш. и низш. растений. Киев, 1974. С. 7–67.
- Куминова А.В.** Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Лозина-Лозинская А.С.** *Rumex* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 444–482.
- Мальшев Л.И., Пешкова Г.А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.
- Моренко М.О.** Семейство *Chenopodiaceae* Vent. (Маревые) Алтайской горной системы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2007. 22 с.
- Пешкова Г.А.** Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.
- Пономарёв А.Н., Демьянова Е.И.** К изучению гинодиэзии у растений // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 1. С. 3–15.
- 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., 1962. 378 с.
- Томилова Л.И.** Некоторые данные о гинодиэзии уральских эндемичных гвоздик в условиях культуры // Экология опыления растений. Пермь, 1981. С. 20–28.
- Турсунов Ж.** Биология цветения и цитозембриология видов “мыльного корня”: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1969. 18 с.
- Флора Салаирского кряжа.** Новосибирск, 2007. 252 с.
- Флора Сибири. *Salicaceae* – *Amaranthaceae*.** Новосибирск, 1992. Т. 5. 311 с.
- Флора Сибири. *Portulacaceae* – *Ranunculaceae*.** Новосибирск, 1993. Т. 6. 309 с.
- Флора Сибири. *Pyrolaceae* – *Lamiaceae* (*Labiatae*).** Новосибирск, 1997. Т. 11. 296 с.
- Флора Сибири.** Доп., испр., указатели к томам 1–13. Новосибирск, 2004. Т. 14. 188 с.
- Шамсутдинов З.Ш., Хамидов А.А.** Биология цветения и явление мужской стерильности у *Kochia prostrata* (L.) Schrad. // Проблемы освоения пустынь. 1984. Т. 4, № 1. С. 20–28.
- Шамурин В.Ф.** Суточная ритмика и экология цветения некоторых степных растений // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 4. С. 548–557.
- Шишкин Б.К.** *Silene* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 577–691.
- Applequist W.L.** A revision of the Malagasy endemic *Talinella* (*Portulacaceae*) // Adansonia. Ser. 3. 2005. V. 27, No. 1. P. 47–80.
- Baker H.G.** The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. I. The *Plumbaginaceae* // Evolution. 1966. V. 20, No. 3. P. 349–368.
- Gay M.J.** Diagnoses de six especes nouvelles du genre *Herniaria* // Rev. Bot. Recueil Mens. 1847. No. 2. P. 370–372.
- Jürgens A., Witt T., Gottsberger G.** Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in *Caryophylloideae*: correlation with breeding system, pollination, life form, style number, and sexual system // Sexual Plant Reprod. 2002. V. 14, No. 5. P. 279–289.
- Knuth P.** Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1898. Bd. II, T. I. 696 S.
- Knuth P.** Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1899. Bd. II, T. II. 705 S.
- Knuth P.** Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1905. Bd. III, T. II. 598 S.
- Loew E.** Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den Letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart, 1894. 424 p.
- Schinz H.** *Amarantaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1893. T. 3, Abt. 1a. S. 91–118.
- Scott A.J.** A revision of the *Camphorosmioideae* (*Chenopodiaceae*) // Feddes Repertorium. 1978. Bd. 89, H. 2–3. S. 101–119.
- Shykoff J.A.** Maintenance of gynodioecy in *Silene acaulis* (*Caryophyllaceae*): stage-specific fecundity and viability selection // Amer. J. Bot. 1988. V. 75, No. 6. P. 844–850.
- Tohda H.** Morphological investigations on the staminodia of the female plants in *Moehringia lateriflora* Fenz. 1. On the development of tapetal cells and pollen mother cells // Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. IV. Biol. 1965. V. 31, No. 2. P. 83–92.
- Volkens G.** *Chenopodiaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1893. T. 3, Abt. 1a. S. 36–91.