

Анализ полового полиморфизма растений подкласса Rosidae в Сибири

В. Н. ГОДИН

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

АННОТАЦИЯ

Проанализированы половая дифференциация и ее связь с разными биологическими особенностями у растений 977 видов и подвидов подкласса Rosidae в Сибири. Большинство покрытосеменных из подкласса Rosidae относится к гермафродитным растениям – 87,7 % (857 видов и подвидов). Самые распространенные формы половой дифференциации – андромоно-, гиноди- и диэция, самые редкие – моно-, три- и андродиэция. Из 34 семейств наиболее часто виды с половой дифференциацией встречаются в семействах Асегасеae, Елаеагнасеae, Налогагасеae, Рхамнасеae, Дипсасеae, Ариасеae, Гераниасеae.

Ключевые слова: половая дифференциация, Rosidae, Сибирь.

Начиная примерно с середины XX в. появляются работы зарубежных исследователей, посвященные выявлению во флорах разных регионов земного шара видов с половой дифференциацией, анализу особенностей их географического распространения и взаимосвязям с их био- и экологией [1–7 и др.]. Все указанные работы базируются на региональных флористических сводках. В результате этих исследований выявлено, что соотношение разных половых типов в пределах флористических регионов неодинаково (табл. 1). Тем не менее обнаружена определенная закономерность: в тропических флорах раздельнополость в форме ди- и моноэции распространена гораздо шире, чем во флорах умеренных широт.

Аналогичные исследования на территории бывшего СССР единичны. В работах С. В. Деева с соавторами [8, 9], основанных только на изучении “Флоры СССР” и “Определителя высших растений европейской части СССР”, показано, что наиболее высокая ча-

стота встречаемости раздельнополых растений наблюдается у древесных жизненных форм, а среди трав – у многолетних видов. Этими же авторами выявлена неравномерность распределения половых форм растений в зависимости от мест их обитания: чаще всего виды раздельнополых растений произрастают в лесах, на лугах, торфяниках и болотах.

Уникальной для территории бывшего СССР является работа Е. И. Демьяновой [10], посвященная детальному изучению половой дифференциации всех растений в рамках флор Троицкого лесостепного и Кунгурского лесного заказников (Зауралье и Предуралье). Ею показано, что доля негермафродитных видов в обеих флорах значительно выше, чем это можно было ожидать, исходя из литературных сведений: 40,9 и 33,2 % соответственно (см. табл. 1).

Изучение взаимосвязей половой организации растений с их биологическими особенностями (жизненные формы) и экологическими условиями обитания может способство-

Сравнительная характеристика половой дифференциации растений в разных флорах

Регион	Частота (%) видов растений				Всего видов	Автор
	гермафродитных	моноэцичных	диэцичных	полигамных		
Южная Австралия	89,0	5,9	4,1	1,0	2102	[1]
Западная Австралия	90,0	2,6	4,4	3,0	3886	[2]
О-в Барро-Колорадо (Панама)	76,4	10,9	8,8	3,9	1212	[3]
Пуэрто-Рико	78,9	15,0	6,1	–	2037	[5]
Карнатака (Индия)	57,1	6,1	20,6	16,2	656	[6]
Троицкий заповедник	59,1	24,0	16,2	0,7	582	[10]
Кунгурский заповедник	66,8	18,0	14,6	0,6	677	[10]
Тайвань	74,4	11,2	7,9	6,5	3052	[7]

П р и м е ч а н и е. Прочерк – отсутствие данной половой формы в конкретной флоре.

вать 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 [11–13 и др.]. Для территории Сибири аналогичных исследований не проводилось. В связи с этим цель данной работы – выявление видов с половым полиморфизмом и анализ взаимосвязей половой дифференциации с их биологическими и экологическими особенностями на примере растений подкласса Rosidae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Список видов для исследования основан на “Конспекте флоры Сибири” [14] и “Флоре Сибири” [15–20]. Для каждого вида и подвида указывали следующие характеристики: половую дифференциацию, жизненную форму, вегетативную подвижность, распространение во флористических провинциях [по: 14], тип ареала, поясно-зональную группу, экологическую группу по отношению к увлажнению.

Жизненные формы, типы ареалов, поясно-зональные группы, экологическая приуроченность видов приводятся по работам [21–30]. Жизненные формы классифицировали по системе И. Г. Серебрякова [31] и выделяли: древесные, полудревесные растения, наземные (много- и однолетние) и водные травы.

Выделяли следующие типы ареалов: циркумполярные, азиатско-американские, азиатские, американские, евразийские, геми- и эндемики и экологические группы по степени увлажнения: ксеро-, мезоксеро-, ксеромезо-, мезо-, гигро- и гидрофиты. Все виды и подвиды отнесены к пяти поясно-зональным группам: степные, лесостепные, бореальные, высокогорные, арктические и гипарктические, азональные.

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 приводятся более двух авторов, описавших ту или иную форму половой дифференциации, а варианты половой дифференциации приводятся по степени уменьшения их встречаемости.

Условные обозначения: М – моноэция, АМ – андромоноэция, ГМ – гиномоноэция, Д – диэция, ГД – гинодиэция, АД – андродиэция, СД – субдиэция, Т – триэция.

Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот видов с половой дифференциацией использован критерий χ^2 [32]. 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} – ожидаемые численности, определяемые как

$$\tilde{n}_{ij} = (N_i \cdot n_j) / N \quad (\text{здесь } N = N_1 + N_2 + \dots + N_k, \\ n_j = n_{1j} + n_{2j} + \dots + n_{kj}).$$

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 ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Представленный список не претендует на исчерпывающий охват объектов, у которых зарегистрирована половая дифференциация, однако к настоящему времени он наиболее полон.

Acearaceae. *Acer negundo* L. [Д] [33].

Apiaceae. *Aegopodium podagraria* L. [AM], *Angelica archangelica* L. [AM], *A. palustris* (Boiss.) Hoffm. [AM], *A. sylvestris* L. [AM], *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. [AM] [34], *Bupleurum longifolium* L. ssp. *aureum* (Fisch. ex Hoffm.) Soo [AM] [10], *Carum carvi* L. [ГМ, ГД, AM] [10, 34], *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin [ГД, AM], *Chaerophyllum prescottii* DC. [ГД, AM] [10, 35], *Cicuta virosa* L. [AM], *Conioselinum tataricum* Hoffm. [AM] [34], *Conium maculatum* L. [AM] [10], *Daucus carota* L. [AM, ГД, ГМ] [36], *Falcaria vulgaris* Bernh. [AM, ГД] [36, 37], *Ferula caspica* Bieb. [AM], *F. soongarica* Pall. ex Spreng. [AM], *F. tatarica* Fisch. ex Spreng. [AM] [38], *Heracleum sibiricum* L. [ГД, AM] [10, 39], *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova et V. N. Tichom. [AM], *K. salina* (Turcz.) Lavrova & V. Tichom. [AM] [10], *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. [AM, ГД] [34, 35], *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Rydb. [AM] [38], *Palimbia salsa* (L. fil.) Bess. [AM] [40], *Pastinaca sylvestris* Mill. [AM] [34], *Peucedanum falcaria* Turcz. [AM], *P. morisonii* Bess. ex Spreng. [AM], *P. puberulum* (Turcz.) Schischk. [AM] [38], *P. vaginatum* Ledeb. [AM, ГД] [38, 41], *Pimpinella saxifraga* L. [AM, ГД] [34], *Pleurospermum uralense* Hoffm. [AM], *Prangos odontalgica* (Pall.) Herrnst. & Heyn [AM] [10], *Sanicula europaea* L. [AM] [34], *S. uralensis* Kleop. ex R. Kam., Czubarov et Schmakov [AM] (для *S. giraldii* auct. non H. Wollf. [42]), *Selinum carvifolia* (L.) L. [AM] [34], *Seseli ledebourii* G. Don fil. [ГД, СД] [43, 44], *S. liba-*

notis (L.) Koch [AM, ГД] [36, 43], *S. strictum* Ledeb. [AM] [10], *Silaum silaus* (L.) Schinz & Thell. [ГД, AM] [10, 35], *Sium latifolium* L. [AM] [34], *S. sisaroides* DC. [AM] [10], *Thyselium palustre* (L.) Rafin. [AM] [34], *Trinia ramosissima* Ledeb. [Д] [38], *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm. [AM] [34], *Xanthoselinum alsaticum* (L.) Schur [AM, ГД] [34, 35].

Crassulaceae. *Rhodiola borealis* Boriss. [Д], *R. coccinea* (Royle) Boriss. [Д], *R. krylovii* Polozh. & Revjakina [Д], *R. pinnatifida* Boriss. [Д], *R. quadrifida* (Pall.) Fisch. & C. A. Mey. [Д] [45], *R. rosea* L. [Д, Т] [36].

Dipsacaceae. *Knautia arvensis* L. [ГД] [34], *Scabiosa isetensis* L. [ГД] [35], *S. ochroleuca* L. [ГМ, ГД] [34, 46], *Succisa pratensis* Moench [ГД] [34].

Elaeagnaceae. *Elaeagnus angustifolia* L. [AM], *E. argentea* Pursh [AM] [10], *Hippophae rhamnoides* L. [Д] [34].

Geraniaceae. *Erodium cicutarium* (L.) L'Her. [ГД, ГМ, АД, AM] [34], *Geranium albiflorum* Ledeb. [ГД] [47], *G. collinum* Steph. [ГД] [37], *G. palustre* L. [ГД, ГМ], *G. pratense* L. s. str., *G. pratense* subsp. *sergievskajae* Peschkova [ГД, ГМ] (для *G. pratense* L. [34]), *G. pseudosibiricum* J. Mayer [ГД] [35], *G. pyrenaicum* Burm. fil. [ГД, ГМ], *G. robertianum* L. [ГД, ГМ, АД, AM], *G. sanguineum* L. [ГД, ГМ] [34], *G. sibiricum* L. [ГД] [35], *G. sylvaticum* L. [ГД, ГМ, АД, AM] [34].

Grossulariaceae. *Ribes diacantha* Pall. [Д], *R. pulchellum* Turcz. [Д], *R. saxatile* Pall. [Д] [48].

Haloragaceae. *Myriophyllum sibiricum* Kom. [М], *M. spicatum* L. [М], *M. verticillatum* L. [М] [34].

Onagraceae. *Chamerion angustifolium* (L.) Holub [ГД] [36], *Epilobium hirsutum* L. [ГМ, ГД] [34], *E. palustre* L. [ГД] [10].

Rhamnaceae. *Rhamnus cathartica* L. [Д] [34], *Rh. davurica* Pall. [Д], *Rh. erythroxylo* Pall. [Д], *Rh. parvifolia* Bunge [Д] [49].

Rosaceae. *Aruncus dioicus* (Walt.) Fern. [Д], *A. kamtschaticus* (Maxim.) Rydb. [Д] [34], *Dryadanth* *tetrandra* (Bunge) Juz. [Д] [50]), *Dryas octopetala* L. subsp. *subincisa* Jurtz. [Д, АД] (для *Dryas octopetala* L. [34], *Filipendula stepposa* Juz. [AM, АД] [10, 51], *F. ulmaria* (L.) Maxim. [AM] [34], *F. vulgaris* Moench [AM, АД] [10, 51], *Fragaria moschata* (Duch.) Weston [AM, АД, ГМ, ГД, М] [10, 34], *F. orientalis* Losinsk. [Т]

[52], *F. vesca* L. [ГМ, ГД, АМ, АД], *F. viridis* (Duch.) Weston [АД, ГД, АМ, ГМ] [34], *Geum aleppicum* Jacq. [АД] [10], *G. rivale* L. [АД, АМ] [34], *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz [Д, Т] [53, 54], *Potentilla anserina* L. [ГД, ГМ] [34], *P. bifurca* L. [Д] [55], *P. humifusa* Willd. ex Schlecht. [ГД] [35], *P. imbricata* Kar. & Kir. [Д] [55], *P. reptans* L. [ГД, ГМ] [34], *P. semiglabra* Juz. [Д] [55], *P. supina* L. [ГД, ГМ] [34], *Rubus arcticus* L. [Д] [50], *R. chamaemorus* L. [Д] [36], *Sibiraea altaiensis* (Laxm.) Schneid. [Д] [50].

Saxifragaceae. *Saxifraga aizoides* L. [ГМ] [34], *S. asiatica* Hayek [ГД] [56], *S. cernua* L. [ГД, АД] [34, 57], *S. caespitosa* L. [ГД] [57], *S. czechanowskii* Sipl. [ГД] [34], *S. foliolosa* R. Br. [АД] [58], *S. hirculus* L. [ГМ, ГД] [56], *S. oppositifolia* L. [ГД] [34], *S. serpyllifolia* Pursh [Д] [56].

Valerianaceae. *Valeriana alternifolia* Ledeb. [ГД] (для *V. officinalis* L. [34]), *V. rossica* P. Smirn. [ГД] [46], *V. tuberosa* L. [Д, ГД] [10, 59], *V. wolgensis* Kazak. [ГД] [10].

Анализ половой дифференциации растений подкласса Rosidae в Сибири показывает, что из 977 видов и подвидов для 120 (12,3 %) характерны негермафродитные цветки. Среди видов и подвидов с половым полиморфизмом наиболее часто встречаются андромоноэичные (44 вида, 4,3 %), гинодиэичные (34 вида, 3,5 %) и диэичные (29 видов, 3,0 %). Остальные варианты половой дифференциации встречаются крайне редко и представлены: гиномоноэией (6 видов, 0,6 %), андродиэией (4 вида, 0,4 %), моноэией (3 вида, 0,3 %) и триэией (1 вид, 0,1 %).

На уровне семейств в 13 из 34 (38,2 %) встречаются таксоны с разными вариантами половой дифференциации. В трех семействах на территории Сибири встречаются виды и подвиды только с негермафродитными цветками: Асегасеае (1 вид), Елаеагнасеае (3 вида) и Налогагасеае (3 вида). В одном из 34 семейств все виды имеют только один тип полового полиморфизма: 3 вида семейства Налогагасеае моноэичны. В 12 из 34 семейств наблюдаются разнообразные варианты половой экспрессии. По степени уменьшения числа видов и подвидов с негермафродитными цветками эти семейства располагаются в следующем порядке: Асегасеае, Елаеагнасеае, Рхамнасеае, Дипсасеае, Ариасеае, Гераниа-

сеае, Валеринасеае, Срацсулацеае, Гроссулариацеае, Онаграцеае, Сахифрагацеае, Росасеае.

Из 172 родов в 58 (33,7 %) отмечены виды и подвиды с половым полиморфизмом. К родам, все виды которых в Сибири образуют негермафродитные цветки, относятся: *Rhodiola*, *Aruncus*, *Fragaria*, *Geum*, *Myriophyllum*, *Rhamnus*, *Elaeagnus*, *Ferula*, *Peucedanum*. Из трех крупных семейств этого подкласса только семейство Fabaceae в Сибири не имеет ни одного вида с половым диморфизмом. Однако и для этого семейства характерна половая дифференциация, встречающаяся у его тропических представителей: моно- и диэция у *Acacia caven* (Mol.) Mol. [60], андромоноэция у *Caesalpinia gilliesii* [61], андродиэция (виды рода *Bauhinia*) [62] и т. д. В семействе Rosaceae 10 родов из 33, а в семействе Ариасеае 32 рода из 50 имеют виды с половым полиморфизмом.

Анализ данных табл. 2 показывает, что наблюдается зависимость между половой дифференциацией и жизненными формами растений из подкласса Rosidae ($\chi^2 = 16,62$, $P = 0,002$). Видов с половой дифференциацией среди полудревесных жизненных форм, малолетних наземных и водных трав достоверно больше, а среди многолетних наземных трав, наоборот, меньше теоретически ожидаемого. У растений подкласса Rosidae в Сибири отмечается связь между вегетативной подвижностью и половой дифференциацией: видов и подвидов с вегетативной подвижностью особей достоверно больше, чем теоретически предполагается ($\chi^2 = 6,16$, $P = 0,013$).

В 5 из 7 флористических провинциях отмечается повышенная доля растений с половой дифференциацией. Особенно это характерно для Урало-Западно-Сибирской бореальной и Западно-Сибирской гемибореальной провинций.

Отмечена связь между половой дифференциацией и экологическими группами по степени увлажнения: мезо-, гигро- и гидрофитов с половым полиморфизмом значительно больше, чем теоретически ожидалось ($\chi^2 = 36,33$, $P = 0,0000$).

Анализ взаимосвязей половой дифференциации растений и размеров их ареалов показал, что среди широко распространенных видов (с циркумполярными и евразийскими ареалами) значительно выше доля растений с половым полиморфизмом ($\chi^2 = 87,25$, $P =$

Связь разных биологических и экологических особенностей видов и подвидов Rosidae 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}
1	2	3	4	5	6
<i>Жизненные формы</i>					
Древесные	131	14	16,1	117	114,9
Полудревесные	22	5	2,7	17	19,3
Наземные травы:					
многолетние	765	88	94,0	677	671,0
малолетние	55	10	6,8	45	48,2
Водные травы	4	3	0,5	1	3,5
$\chi^2 (P)$		16,62 ($P = 0,002$)		2,36 ($P = 0,67$)	
<i>Вегетативная подвижность</i>					
Вегетативно неподвижные	665	69	81,7	596	583,3
Вегетативно подвижные	312	51	38,3	261	273,7
$\chi^2 (P)$		6,16 ($P = 0,013$)		0,863 ($P = 0,353$)	
<i>Флористические провинции (только сибирские)</i>					
Сибирская арктико-гипарктическая	201	34	24,7	167	176,3
Сибирская северо-восточная горно-гипарктическая	187	22	23,0	165	164,0
Урало-Западно-Сибирская бореальная	128	34	15,7	94	112,3
Западно-Сибирская гемибореальная	444	91	54,5	353	389,5
Алтае-Енисейская горно-гемибореальная	566	79	69,5	487	496,5
Тунгусско-Ленская бореальная	302	45	37,1	257	264,9
Байкальская гемибореальная	516	61	63,4	455	452,6
$\chi^2 (P)$		52,39 ($P = 0,0000$)		7,33 ($P = 0,29$)	
<i>Экологические группы по степени увлажнения</i>					
Ксерофиты	357	18	43,8	339	313,2
Мезоксеро- и ксеромезофиты	237	33	29,1	204	207,9
Мезофиты	261	46	32,1	215	228,9
Гигрофиты	118	20	14,5	98	103,5
Гидрофиты	4	3	0,5	1	3,5
$\chi^2 (P)$		36,33 ($P = 0,0000$)		5,13 ($P = 0,28$)	
<i>Типы ареалов</i>					
Циркумполярные	71	21	8,7	50	62,3
Евразийские	227	62	27,9	165	199,1
Азиатско-американские	39	3	4,8	36	34,2
Азиатские	452	30	55,5	422	396,5
Геми- и эндемики	188	4	23,1	184	164,9
$\chi^2 (P)$		87,25 ($P = 0,0000$)		12,22 ($P = 0,02$)	

	1	2	3	4	5	6
<i>Поясно-зональные группы</i>						
Степные		290	19	35,6	271	254,4
Лесостепные		158	23	19,4	135	138,6
Бореальные		299	48	36,7	251	262,3
Высокогорные		52	1	6,4	51	45,6
Арктические и гипарктические		137	16	16,8	121	120,2
Азональные		41	13	5,0	28	36,0
$\chi^2 (P)$				29,28 ($P = 0,0000$)	4,09 ($P = 0,54$)	

П р и м е ч а н и е. n_{ij} – наблюдаемая численность фенотипа, \bar{n}_{ij} – ожидаемая численность фенотипа, χ^2 – критерий хи-квадрат, P – достоверность различий.

= 0,0000). Характерно, что среди гемизандемиков и эндемиков очень редко встречаются виды с половым полиморфизмом.

У видов, относящихся к бореальным и азональным поясно-зональным группам, отмечается повышенная доля растений с половым полиморфизмом. Среди видов других поясно-зональных групп число растений с негермафродитными цветками значительно ниже, чем теоретически можно было предположить.

При оценке половых систем у растений во флоре Сибири возникли некоторые проблемы. Одна из них – отнесение таксонов к той или иной форме половой экспрессии при наличии полового полиморфизма, что влияет на оценку доли конкретной формы половой дифференциации и выявление связей с биологическими особенностями растений. Для многих видов характерно наличие нескольких (до четырех) форм половой дифференциации, частота встречаемости которых сильно варьирует. Поэтому при анализе используется принцип преимущественности – для каждого вида учитывается только один вариант половой дифференциации, наиболее часто встречающийся в естественных условиях. Однако при этом теряется часть информации, хотя разнообразные формы половой экспрессии важны для объяснения, например, путей эволюции, приведших к диэции. Аналогичная ситуация наблюдается и со степенью вегетативной подвижности особей. При анализе использовался только один вариант вегетативной подвижности или неподвижности, встречающийся на большей части его ареала.

Вторая проблема – пластичность половой дифференциации и половой полиморфизм у

растений. Пластичность половой экспрессии у особей одного вида известна давно [63, 64]. Изменение пола особи может наблюдаться в разные вегетационные сезоны и в разных онтогенетических состояниях [64, 65]. Растение может иметь обоеполые цветки, но за счет дихогамии могут четко выделяться мужские и женские фазы в развитии цветка, что иногда приводит к ошибочному определению половой дифференциации вида. Несмотря на эти проблемы, надеюсь, что предоставленный конспект половой экспрессии у растений подкласса Rosidae во флоре Сибири будет полезен для будущих исследований.

За просмотр рукописи статьи и ценные замечания выражаю искреннюю благодарность д-ру биол. наук, проф. В. А. Черемушкиной (ЦСБС СО РАН), д-ру биол. наук, проф. Е. И. Демьяновой (ПГУ).

ЛИТЕРАТУРА

1. Parsons P. A. Evolution of sex in the flowering plants of South Australia // *Nature*. 1958. Vol. 181, N 4624. P. 1673–1674.
2. McComb J. A. The sex forms of species in the flora of south-west of Western Australia // *Australian J. Bot.* 1966. Vol. 14, N 3. P. 303–316.
3. Croat T. B. The sexuality of the Barro Colorado Island flora (Panama) // *Phytologia*. 1979. Vol. 42, N 4. P. 319–348.
4. Baker H. G., Cox P. A. Further thoughts on dioecism and islands // *Ann. Miss. Bot. Gard.* 1984. Vol. 71, N 1. P. 244–253.
5. Flores S., Schemske D. W. Dioecy and monoecy in the flora of Puerto Rico and the Virgin Islands: ecological correlates // *Biotropica*. 1984. Vol. 16, N 2. P. 132–139.
6. Krishnan R. M., Ramesh B. R. Endemism and sexual systems in the evergreen tree flora of the Western Ghats, India // *Diversity Distrib.* 2005. Vol. 11, N 6. P. 559–565.

7. Tseng Y.-H., Hsieh C.-F., Hu J.-M. Incidences and ecological correlates of dioecious angiosperms in Taiwan and its outlying Orchid Island // *Bot. Studies*. 2008. Vol. 49, N 3. P. 261–276.
8. Деев С. В., Сидорский А. Г. Раздельнопольные формы покрытосеменных растений во флоре европейской части СССР // *Ботан. журн.* 1976. Т. 61, № 4. С. 534–538.
9. Сидорский А. Г., Правдин В. В., Деев С. В. Характеристика флоры европейской части СССР в связи с полом и жизненной формой растений // *Там же*. 1984. Т. 69, № 8. С. 1011–1018.
10. Демьянова Е. И. Половой полиморфизм цветковых растений: дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. Т. 2. 349 с.
11. Lewis D. The evolution of sex in flowering plants // *Biol. Rev.* 1942. Vol. 17, N 1. P. 46–67.
12. Westergaard M. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants // *Adv. Genetics*. 1958. Vol. 9, N 2. P. 217–281.
13. Шереметьев С. Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // *Ботан. журн.* 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
14. Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 362 с.
15. Флора Сибири. Rosaceae. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. Т. 8. 199 с.
16. Флора Сибири. Berberidaceae – Grossulariaceae. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1994а. Т. 7. 311 с.
17. Флора Сибири. Fabaceae (Leguminosae). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1994б. Т. 9. 279 с.
18. Флора Сибири. Geraniaceae – Cornaceae. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1996а. Т. 10. 253 с.
19. Флора Сибири. Solanaceae – Lobeliaceae. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1996б. Т. 12. 207 с.
20. Флора Сибири. Дополнения, исправления, указатели к томам 1–13. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2004. Т. 14. 188 с.
21. Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1960. 450 с.
22. Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 424 с.
23. Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Гречишные – Розоцветные. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. Т. 2. 144 с.
24. Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Бобовые – Жимолостные. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. Т. 3. 182 с.
25. Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 265 с.
26. Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2001. 192 с.
27. Секретарева Н. А. Сосудистые растения российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 131 с.
28. Безделев А. Б., Безделева Т. А. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
29. Королук А. Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // *Ботанические исследования Сибири и Казахстана*. 2006. Вып. 12. С. 3–28.
30. Флора Салаирского кряжа. Новосибирск: Гео, 2007. 252 с.
31. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
32. Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
33. Pax F. *Aceraceae* // Engler A. *Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus*. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1902. Hf. 8. 93 S.
34. Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd II, T. I. 697 S.
35. Демьянова Е. И. Распространение гинодиэции у цветковых растений // *Ботан. журн.* 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
36. Loew E. *Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den Letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials*. Stuttgart: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1894. 424 S.
37. Демьянова Е. И., Пономарев А. Н. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // *Ботан. журн.* 1979. Т. 64, № 7. С. 1017–1024.
38. Drude O. *Umbelliferae (Apiaceae)* // Engler A., Prantl K. *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet*. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. T. 3. Abt. 8. S. 63–250.
39. Гроссет Г. Э. Модификационная изменчивость *Seseli peucedanoides* (Bieb.) K.-Pol. и полового полиморфизма этого вида и *Heraclium sibiricum* L. // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1974. Т. 79, вып. 6. С. 57–77.
40. Ledebour C. F. *Flora Altaica*. Berolini, 1829. Vol. 1. 440 p.
41. Тюрина Е. В. Интродукция зонтичных в Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. 240 с.
42. Wolff H. *Umbelliferae – Saniculoideae* // Engler A. *Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus*. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1913. Hf. 61. 308 S.
43. Пономарев А. Н. О протерандрии зонтичных // *Учен. зап. ПГУ*. 1961. Т. 18, вып. 3. С. 27–31.
44. Демьянова Е. И. К изучению антокологии и полового полиморфизма *Seseli ledebourii* G. Don fil. (*Umbelliferae*) // *Вестник ПГУ. Биол.* 1995. Вып. 1. С. 45–54.
45. Борисова А. Г. *Crassulaceae DC.* // *Флора СССР*. М., Л.: АН СССР, 1939. Т. 9. С. 11–133.
46. Пономарев А. Н., Демьянова Е. М. К изучению гинодиэции у растений // *Ботан. журн.* 1975. Т. 60, № 1. С. 3–15.
47. Кайгородова М. С. Антокология растений тундр Полярного Урала // *Экология опыления*. Пермь: Изд-во ПГУ, 1976. Вып. 2. С. 3–29.
48. Пояркова А. И. *Ribesoideae Engl.* // *Флора СССР*. М., Л.: АН СССР, 1939а. Т. 9. С. 232–270.
49. Грубов В. И. *Rhamnaceae R. Br.* // *Флора СССР*. М., Л.: АН СССР, 1949. Т. 14. С. 634–674.
50. Юзепчук С. В. *Rosoideae* // *Флора СССР*. М., Л.: АН СССР, 1941. Т. 10. С. 1–511.
51. Демьянова Е. И., Уфимцева Л. Н. К изучению полового полиморфизма в роде *Filipendula* Mill. в лесостепном Зауралье // *Вестник ПГУ. Биол.* 2004. Вып. 2. С. 19–22.
52. Staudt G. *Die Genetik und Evolution des Heterözies in der Gattung Fragaria*. I. Untersuchungen an *Fragaria orientalis* // *Z. Pflanzenzuchtung*. 1967. Bd. 58, N 3. S. 245–277.

53. Tornblom G. Some notes respecting *Potentilla fruticosa* // Svensk Botanisk Tidskrift. 1911. Vol. 5. P. 91–132.
54. Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) в Алтае-Саянской горной области // Ботан. журн. 2008. Т. 93, № 9. С. 1423–1444.
55. Wolf Th. Monographie der Gattung *Potentilla* // Bibliotheca botanica. Stuttgart, 1908. Hf. 71. 715 S.
56. Engler A., Irmscher E. Saxifragaceae – *Saxifraga* // Engler A. Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1919. Hf. 67, 69. 710 S.
57. Molau U., Prentice H. C. Reproductive system and population structure in three arctic *Saxifraga* species // J. Ecology. 1992. Vol. 80, N 1. P. 149–161.
58. Molau U. On the occurrence of sexual reproduction in *Saxifraga cernua* and *S. foliolosa* (Saxifragaceae) // Nord. J. Bot. 1992. Vol. 12, N 2. P. 197–203.
59. Грубов В. И. Valerianaceae DC. // Флора СССР. М., Л.: АН СССР, 1958. Т. 23. С. 585–642.
60. Baranelli J. L., Cocucci A. A., Anton A. M. Reproductive biology in *Acacia caven* (Mol.) Mol. (Leguminosae) in central region of Argentina // Bot. J. Linn. Soc. 1995. Vol. 119, N 1. P. 65–76.
61. Calviño A., Galetto L. Variation in sexual expression in relation to plant height and local density in the andromonoecious shrub *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae) // Plant Ecology. 2010. Vol. 209, N 1. P. 37–45.
62. Tucker S. C. Floral development in Legumes // Plant Physiology. 2003. Vol. 131, N 3. P. 911–926.
63. Lloyd D. G. Sexual strategies in plants III. A quantitative method for describing the gender of plants // N. Z. J. Bot. 1980. Vol. 18, N 1. P. 103–108.
64. Lloyd D. G., Bawa K. S. Modification of the gender of seed plants in varying conditions // Evol. Biol. 1984. Vol. 17. P. 255–338.
65. Freeman D. C., Harper K. T., Charnov E. L. Sex change in plants: old and new observations and new hypotheses // Oecologia. 1980. Vol. 47, N 2. P. 222–232.

Analysis of Sexual Polymorphism of the Plant of Subclass Rosidae in Siberia

V. N. GODIN

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

Sexual systems and the associations with several ecological and life history attributes were examined for 977 native angiosperms of subclass Rosidae in Siberia. The majority of angiosperms in Siberia are hermaphrodites (87,7 %, $N = 857$). The most widespread forms of sexual differentiation are andromonoecy, gynodioecy and dioecy. The rarest forms of sexual differentiation are monoecy, trioecy and androdioecy. Seven of the 34 families are the richest in species with sexual differentiation: Aceraceae, Elaeagnaceae, Haloragaceae, Rhamnaceae, Dipsacaceae, Apiaceae, Geraniaceae.

Key words: sexual differentiation, Rosidae, Siberia.