

УДК 582.4

**ПОЛОВЫЕ ФОРМЫ У ПОЛУДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ СИБИРИ****Годин В.Н.***ФГБОУ ВПО «Московский педагогический государственный университет», Москва,  
e-mail: godinvn@yandex.ru*

На территории Сибири встречается 130 видов полудревесных цветковых растений, относящихся к 39 родам и 15 семействам. Полудревесные растения характеризуются высокой степенью раздельнополости: 57 видов (43,8%) образуют однополые цветки. У полукустарников и полукустарничков Сибири выявлено четыре варианта раздельнополости: гиномоноэция (31 вид; 23,8%), гинодиэция (15 видов; 11,5%), моноэция (7 видов; 5,4%) и диэция (4 вида; 3,1%). Проанализированы связи между половыми формами растений и рядом их эколого-биологических особенностей: жизненная форма, способ опыления, особенности строения околоплодника, тип ареала, пояс-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению.

**Ключевые слова:** половые формы, полудревесные растения, Сибирь**SEXUAL FORMS OF SEMI-WOODY PLANTS IN SIBERIA****Godin V.N.***Moscow state pedagogical university, Moscow, e-mail: godinvn@yandex.ru*

In Siberia found 130 species of semi-woody flowering plants belonging to 39 genera and 15 families. Semi-woody plants characterized by a high degree of sexual differentiation: 57 species (43.8%) have unisexual flowers. In subshrubs and dwarf subshrubs of Siberia revealed four sexual forms: gynomonoeicy (31 species, 23.8%), gynodioeicy (15 species, 11.5%), monoeicy (7 species, 5.4%) and dioeicy (4 species, 3.1%). The relationship between sexual forms of plants and a number of their ecological and biological characteristics: life forms, mode of pollination, the structural features of pericarp, habitat type, zonal group, and ecological group are analyzed.

**Keywords:** sexual forms, semi-woody plants, Siberia

Полудревесные (ПД) растения достаточно редко являются объектом исследования. Имеющиеся в литературе данные посвящены в основном морфогенезу и отдельным вопросам биологии полукустарников и полукустарничков у некоторых таксонов цветковых растений [1; 8; 9]. В единичных работах рассмотрена антэкология отдельных представителей ПД растений [7]. Между тем сведения о биологических и экологических особенностях необходимы для понимания как современного существования и географического распространения полукустарников и полукустарничков, так и для решения вопросов происхождения и эволюции ПД формы роста как таковой. Большинство современных исследований посвящено выявлению связей между разными половыми формами (в основном диэции и моноэции) и рядом эколого-биологических особенностей видов, а именно: географическое распространение, форма роста, способ опыления, тип плодов, окраска цветков и т. д. Однако, в подобных работах ПД растения не рассматриваются исследователями и в подавляющем большинстве анализируются тропические флоры земного шара [11]. Для флор умеренных широт данные о встречаемости у ПД растений половых форм и их связях с эколого-биологическими особенностями видов полностью отсутствуют. В связи с этим цель данной работы – вы-

явление половых форм у полудревесных растений Сибири и установление экологических корреляций половых форм с различными характеристиками полукустарников и полукустарничков.

**Материалы и методы исследования**

К ПД отнесены растения, у которых надземные оси на значительной части их длины остаются травянистыми, ежегодно отмирают, а сохраняются и одревесневают лишь их базальные участки. У полукустарников длина надземных осей составляет 60 см и более. У полукустарничков длина надземных осей не превышает 60 см.

В настоящее время во флоре Сибири ПД растения представлены 15 семействами, 39 родами и 130 видами. Список видов для исследования основан на монографии И.Ю. Коропачинского и Т.Н. Встовской [10]. Для каждого вида указаны следующие характеристики: половая форма, жизненная форма, способ опыления, особенности строения плодов, тип ареала, пояс-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению, распространение по флористическим провинциям. Для определения половых форм растений и способов опыления использованы собственные данные [3-6]. Отнесение растений к определённым половым формам проведено с учётом современных методологических подходов [2]. Жизненные формы, типы ареалов, пояс-зональные группы, экологическая приуроченность видов и объем семейств приведены в основном по монографии Коропачинского и Встовской [10]. Данные по жизненным формам некоторых крупных родов взяты у Л.Н. Дорохиной [8] и Е.Б. Колеговой [9]. Выделены пять типов ареалов (циркумполярные, евразийские, азиатско-американ-

ские, азиатские, геми- и эндемики) и пять поясно-зональных групп (степные, лесостепные, бореальные, арктоальпийские, аazonальные). ПД растения отнесены к четырем экологическим группам по степени увлажнения: ксерофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты, мезофиты, гигрофиты. По особенностям околоплодника виды подразделены на две группы: с сухими и сочными плодами. Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставлении частот видов с половой дифференциацией использован критерий  $\chi^2$ . Статистическая обработка материала и построение графиков проведена с помощью программы Microsoft Excel: Mac 2011.

**Результаты исследования и их обсуждение**

Раздельнополые и гермафродитные виды. У 57 видов из 130 ПД растений флоры Сибири образуются однополые цветки,

т. е. 43,8% обладают половой дифференциацией.

Из 15 семейств (рис. 1) ПД растений, свойственных флоре Сибири, 10 включают только виды с гермафродитными цветками. Большинство семейств этой группы монотипны, исключение составляют следующие семейства: Fabaceae (9 видов), Brassicaceae (4 вида), Frankeniaceae (2 вида), Ranunculaceae (2 вида) и Solanaceae (2 вида). В 4 семействах из 15 помимо гермафродитизма встречаются и другие половые формы: Lamiaceae (14 раздельнополых видов из 41), Asteraceae (30 из 38), Chenopodiaceae (8 из 13) и Rosaceae (4 из 13). Одно семейство Dipsacaceae во флоре Сибири представлено гинодиэичным видом.

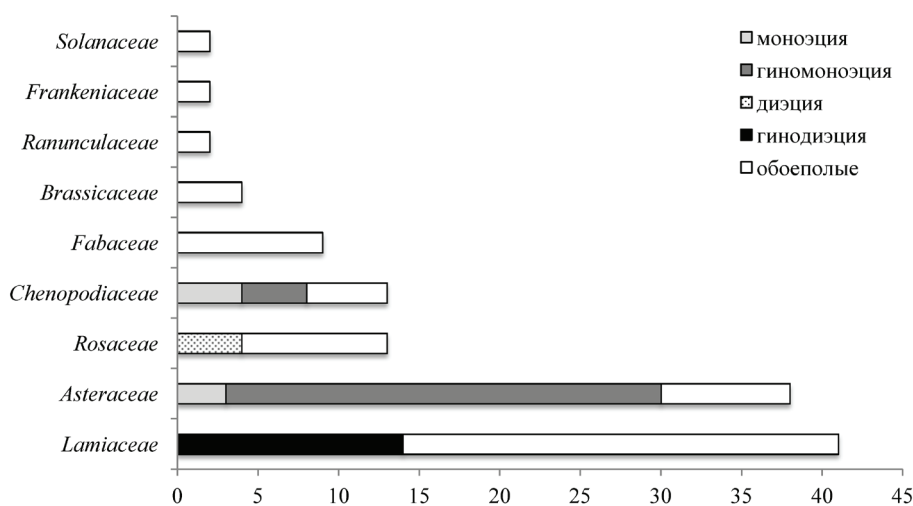


Рис. 1. Наиболее крупные семейства полудревесных растений Сибири и их половые формы (124 вида; 94,5% от общего числа). По оси X – число видов, по оси Y – семейства

Из 39 родов (рис. 2) ПД растений Сибири 21 включают только гермафродитные виды. Наиболее крупные роды этой группы – Astragalus (6 видов), Chamaerhodos (4 вида), Scutellaria (3 вида), Ptilotrichum (3 вида). Виды, входящие в состав 5 родов, кроме гермафродитизма обладают и другими половыми формами: Artemisia (25 из 31), Thymus (11 из 30), Dracoscephalum (1 из 6), Potentilla (3 из 4), Rubus (1 из 3). 13 родов состоят только из видов с однополыми цветками, наиболее крупные из них – Camphorosma, Krascheninnikovia и Asterothamnus.

Эколого-биологические особенности. Преимущественно ПД растения Сибири представлены полукустарничками – 84,6%

от общего числа видов. Доля видов с половой дифференциацией различается среди полукустарников и полукустарничков. Наиболее часто виды с однополыми цветками встречаются среди полукустарников (60,0% против 40,9% у полукустарничков). Однако полукустарнички обладают более широким спектром половых форм: у них встречаются четыре варианта половой дифференциации, а у полукустарников – только две (моноэция и гиномоноэция).

Большинство ПД растений Сибири опыляются с помощью различных видов насекомых – 66,2%. Доля гермафродитных и раздельнополых видов сильно варьирует у растений с разным способом опыления. У анемофильных растений частота встреча-

емости раздельнополых видов почти в три раза выше, чем у энтомофильных: 75,0 и 27,9% соответственно. Выявлена достоверная положительная связь между гиномоноэцией и анемофилией ( $\chi^2=34,65$ ;  $P<0,001$ ).

Во флоре Сибири у ПД растений преобладают виды с сухими плодами – 95,4% от общего числа видов. Подавляющее большинство растений с сочными плодами образуют гермафродитные цветки (83,3%).

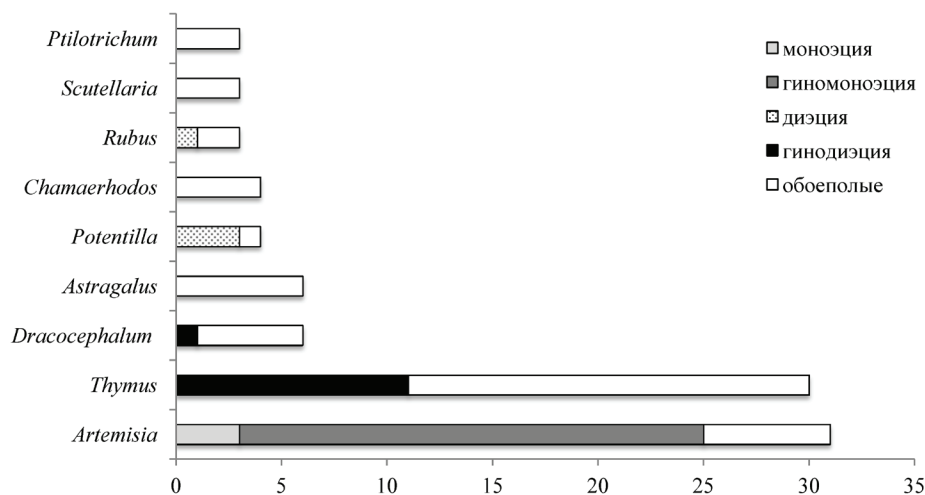


Рис. 2. Наиболее крупные роды полудревесных растений Сибири и их половые формы (90 видов; 69,2% от общего числа). По оси X – число видов, по оси Y – роды

У ПД растений Сибири чаще встречаются виды с азиатскими (46,2%), эндемичными (26,9%) или евразийскими ареалами (22,3%). Единичные полукустарники и полукустарнички обладают циркумполярными или азиатском-американскими ареалами. Среди видов с эндемичными ареалами преобладают гермафродитные растения (65,7%).

По экологической приуроченности большинство ПД растений Сибири ксерофиты – 66,9% от общего числа видов. Второе место по численности занимают ксеромезофиты – 24,6%. Исключительно редко ПД растения встречаются во влажных или переувлажнённых местообитаниях (8,5%).

Неравномерное распределение ПД видов по степени увлажнения местообитаний приводит к неравномерному распределению их по разным поясно-зональным группам. Наиболее часто ПД растения встречаются в разных степных сообществах – 66,9% от общего числа видов. Второе и третье места по встречаемости полукустарников и полукустарничков принадлежат различным вариантам высокогорной или арктической растительности (13,8%), а также лесостепным ландшафтам (10,8%).

ПД растения крайне неравномерно распределены в семи флористических про-

винциях Сибири. Наиболее их высокая абсолютная численность наблюдается в Алтае-Енисейской горно-гемибореальной провинции – 65 видов или 50,0% от общего числа. Наименьшая абсолютная численность ПД растений отмечается в Урало-Западно-Сибирской бореальной провинции – 7 видов или 5,4%. Такая же неравномерность отмечается в соотношении раздельнополых и гермафродитных растений в пределах разных флористических провинций. В четырёх провинциях – Западно-Сибирская гемибореальная, Алтае-Енисейская горно-гемибореальная, Байкальская гемибореальная и Тунгусско-Ленская бореальная – доля раздельнополых и гермафродитных видов примерно одинакова: 47,7-51,1% (гермафродитных растений). Минимальная частота встречаемости раздельнополых растений отмечается Сибирской арктико-гипарктической, Сибирской северо-восточной горно-гипарктической, Урало-Западно-Сибирской бореальной – 31,8-42,9%. Иными словами, в провинциях с более суровыми условиями существования и низкой теплообеспеченностью общая численность ПД растений минимальна, и среди них чаще, чем в провинциях с более высокой теплообеспеченностью, встречаются виды с гермафродитными цветками.

Половые формы. У 57 видов ПД растений флоры Сибири выявлено четыре половые формы: моноэция, гиномоноэция, диэция и гинодиэция.

Число моноэцичных видов среди ПД растений данной флоры составляет 7 (5,4% от числа всех видов), которые относятся к двум семействам – *Chenopodiaceae* (4 вида) и *Asteraceae* (3 вида). Все выявленные ПД виды с моноэцией характеризуются анемофильным опылением и образованием сухих плодов. У всех анемофильных видов ПД растений отмечается чётко выраженная дихогамия в форме протогинии, что обеспечивает ксеногамию. Этому же способствует взаимное расположение цветков разного пола: чаще всего пестичные цветки находятся в нижней части соцветия.

Группа гиномоноэцичных растений насчитывает 31 вид, что составляет 23,8% по отношению ко всем видам флоры и включает представителей двух семейств – *Asteraceae* (27 видов) и *Chenopodiaceae* (4 вида). В семействе *Asteraceae* гиномоноэция широко распространена и является вполне устойчивым систематическим признаком. Наибольшее число гиномоноэцичных видов среди астровых зарегистрировано в роде *Artemisia* (22 вида). Числовые соотношения между обоеполыми и пестичными цветками вполне стабильны в пределах корзинки, генетически закреплены и мало подвержены влиянию условий произрастания. Как правило, пестичные цветки располагаются по периферии соцветий, центр которых занимают обоеполые. Большая часть гиномоноэцичных растений является полукустарничками (74,2% видов). Анемофильное опыление встречается у 26 гиномоноэцичных видов (83,9%). Анемофилии у этих видов способствует чётко выраженная протогиния и довольно длительное сохранение жизнеспособности рылец (от 3 до 8 дней) обоеполых и пестичных цветков.

В районе исследования диэция выявлена у четырёх ПД растений из семейства *Rosaceae*. Все диэцичные виды являются полукустарничками, опыляющимися с помощью различных насекомых.

Гинодиэция обнаружена у 15 видов (11,5%) из двух семейств – *Lamiaceae* (14 видов) и *Dipsacaceae* (1 вид). Все гинодиэцичные ПД виды по способу опыления относятся к энтомофильным, а по жизненным формам – к полукустарничкам.

#### Заключение

Полудревесные растения в Сибири представлены преимущественно полуку-

старничками, наиболее широко распространёнными в различных вариантах степей азиатской части материка Евразия, образующими сухие плоды и опыляющимися с помощью разнообразных видов насекомых. Небольшая доля полудревесных растений во флоре Сибири (2,9% от общего числа покрытосеменных растений) обусловлена их специфическими биологическими и экологическими особенностями, которые не позволяют им входить в состав наиболее широко распространённой в Сибири лесной растительности. Выявленное соотношение раздельнополых и гермафродитных видов у полудревесных растений по нашему мнению связано с общей высокой долей половой дифференциации у покрытосеменных растений с данной формой роста. Широкое распространение гиномоноэции и гинодиэции у полудревесных растений скорее всего отражает в целом состояние уровня половой дифференциации покрытосеменных умеренного пояса Земли [6]. Для подтверждения высказанных предположений необходимы дополнительные исследования в разных ботанико-географических зонах.

#### Список литературы

1. Беспалова З.Г. К биологии полукустарничков-эдификаторов фитоценозов Ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана // Бот. журн. – 1960. – Т. 45, № 10. – С. 1462-1475.
2. Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журн. общей биол. – 2007. – Т. 68, № 2. – С. 98-108.
3. Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Lamiidae* в Сибири. Обзор литературы // Раст. мир Азиатской России. – 2011. – № 2 (8). – С. 49-53.
4. Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Asteridae* в Сибири. Обзор литературы // Вестник ТГУ. – 2012. – № 364. – С. 207-211.
5. Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Scrophyllidae* в Сибири. Обзор литературы // Раст. мир Азиатской России. – 2013. – № 2 (12). – С. 55-60.
6. Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодиэции у цветковых растений // Бот. журн. – 2013. – Т. 98, № 12. – С. 1465-1487.
7. Демьянова Е.И. Антэкология маревых каменистой и солончаковой пустыни Юго-восточного Казахстана: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Пермь, 1970. – 18 с.
8. Дорохина Л.Н. Морфогенез и возможные пути эволюции жизненных форм некоторых полыней: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – М., 1973. – 22 с.
9. Колегова Е.Б. Морфогенез видов рода *Thymus* L. и структура их ценопопуляций в Хакасии: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2010. – 16 с.
10. Корапачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск: изд-во СО РАН, 2002. – 707 с.
11. 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: Springer, 1999. – P. 1-31.