

ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ПОДКЛАССА ASTERIDAE В СИБИРИ. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

У 42,3% (265 видов и подвидов) покрытосеменных растений подкласса Asteridae в Сибири встречаются 6 форм половой дифференциации: моноэция, гиномоноэция, гинодиэция, диэция, полигамодиэция и триэция, самая распространенная из которых – гиномоноэция (201 вид, 32,1%).

Ключевые слова: половая дифференциация; Asteridae; Сибирь.

Семейству Asteraceae принадлежит абсолютное большинство гиномоноэцичных видов растений. Гиномоноэция в этом семействе является вполне устойчивым систематическим признаком и служит важным показателем при разграничении более мелких таксонов внутри семейства. Наибольшее число гиномоноэцичных видов среди Asteraceae обнаружено в трибе Anthemidae [1]. Однако мало что известно о приуроченности разнообразных вариантов половой дифференциации к разным таксонам цветковых растений, о распространении их 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 растений подкласса Asteridae в Сибири.

Материалы и методы исследования

К подклассу Asteridae в Сибири относятся 2 порядка, 3 семейства, 98 родов и 627 видов и подвидов [2]. Список видов и подвидов для исследования основан на «Конспекте флоры Сибири» [2] и коллективной монографии «Флора Сибири» [3–5]. Для каждого вида и подвида указывали следующие характеристики: половая дифференциация, жизненная форма, вегетативная подвижность, тип ареала, поясno-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению. Жизненные формы, типы ареалов, поясno-зональные группы, экологическая приуроченность видов приведены по работам разных авторов [6–14]. Жизненные формы классифицированы по системе И.Г. Серебрякова [15], выделены древесные, полудревесные растения, наземные (многолетние и однолетние) и водные травы. Для выявления особенностей структуры жизненных форм у видов рода *Artemisia* L. использована работа [16]. Выделены пять типов ареалов (циркумполярные, евразийские, азиатско-американские, азиатские, гемии эндемики) и пять экологических групп растений по степени увлажнения (ксерофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты). Все виды и подвиды отнесены к шести поясno-зональным группам: степные, лесостепные, бореальные, высокогорные, арктические и гипарктические, азональные.

В приведенном ниже списке 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 частоты

их встречаемости. Приняты следующие условные обозначения: М – моноэция, ГМ – гиномоноэция, Д – диэция, ГД – гинодиэция, ПД – полигамодиэция, Т – триэция.

Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот видов с половой дифференциацией использован критерий χ^2 [17]. 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, как полагаю, в настоящее время он является полным.

Asteraceae. *Achillea asiatica* Serg. [ГМ], *A. inundata* Kondr. [ГМ], *A. micrantha* Willd. [ГМ] [18], *A. millefolium* L. [ГМ, ГД] [18, 19], *A. nigrescens* (E. Mey.) Rydb. [ГМ], *A. nobilis* L. [ГМ], *A. schmakovii* A. Kuprijanov [ГМ] (для видов рода *Achillea* L.), *A. setacea* Waldst. & Kit. [ГМ] [18], *Ajania fruticulosa* (Ledeb.) Poljak. [ГМ] [20], *Ambrosia artemisiifolia* L. [М], *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. [Д], *A. friesiana* (Trautv.) Ekman [Д], *A. monosephala* DC. [Д], *A. villifera* Boriss. [Д], *Anthemis subtinctoria* Dobrocz. [ГМ] [18], *Arctogeron gramineum* (L.) DC. [ГМ] [21], *Arnica frigida* C. A. Mey. ex Ijjin [ГМ], *A. iljinii* (Maguire) Ijjin [ГМ], *A. intermedia* Turcz. [ГМ] [18], *Artemisia abbreviata* (Krasch. ex Korobkov) Krasnob. (для видов подрода *Artemisia* Less.) [ГМ], *A. abrotanum* L. [ГМ], *A. absinthium* L. [ГМ], *A. adamsii* Bess. [ГМ], *A. anethifolia* Web. [ГМ], *A. annua* L. [ГМ, ГД] [19, 22], *A. arctica* Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov [ГМ] (для видов подрода *Artemisia* Less.), *A. arctisibirica* Korobkov [ГМ] (для видов подрода *Artemisia* Less.), *A. arenaria* DC. [М], *A. argyi* Levi. & Vaniot [ГМ], *A. argyrophylla* Ledeb. [ГМ], *A. armeniaca* Lam. [ГМ], *A. austriaca* Jacq. [ГМ], *A. bargusinensis* Spreng. [М], *A. borealis* Pall. [М], *A. caespitosa* Ledeb. [ГМ], *A. campestris* L. [М], *A. commutata* Bess. [М], *A. cuspidata* Krasch. [ГМ], *A. czechanovskiana* Trautv. [ГМ], *A. desertorum* Spreng. [М], *A. dolosa* Krasch. [М], *A. dracunculus* L. [М], *A. dudinensis* Amel'jcenko [ГМ] (для видов подрода *Artemisia* Less.), *A. freyniana* (Pamp.) Krasch. [ГМ], *A. frigida* Willd. [ГМ], *A. furcata* Bieb. [ГМ], *A. glauca* Pall. ex Willd. [М], *A. globosa* Krasch. [М], *A. glomerata* Ledeb. [ГМ], *A. gmelinii* Web. [ГМ], *A. halodendron* Turcz. ex Bess. [М], *A. henrietae* Krasch. [М], *A. integrifolia* L. [ГМ], *A. jacutica* Drob. [ГМ], *A. kruhsiana* Bess.

[ГМ], *A. laciniata* Willd. [ГМ], *A. laciniatiformis* Kom. [ГМ], *A. lagocephala* (Bess.) DC. [ГМ], *A. lagopus* Fisch. ex Bess. [ГМ], *A. latifolia* Ledeb. [ГМ], *A. ledebouriana* Bess. [М], *A. leucophylla* (Turcz. ex Bess.) Pamp. [ГМ], *A. macilantha* (Maxim.) Krasch. [М], *A. macrantha* Ledeb. [ГМ], *A. macrocephala* Jacq. ex Bess. [ГМ], *A. maximoviciana* Krasch. ex Poljak. [ГМ], *A. messerschmidtiana* Bess. [ГМ], *A. mongolica* (Bess.) Fisch. ex Nakai [ГМ], *A. monostachya* Bunge ex Maxim. [М], *A. norvegica* Fries [ГМ], *A. obtusiloba* Ledeb. ssp. *altaensis* (Krasch.) Krasnob. [ГМ] (для видов подрода *Artemisia* Less.), *A. obtusiloba* Ledeb. ssp. *martjanovii* (Krafeh. ex Poljak.) Krasnob. [ГМ] (для видов подрода *Artemisia* Less.), *A. obtusiloba* Ledeb. s. str. [ГМ] (для видов подрода *Artemisia* Less.), *A. obtusiloba* Ledeb. ssp. *subviscosa* (Turcz. ex Bess.) Krasnob. [ГМ] (для видов подрода *Artemisia* Less.), *A. palustris* L. [ГМ], *A. phaeolepis* Krasch. [ГМ], *A. pontica* L. [ГМ], *A. pubescens* Ledeb. [М], *A. pycnorhiza* Ledeb. [М], *A. remotiloba* Krasch. ex Poljak. [ГМ], *A. rupestris* L. [ГМ], *A. rutifolia* Steph. ex Spreng. [ГМ], *A. samoiedorum* Pamp. [ГМ], *A. santolinifolia* Turcz. ex Bess. [ГМ], *A. scoparia* Waldst. & Kit. [М], *A. selengensis* Turcz. ex Bess. [ГМ], *A. sericea* Web. [ГМ], *A. sieversiana* Willd. [ГМ], *A. subarctica* Krasch. [ГМ], *A. tanacetifolia* L. [ГМ], *A. tilesii* Ledeb. [ГМ], *A. tomentella* Trautv. [М], *A. triniana* Bess. [ГМ], *A. umbrosa* (Bess.) Pamp. [ГМ], *A. vulgaris* L. [ГМ], *A. xerophytica* Krasch. [ГМ] [22], *Aster alpinus* L. [ГМ], *A. sibiricus* L. [ГМ], *A. tataricus* L. fil. [ГМ] [23], *Asterothamnus heteropappoides* Novopokr. [ГМ], *A. polifolius* Novopokr. [ГМ] [24], *Bellis perennis* L. [ГМ], *Boltonia lautureana* Deb. [ГМ] [18], *Brachanthemum baranovii* (Krasch. & Poljak.) Krasch. [ГМ] [25], *Brachyactis ciliata* (Ledeb.) Ledeb. [ГМ] [26], *Carduus crispus* L. s. str. [ГД] [27], *C. nutans* L. [ГД] (для *Carduus thoermeri* Weinm.) [19], *Carpesium triste* Maxim. [ГМ] [18], *Centaurea jacea* L. [Т], *C. phrygia* L. [ГД], *C. scabiosa* L. [ГД] [19], *Chrysanthemum arcticum* ssp. *polare* Hult. [ГМ], *C. sinuatum* Ledeb. [ГМ], *C. zawadskii* Herbich s. str. [ГМ], *C. zawadskii* Herbich ssp. *peleiolepis* (Trautv.) Zuev [ГМ] (для видов рода *Dendranthema* (DC.) DesMoul.) [28], *Cirsium alatum* (S.G. Gmel.) Bobr. [ГД], *C. canum* (L.) All. [ГД] [29], *C. esculentum* (Siev.) C. A. Mey. [ГД] [30], *C. helenioides* (L.) Hill [ГД] [31], *C. heterophyllum* (L.) Hill [ГД] [32], *C. incanum* (S.G. Gmel.) Fisch. [Д] [33], *C. oleraceum* (L.) Scop. [ГД] [31], *C. palustre* (L.) Scop. [ГД] [19], *C. setosum* (Willd.) Bess. [Д] [33], *C. vulgare* (Savi) Ten. [ГД] [31], *Doronicum altaicum* Pall. [ГМ], *D. oblongifolium* DC. [ГМ], *D. turkestanicum* Cavill. [ГМ], *Erigeron acris* L. [ГМ], *E. altaicus* M. Pop. [ГМ], *E. borealis* (Vierh.) Simm. [ГМ], *E. canadensis* L. [ГМ], *E. elongatus* Ledeb. [ГМ], *E. flaccidus* (Bunge) Botsch. [ГМ], *E. krylovii* Serg. [ГМ], *E. lonchophyllus* Hook. [ГМ], *E. muirii* A. Gray [ГМ], *E. oreades* (Schrenk) Fisch. & C. A. Mey. [ГМ], *E. silenifolius* (Turcz.) Botsch. [ГМ], *E. uniflorus* L. ssp. *eriocalyx* (Ledeb.) A. & D. Love [ГМ], *E. uniflorus* L. ssp. *eriocephalus* (J. Vahl) Cronq. [ГМ], *Filago arvensis* L. [ГМ] [18], *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam. [ГМ] [34], *Fornicium carthamoides* (Willd.) R. Kam. [ГД] (для *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Пjin) [35], *F. serratuloides* (Georgi) R. Kam. [ГД] (для *Rhaponticum serratuloides* (Georgi) Bobr.) [36], *Galatella divaricata* (Fisch.

ex Bieb.) Novopokr. [ГМ] [37], *Galinsoga parviflora* Cav. [ГМ] [18], *Gnaphalium norvegicum* Gunn. [ГМ], *G. supinum* L. [ГМ], *G. sylvaticum* L. [ГМ], *G. uliginosum* L. [ГМ], *Helichrysum arenarium* (L.) Moench [ГМ] [19], *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr. [ГМ], *H. altaicus* ssp. *appressifolius* Koroljuk [ГМ] (для видов рода *Heteropappus* Less.), *H. biennis* (Ledeb.) Tamamsch. ex Grub. [ГМ], *H. medius* (Kryl.) Tamamsch. [ГМ] [18], *Hieracium virosium* Pall. [ГД] [30], *Inula britannica* L. [ГМ], *I. caspica* Blum ex Ledeb. [ГМ], *I. helenium* L. [ГМ], *I. hirta* L. [ГМ], *I. salicina* L. ssp. *aspera* (Poir.) Jav. [ГМ] [18], *Jacobaea arenaria* (Bieb.) E. Wiebe [ГМ] (для *Senecio grandidentatus* Ledeb.), *J. cannabifolia* (Less.) E. Wiebe [ГМ] (для *Senecio cannabifolius* Less.), *J. erucifolia* (L.) Gaertn., Mey. et Scherb. s. str. [ГМ] (для *Senecio erucifolius* L. s. l.), *J. erucifolia* ssp. *argunensis* (Turcz.) E. Wiebe [ГМ] (для *Senecio argunensis* Turcz.), *J. kirghisica* (DC.) E. Wiebe [ГМ] (для *Senecio paucifolius* S.G. Gmel.), *J. nemorensis* (L.) E. Wiebe [ГМ] (для *Senecio nemorensis* L.), *J. sarracenicum* Moench. [ГМ] (для *Senecio fluviatilis* Wallr.), *J. tatarica* (Lees.) E. Wiebe [ГМ] (для *Senecio tataricus* Less.), *J. vulgaris* Gaertn. [ГМ] (для *Senecio jacobaea* L.) [38], *Kalimeris incisa* (Fisch.) DC. [ГМ], *K. integrifolia* Turcz. [ГМ] [39], *Leibnitzia andria* (L.) Turcz. [ГМ] [40], *Leontopodium leontopodioides* (Willd.) Beauverd [Д, М], *L. ochroleucum* Beauverd ssp. *campestre* (Ledeb.) V. Khan [Д, М] (для *L. ochroleucum* var. *campestre* (Ledeb.) Grub.), *L. ochroleucum* Beauverd ssp. *conglobatum* (Turcz.) V. Khan [Д, М] (для *L. ochroleucum* var. *conglobatum* (Turcz.) Grub.) [41], *Leucanthemum vulgare* Lam. [ГМ] [19], *Ligularia altaica* DC. [ГМ], *L. fischeri* (Ledeb.) Turcz. [ГМ], *L. glauca* (L.) O. Hoffm. [ГМ], *L. robusta* (Ledeb.) DC. [ГМ], *L. sibirica* (L.) Cass. s. str. [ГМ], *L. sibirica* ssp. *abakanica* (Pojark.) E. Wiebe [ГМ] (для *Ligularia abakanica* Pojark.), *L. sibirica* ssp. *arctica* (Pojark.) V. Sergienko [ГМ] (для *Ligularia arctica* Pojark.), *L. thyrsoides* (Ledeb.) DC. [ГМ] [42], *Matricaria recutita* L. [ГМ] [43], *Neopallasia pectinata* (Pall.) Poljak [ГМ] [44], *Packera heterophylla* (Fisch.) E. Wiebe [ГМ] (для *Senecio resedifolius* Less.) [38], *Petasites frigidus* (L.) Fries [Д, ПД], *P. glacialis* (Ledeb.) Polun. [Д, ПД], *P. radiatus* (J. F. Gmel.) Toman [Д, ПД], *P. rubellus* (J. F. Gmel.) Toman [Д, ПД], *P. sibiricus* (J. F. Gmel.) Dingwall [Д, ПД], *P. spurius* (Retz.) Reichenb. [Д, ПД] [18], *Ptarmica acuminata* Ledeb. [ГМ] (для *Achillea acuminata* (Ledeb.) Sch. Bip.), *P. alpina* (L.) DC. [ГМ] (для *Achillea alpina* L.), *P. impatiens* (L.) DC. [ГМ] (для *Achillea impatiens* L.), *P. ledebourii* (Heimerl.) Klok. & Krytzka [ГМ] (для *Achillea ledebourii* Heimerl.), *P. salicifolia* (Bess.) Serg. [ГМ] (для *Achillea salicifolia* Bess.) [45], *Pulicaria vulgaris* Gaertn. [ГМ] [18], *Pyrethrum abrotanifolium* Bunge ex Ledeb. [ГМ], *P. alatavicum* (Herd.) O. & B. Fedtsch. s. str. [ГМ], *P. alatavicum* (Herd.) O. & B. Fedtsch. ssp. *krylovianum* (Krasch.) Boldyreva [ГМ] (для *Pyrethrum krylovianum* Krasch.), *P. corymbosum* (L.) Scop. [ГМ], *P. lanuginosum* (Sch. Bip. & Herd.) Tzvel. [ГМ], *P. pulchellum* Turcz. ex DC. [ГМ], *P. pulchrum* Ledeb. [ГМ], *P. pyrethroides* (Kar. & Kir.) B. Fedtsch. ex Krasch. [ГМ] [46], *Rhinactinidia eremophila* (Bunge) Botsch. [ГМ] (для *Krylovia eremophila* (Bunge) Schischik.), *R. eremophila* ssp. *tuvinica* Koroljuk [ГМ] (для видов рода *Krylovia* Schischik.) [47], *Senecio*

dubitabilis C. Jeffrey & Y. L. Chen [ГМ], *S. subdentatus* Ledeb. [ГМ], *S. viscosus* L. [ГМ], *S. vulgaris* L. [ГМ] [38], *Serratula coronata* L. s. str. [ГМ, ГД] [32, 48], *S. coronata* ssp. *manshurica* (Kitag.) Zhirova [ГМ] (для *S. coronata* var. *orientalis* Boriss.) [48], *Solidago canadensis* L. [ГМ], *S. dahurica* Kitag. [ГМ] (для видов рода *Solidago* L.), *S. gebleri* Juz. [ГМ] (для видов рода *Solidago* L.), *S. lapponica* With. [ГМ], *S. spiraeifolia* Fisch. ex Herd. [ГМ], *S. virgaurea* L. [ГМ] [18], *Tanacetum crassipes* (Stschegl.) Tzvel. [ГМ], *T. bipinnatum* (L.) Sch. Bip. [ГМ], *T. millefolium* (L.) Tzvel. [ГМ], *T. tanacetoides* (DC.) Tzvel. [ГМ], *T. vulgare* L. s. str. [ГМ], *T. vulgare* ssp. *boreale* (Fiech. ex DC.) A. & D. Love [ГМ] [49], *Taraxacum officinale* Wigg. [ГД] [50], *Tephrosia x arctisibirica* (Jurtz & Korobkov) Czer. [ГМ] (для *Senecio x arctisibirica* (Jurtz & Korobkov) [51], *T. atropurpurea* (Ledeb.) Holub [ГМ] (для *Senecio atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch.), *T. flammea* (DC.) Holub [ГМ] (для *Senecio flammeus* Turcz. ex DC.), *T. frigida* (Richards.) Holub [ГМ] (для *Senecio atropurpureus* auct. non. (Ledeb.) B. Fedtsch.), *T. integrifolia* (L.) Holub [ГМ] (для *Senecio campester* (Retz.) DC.), *T. jacutica* (Schischk.) Holub [ГМ] (для *Senecio jacuticus* Schischk.), *T. kirilowii* (Turcz. ex DC.) Holub [ГМ] (для *Senecio amurensis* Schischk.), *T. palustris* (L.) Reichenb. [ГМ] (для *Senecio arcticus* Rupr.), *T. porphyrantha* (Schischk.) Holub [ГМ] (для *Senecio porphyranthus* Schischk.), *T. praticola* (Schischk. & Serg.) Holub [ГМ] (для *Senecio asiaticus* Schischk. et Serg.), *T. pricei* (Simps.) Holub [ГМ] (для *Senecio pricei* Simps.), *T. subdentata* (Bunge) Holub [ГМ] (для *Senecio sukaczewii* Schischk.), *T. tundricola* (Tolm.) Holub s. str. [ГМ] (для *Senecio tundricola* Tolm.) [38], *T. tundricola* ssp. *lindstroemii* (Ostenf.) E. Wiebe [ГМ] (для *Senecio tundricola* ssp. *lindstroemii* (Ostenf.) Korobkov) [51], *T. turczaninowii* (DC.) Holub s. str. [ГМ] (для *Senecio turczaninowii* DC.), *T. turczaninowii* ssp. *reverdattoi* (K. Sobol.) E. Wiebe [ГМ] (для *Senecio reverdattoi* K. Sobol.), *T. veresczaginii* (Schischk. & Serg.) Holub [ГМ] (для *Senecio veresczaginii* Schischk. & Serg.) [38], *Tripleurospermum ambiguum* (Ledeb.) Franch. & Savat. [ГМ], *T. hookeri* Sch. Bip. [ГМ], *T. inodorum* (L.) Sch. Bip. [ГМ] [52], *Tripolium vulgare* Nees [ГМ] [53], *Turczaninowia fastigiata* (Fisch.) DC. [ГМ, М] [54], *Tussilago farfara* L. [М], *Xanthium ripicola* Holub [М] (для видов рода *Xanthium* L.), *X. sibiricum* Patr. ex Widd. [М] (для видов рода *Xanthium* L.), *X. spinosum* L. [М], *X. strumarium* L. [М] [19], *Ximenesia encelioides* Cav. [ГМ] [55].

Campanulaceae. *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC. [ГД] [56], *Campanula bononiensis* L. [ГД] [30], *C. patula* L. [ГД] [36], *C. rapunculoides* L. [ГД] [57], *C. rotundifolia* L. [ГД] [32], *C. sibirica* L. [ГД], *C. wolgensis* P. Smirn. [ГД] [30].

Анализ половой дифференциации растений подкласса Asteridae в Сибири показывает, что у 627 видов и подвидов для 265 из них (42,3%) образуются негермафродитные цветки. Среди видов и подвидов с половой дифференциацией наиболее часто встречаются гиномоноэцичные (201 вид, 32,1%). Остальные варианты половой дифференциации встречаются намного реже и представлены моноэцией (25 видов, 4,0%), гинодиэцией (23 вида, 3,7%) и диэцией (15 видов, 2,4%).

На уровне семейств в 2 из 3 встречаются таксоны с разными вариантами половой дифференциации. Сем.

Lobeliaceae на территории Сибири не содержит видов или подвидов с половой дифференциацией.

Из 98 родов в 59 (60,2%) отмечены виды и подвиды с половым полиморфизмом. К родам сем. Asteraceae, все виды которых в Сибири образуют негермафродитные цветки, относятся *Achillea*, *Ajania*, *Ambrosia*, *Antennaria*, *Anthemis*, *Arnica*, *Aster*, *Asterothamnus*, *Boltonia*, *Brachanthemum*, *Brachyactis*, *Carpesium*, *Chrysanthemum*, *Doronicum*, *Erigeron* и т.д.

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 [58–60 и др.].

Интересно было выявить связь между жизненными формами растений и их половой организацией. Анализ данных таблицы показывает, что процесс половой дифференциации наиболее выражен среди полудревесных растений, а среди трав – у малолетних видов. Ч. Дарвин [35] первый обратил внимание на более высокую частоту встречаемости раздельнополых растений среди древесных видов. Это можно объяснить тем, что время вступления особей в репродуктивный период имеет большое значение для эволюции вида [61]. 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 предьявляет 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. Как показала Е.И. Демьянова [32], такая форма половой дифференциации, как гинодиэция присуща преимущественно многолетним формам и почти не встречается среди однолетников и двулетников. Однако у видов семейства Asteraceae наблюдается обратная картина: доля растений с половой дифференциацией среди травянистых малолетников выше, чем у многолетних травянистых поликарпиков. Скорее всего, связано это с тем, что у видов этого семейства наличие негермафродитных цветков в корзинках – систематический признак, который слабо связан с биоморфологическими особенностями видов.

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 Asteridae в Сибири отмечается связь между вегетативной подвижностью и половой дифференциацией. Процесс половой дифференциации наиболее выражен среди видов и подвидов с вегетативной подвижностью особей, чем у вегетативно неподвижных видов (таблица).

Не отмечается связь, с одной стороны, между половой дифференциацией растений и их экологическими

группами по степени увлажнения, с другой стороны, странением их в разных растительных поясах и зонах между половой дифференциацией растений и распро- (таблица).

Связь биологических и экологических особенностей видов в подклассе Asteridae с их половой дифференциацией

Биологические особенности	Число видов	Половые формы			
		с половой дифференциацией		с гермафродитными цветками	
		n_{ij}	\bar{n}_{ij}	n_{ij}	\bar{n}_{ij}
Жизненные формы					
Полудревесные	42	34	17,7	8	24,3
Наземные травы:					
Многолетние	508	190	213,0	318	294,1
Малолетние	77	40	32,4	37	44,6
χ^2 (P)		19,49 (P = 0,0001)		14,18 (P = 0,001)	
Вегетативная подвижность					
Вегетативно неподвижные	291	97	121,7	192	167,3
Вегетативно подвижные	336	167	142,3	171	195,7
χ^2 (P)		9,29 (P = 0,002)		6,76 (P = 0,01)	
Экологические группы по степени увлажнения					
Ксерофиты	178	74	74,9	104	103,1
Мезоксерофиты и ксеромезофиты	146	54	61,5	92	84,5
Мезофиты	260	112	109,5	148	150,5
Гигрофиты	43	24	18,1	19	24,9
χ^2 (P)		2,90 (P = 0,41)		2,11 (P = 0,55)	
Типы ареалов					
Циркумполярные	66	36	27,8	30	38,2
Евразийские	153	70	64,4	83	88,6
Азиатско-американские	19	14	8,0	5	11,0
Азиатские	282	117	118,7	165	163,3
Геми- и эндемики	107	27	45,1	80	61,9
χ^2 (P)		14,67 (P = 0,005)		10,67 (P = 0,03)	
Поясно-зональные группы					
Степные	137	52	57,7	85	79,3
Лесостепные	123	60	51,8	63	71,2
Бореальные	125	46	52,6	79	72,4
Высокогорные	91	38	38,3	53	52,7
Арктические и гипарктические	42	22	17,7	20	24,3
Азональные	109	46	45,9	63	63,1
χ^2 (P)		3,75 (P = 0,59)		2,73 (P = 0,74)	

Примечание. n_{ij} – наблюдаемая численность фенотипа, \bar{n}_{ij} – ожидаемая численность фенотипа, χ^2 – критерий хи-квадрат, P – достоверность различий.

Интересно отметить связь между размерами ареалов видов и половой экспрессией растений. Анализ данных таблицы показывает, что среди видов растений с широким ареалом (циркумполярные, евразийские) намного чаще встречается половая дифференциация, чем у видов растений с геми- и эндемичными ареалами. Это можно объяснить тем, что виды с широким ареалом имеют широкую норму реакции, одним из составных компонентов

которой и является наличие половой дифференциации. Приспособительное значение полового полиморфизма заключается в уменьшении внутривидовой конкуренции в результате дифференциации половых форм по экологическим нишам, повышении общей конкурентоспособности вида и расселении в местообитаниях с более сложными условиями произрастания, в которых существование гермафродитных растений может быть затруднено [62].

ЛИТЕРАТУРА

1. Поляков П.П. Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата : Наука, 1967. 334 с.
2. Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск : Наука, 2005. 362 с.
3. Флора Сибири. Solanaceae – Lobeliaceae. Новосибирск : Наука, 1996. Т. 12. 207 с.
4. Флора Сибири. Asteraceae (Compositae). Новосибирск : Наука, 1997. Т. 13. 472 с.
5. Флора Сибири. Дополнения, исправления, указатели к томам 1–13. Новосибирск : Наука, 2004. Т. 14. 188 с.
6. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : Наука, 1960. 450 с.
7. Растительный покров Хакасии. Новосибирск : Наука, 1976. 424 с.
8. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск : Наука, 1984. 265 с.
9. Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 2001. 192 с.
10. Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. 131 с.
11. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Российского Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука, 2006. 296 с.
12. Королук А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–28.
13. Флора Салаирского кряжа. Новосибирск : Гео, 2007. 252 с.
14. Стрельникова Т.О. Флора Вацелакского хребта. Новосибирск : Гео, 2010. 225 с.
15. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
16. Амельченко В.П. Биосистематика полыней Сибири. Кемерово : Ирбис, 2006. 238 с.
17. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 271 с.

18. Hoffmann O. Compositae // 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, 1894. T. 4, abt. 5. S. 87–387.
19. Клуиш Р. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. T. I, bd. II. 696 s.
20. Цвелёв Н.Н. *Ajania* Poljak. // Флора СССР. М. ; Л.: АН СССР, 1961. Т. 26. С. 398–411.
21. Тамамиян С.Г. *Arctogeron* DC. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1959. Т. 25. С. 135–136.
22. Поляков П.П. *Artemisia* L. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 425–631.
23. Тамамиян С.Г. *Aster* L. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1959. Т. 25. С. 77–110.
24. Тамамиян С.Г. *Asterothamnus* Novorokr. // Флора СССР. М. ; Л.: АН СССР, 1959. Т. 25. С. 124–129.
25. Цвелёв Н.Н. *Brachanthemum* DC. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 390–397.
26. Бочанцев В.П. *Brachyaetis* Ledeb. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1959. Т. 25. С. 188–191.
27. Loew E. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den Letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart, 1894. 424 s.
28. Цвелёв Н.Н. *Dendranthema* (DC.) DesMoul. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 364–388.
29. Delannay X. Evolution of male-sterility mechanisms in gynodioecious and dioecious species of *Cirsium* (Cynareae, Compositae) // Plant Syst. Evol. 1979. Vol. 132, № 4. P. 327–332.
30. Пономарёв А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодизии у растений // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 1. С. 3–15.
31. Delannay X. La gynodioecie dans le genre *Cirsium* Miller // Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 1978. Vol. 111, № 1. P. 10–18.
32. Демьянова Е.И. Распространение гинодизии у цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
33. Харадзе А.Л. *Cirsium* Mill. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1963. Т. 28. С. 51–215.
34. Цвелёв Н.Н. *Filifolium* Kitamura // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 416–418.
35. Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. L. : Lohm Murray, 1877. 352 p.
36. Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений : дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. Т. 2. 349 с.
37. Цвелёв Н.Н. *Galatella* Cass. // Флора СССР. М. ; Л.: АН СССР, 1959. Т. 25. С. 138–172.
38. Шишкин Б. *Senecio* L. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 699–788.
39. Тамамиян С.Г. *Kalimeris* Cass. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1959. Т. 25. С. 122–124.
40. Победимова Е.Г. *Leibnitzia* Cass. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1963. Т. 28. С. 592–595.
41. Грубов В.И. *Leontopodium* R. Br. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1959. Т. 25. С. 342–360.
42. Пояркова А.И. *Ligularia* Cass. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 788–857.
43. Победимова Е.Г. *Matricaria* L. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 147–152.
44. Поляков П.П. *Neorallasia* Poljak. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 636–638.
45. Бочанцев В.П. Секция *Ptarmica* (DC.) Koch // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 104–124.
46. Цвелёв Н.Н. *Pyrethrum* Zinn // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 184–261.
47. Тамамиян С.Г. *Krylovia* Schischik. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1959. Т. 25. С. 129–135.
48. Борисова А.Г. *Serratula* L. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1963. Т. 28. С. 259–308.
49. Цвелёв Н.Н. *Tanacetum* L. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 317–361.
50. Невский С.А. *Hieracium pilosella* как объект для изучения клональных видов // Советская ботаника. 1937. № 2. С. 18–24.
51. Арктическая флора СССР. Л. : Наука, 1987. Вып. 10. 411 с.
52. Победимова Е.Г. *Tripleurospermum* Sch. Bip. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1961. Т. 26. С. 157–184.
53. Тамамиян С.Г. *Tripolium* Ness // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1959. Т. 25. С. 183–184.
54. Тамамиян С.Г. *Turczaninowia* DC. // Флора СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1959. Т. 25. С. 136–138.
55. Small J.K., Rydberg P.A. Flora of the southeastern United States. N.Y. : The author, 1903. 1370 p.
56. Хохлов С.С. Происхождение гинодизичных видов в свете исследований эволюции цветка при апомиксисе // Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 3–30.
57. Антонова Л.А. Антэкология растений широколиственного леса // Экология опыления. Пермь : Изд-во ПГУ, 1976. С. 30–63.
58. Lewis D. The evolution of sex in flowering plants // Biol. Rev. 1942. Vol. 17, № 1. P. 46–67.
59. Westergaard M. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants // Adv. Genetics. 1958. Vol. 9, № 2. P. 217–281.
60. Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
61. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М. : Мир, 1982. 488 с.
62. Bierzychudek P., Eckhart V. Spatial segregation of the sexes of dioecious plant // Amer. Natur. 1988. Vol. 132, № 1. P. 34–43.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 8 ноября 2011 г.