

БОТАНИКА

УДК 634.0.17 (57)

doi: 10.17223/19988591/28/2

В.Н. Годин

Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия

Половые формы и их экологические корреляции у древесных голосеменных и покрытосеменных растений Сибири

На территории Сибири встречается 326 видов древесных семенных растений, относящихся к 80 родам и 31 семейству. Древесные семенные растения характеризуются высокой степенью раздельнополости: 26 видов голосеменных образуют однополые стробилы, 126 видов покрытосеменных растений формируют негермафродитные цветки. У древесных растений Сибири выявлено четыре половые формы: диэция (114 видов; 35,0%), моноэция (29 видов; 8,9%), гинодиэция (6 видов; 1,8%) и андромоноэция (3 вида; 0,9%). Проанализированы связи между половыми формами растений и рядом их эколого-биологических особенностей: жизненная форма, способ опыления, особенности строения фруктификаций, тип ареала, поясно-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению. Показано, что диэцичные растения чаще всего являются микрофанерофитами, гигрофитами, обладают евразийскими или азиатско-американскими ареалами, сухими фруктификациями, произрастают в суровых высокогорных или арктических условиях. Моноэцичные растения представляют собой обычно деревья или мегафанерофиты, мезофиты, с анемофильным опылением и сухими фруктификациями, евразийскими ареалами и являются основными бореальными видами в Сибири. Выявлено крайне неравномерное распределение как общей численности древесных растений, так и соотношения раздельнополых и гермафродитных видов в семи флористических провинциях в зависимости от их теплообеспеченности.

Ключевые слова: *половые формы; древесные растения; голосеменные; покрытосеменные; экологические корреляции; Сибирь.*

Введение

Познание систем размножения и выявление половых форм у растений – важная составляющая их современного состояния и динамики численности при меняющихся условиях окружающей среды. В наибольшей степени исследованы и продолжают изучаться древесные растения как основные лесообразующие виды и роды во флорах как тропического, так и умеренного поясов Земли [1–3].

Большинство исследователей, начиная с Ч. Дарвина [4], рассматривают разделение полов у цветковых растений в качестве важнейшего приспособ-

бления для обеспечения аутбридинга и исключения инбредной депрессии. Наиболее эффективное состояние для достижения этой цели – диэция. По современным данным, диэция – одна из самых распространённых половых форм после гермафродитизма у цветковых растений, выявленная у 14 620 видов из 157 семейств и 959 родов [5]. Многие авторы отмечают, что наиболее часто диэцичные виды являются древесными растениями с мелкими цветками зелёного или белого цвета, опыляющимися неспециализированными насекомыми, ветром или водой [5, 6]. Диэция неравномерно распространена в разных флористических регионах земного шара – довольно редко встречается в континентальных умеренных флорах (2,8–3,9%) [7] и более часто – в тропических и островных флорах (13,0–16,0%) [8, 9]. Географическое распространение и экологические корреляции моноэции исследованы в меньшей степени, чем диэции. Подобно диэции, моноэция чаще встречается в тропических флорах [10, 11]. Из экологических корреляций моноэции авторами отмечаются связи с древесной формой роста, сухими плодами и мелкими невзрачными цветками [10, 12]. Для флор умеренных широт подобные данные о связях половых форм с эколого-биологическими особенностями как древесных, так и травянистых форм отсутствуют. Между тем установление таких связей важно для решения вопросов о движущих силах в эволюции разделения полов у растений. В связи с этим цель данной работы – выявление половых форм у древесных семенных растений Сибири и установление экологических корреляций половых форм с различными характеристиками растений.

Материалы и методики исследования

К древесным мы относим растения, имеющие многолетние надземные скелетные оси с почками возобновления [13]. В наше исследование не включены полудревесные растения, у которых ежегодно часть побегов опадает или отмирают верхние участки надземных побегов.

В настоящее время во флоре Сибири древесные растения представлены 31 семейством, 80 родами и 326 видами [14].

Список видов для исследования основан на монографии И.Ю. Коропачинского [15], а также изданиях «Конспект флоры Сибири» [14] и «Флора Сибири» [16–25]. Для каждого вида указаны следующие характеристики: половая форма, жизненная форма, способ опыления, особенности строения фруктификаций (стробилов у голосеменных и плодов у покрытосеменных растений), тип ареала, поясно-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению, распространение по флористическим провинциям. Для определения половых форм растений и способов опыления использованы три типа литературных источников: а) «Флора Сибири» [16–25]; б) сводка Р. Кнuth [26–30]; в) основные современные систематические обработки для таксонов, подробно не рассмотренные в «а» и «б». Отнесение рас-

тений к определённым половым формам проведено с учётом современных методологических подходов и рекомендаций [31, 32].

Жизненные формы классифицированы по двум системам: С. Raunkiaer [33] и И.Г. Серебрякова [13]. По первой классификации выделено четыре типа жизненных форм у древесных растений: мега- и мезофанерофиты (почки возобновления находятся на высоте более 8 м от поверхности земли), микрофанерофиты (почки возобновления находятся на высоте 2–8 м от поверхности земли), нанофанерофиты (почки возобновления находятся на высоте 0,3–2,0 м от поверхности земли) и хамефиты (почки возобновления находятся на поверхности земли или близ неё, не выше 0,3 м). По классификации И.Г. Серебрякова [13] древесные растения отнесены к трём типам: деревья, кустарники и кустарнички. На основе работы Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой [34] выделены пять типов ареалов (циркумполярные, евразийские, азиатско-американские, азиатские, геми- и эндемики) и пять поясно-зональных групп (степные, лесостепные, бореальные, высокогорные, арктические и гипарктические). Все древесные растения отнесены к четырём экологическим группам по степени увлажнения: ксерофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты, мезофиты, гигрофиты. По особенностям строения интегументов или структур, образующихся из семенных чешуй, у голосеменных растений и околоплодника у цветковых растений все виды подразделены на две группы: с сухими и сочными фруктификациями.

Жизненные формы, типы ареалов, поясно-зональные группы, экологическая приуроченность видов приведены по работам А.В. Куминовой [35], «Растительный покров Хакасии» [36], И.Ю. Коропачинского [15], Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой [34], Н.А. Секретаревой [37], А.Б. Безделева и Т.А. Безделева [38]. В качестве картографической основы для анализа широтного и долготного распространения видов использовали флористическое районирование Сибири из «Конспекта флоры Сибири» [14].

Объем семейств даётся по сводке С.К. Черепанова [39], объем подклассов покрытосеменных растений – по системе А.Л. Тахтаджяна [40].

Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот видов с половой дифференциацией использован критерий χ^2 [41]. Величина χ^2 вычисляется по формуле

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

где \tilde{n}_{ij} – ожидаемые численности, определяемые как $\tilde{n}_{ij} = (N_i \cdot n_j)/N$ (здесь $N = N_1 + N_2 + \dots + N_k$, $n_j = n_{1j} + n_{2j} + \dots + n_{kj}$); k – общее число выборок, n_j – 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 $df = (k - 1) \cdot (m - 1)$, где k – число сравниваемых выборок, а m – общее число разных фенотипов.

Для наглядности построены точечные графики соотношения фактическая численность / теоретическая численность диэцичных и моноэцичных видов с определённым эколого-биологическим признаком. Статистическая обработка материала и построение графиков проведены с помощью программы Microsoft Excel: Mac 2011.

Результаты исследования и обсуждение

Гермафродитные и раздельнополые виды. У 152 видов из 326 семенных древесных растений флоры Сибири образуются однополые цветки или стробилы, т.е. 46,6% видов обладают половой дифференциацией (таблица). Следовательно, половая дифференциация древесных растений в исследуемой флоре оказалась такой же глубокой, что и у древесных растений в тропических флорах разных регионов (см. таблицу).

Встречаемость половых форм у древесных растений в разных флорах / Percentage occurrence of sexual systems for woody plants in different floras

Расположение / Geographical location	Число видов / No. species	Половые формы, % / Sexual systems, %						Источ- ник / Source
		О / H	М / M	АМ / AM	Д / D	ГД / GD	ПГ / PG	
Равнинные леса (Коста-Рика) / Lowland forests (Costa Rica)	333	65,5	11,4	–*	23,1	–	–	[6]
Тропические леса (Северная Австралия) / Tropical forests (northern Australia)	1100	59,9	22,1	–	16,8	–	–	[10]
Влажные вечнозелёные леса (Западные Гаты, Индия) / Tropical rainfor- est (Western Ghats, India)	656	57,1	6,1	–	20,6	–	16,2	[42]
Равнинный смешанный диптерокарповый лес (Малайзия) / Dipterocarp mixed forest (Malaysia)	711	60,0	14,0	–	26,0	–	–	[43]
Субтропические леса (Австралия) / Subtropi- cal rainforest (Australia)	152	60,5	22,4	–	17,1	–	–	[44]
Умеренный пояс (Си- бирь) / Temperate zone (Siberia)	326	53,4	8,9	0,9	35,0	1,8	–	Данная работа / This work

Примечание. О – гермафродитные, М – моноэцичные, АМ – андромоноэцичные, Д – диэцичные, ГД – гинодиэцичные, ПГ – полигамные растения; * – отсутствие половой формы. /

Note. Sexual systems: H - hermaphrodites, M - monoecious, AM - andromonoecious, D - dioecious, GD - gynodioecious, PG - polygamous, * - not available.

Голосеменные растения во флоре Сибири, как и в мировой флоре, полностью состоят из негермафродитных видов. Древесные растения у покрытосеменных встречаются в шести подклассах: *Ranunculidae*, *Caryophyllidae*, *Dilleniidae*, *Hamamelidae*, *Rosidae* и *Lamiidae* [45–49]. Среди цветковых растений доля видов с негермафродитными цветками составляет 42,0%.

Из 31 семейства семенных древесных растений, свойственных флоре Сибири (рис. 1), 16 включают только виды с гермафродитными цветками. Большинство этих семейств представлены малым числом видов, исключение составляют: *Ericaceae* (29 видов), *Fabaceae* (19), *Caprifoliaceae* (9) и *Ranunculaceae* (6). В 5 семействах из 31, кроме гермафродитизма, распространены и другие половые формы: *Rosaceae* (4 раздельнополых вида из 66), *Grossulariaceae* (3 из 17), *Lamiaceae* (5 из 8), *Rhamnaceae* (4 из 5) и *Thymelaeaceae* (1 из 2). Оставшиеся 10 семейств включают только виды с однополыми цветками или стробилами: *Salicaceae* (84 вида), *Betulaceae* (17), *Ephedraceae* (12), *Pinaceae* (9), *Cupressaceae* (5) и др.

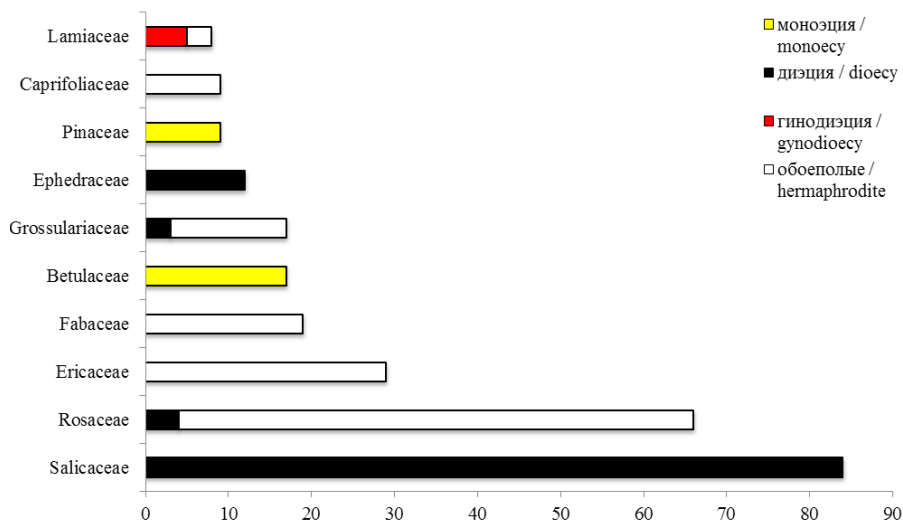


Рис. 1. Ведущие семейства древесных семенных растений флоры Сибири (270 видов; 82,8% от общего числа видов).

По оси абсцисс – число видов, по оси ординат – семейства /
Fig. 1. Ten most abundant families of woody plants in Siberia and their breeding systems (270 species; 82.8% of woody flora).

On the abscissa axis - number of species, on the ordinate axis - families

Из 80 родов древесных растений Сибири (рис. 2) 52 включают только гермафродитные виды. Наиболее крупные роды этой группы: *Rhododendron*, *Cotoneaster*, *Rosa*, *Spiraea*, *Caragana*, *Lonicera*. Виды, входящие в состав 5 родов, кроме гермафродитизма обладают и другими половыми формами: *Daphne*, *Ribes*, *Dryas*, *Pentaphylloides*, *Thymus*. 23 рода состоят из видов толь-

ко с однополыми цветками или стробилами. Наиболее крупные роды этой группы: *Juniperus*, *Ephedra*, *Salix*, *Betula*, *Rhamnus*.

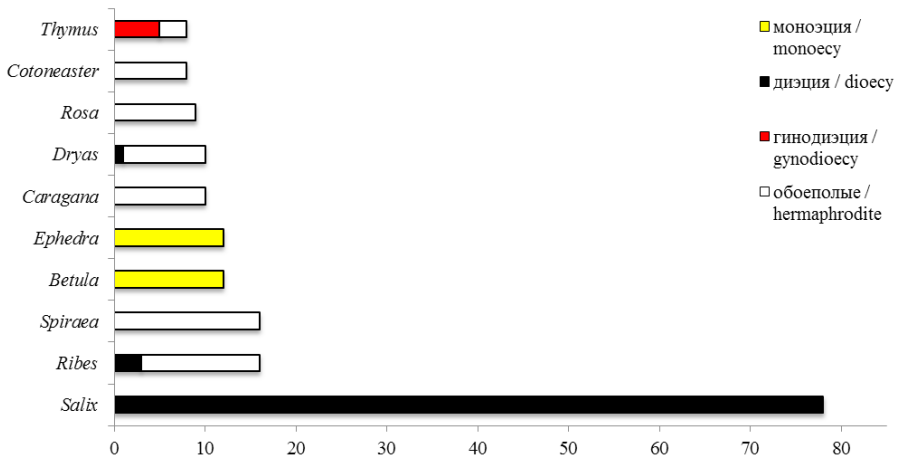


Рис. 2. Ведущие роды древесных семенных растений флоры Сибири (179 видов; 54,9% от общего числа видов).

По оси абсцисс – число видов, по оси ординат – роды /

Fig. 2. Ten most abundant genera of woody plants in Siberia and their breeding systems (179 species; 54.9% of woody flora).

On the abscissa axis - number of species, on the ordinate axis - genera

Жизненные формы. Наиболее часто древесные растения в Сибири представлены кустарниками – 53,1% от общего числа видов. Деревья встречаются реже, чем кустарнички, – 20,6 и 26,4% соответственно. Доля видов с половой дифференциацией различается среди трёх типов жизненных форм, выделенных по системе И.Г. Серебрякова. Наиболее часто виды с негермафродитными цветками или стробилами встречаются у деревьев – 79,1%. Кустарники и кустарнички характеризуются значительно более низкой частотой негермафродитных видов – 35,3 и 44,2% соответственно. Самым широким спектром половых форм обладают кустарники, у которых встречаются все четыре варианта половой дифференциации – моноэция, андромоноэция, диэция и гинодиэция. Самым узким спектром половых форм характеризуются кустарнички, у которых выявлены только диэция и гинодиэция. Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (рис. 3) показывает, что у деревьев частота встречаемости моноэции статистически значимо выше ($\chi^2 = 49,15$; $p < 0,001$), чем диэции и гермафродитизма. У кустарников и кустарничков доля обоеполых форм значительно выше, чем можно было ожидать, исходя из теоретических предположений.

Анализ распределения половой дифференциации у жизненных форм, выделенных по системе С. Raunkiaer, показывает более высокую долю не-

гермафродитных видов среди мега- и микрофанерофитов – 82,1 и 74,0% соответственно. Нанофанерофиты и хамефиты обладают в два с лишним раза более низкой частотой встречаемости раздельнополых видов – 31,3 и 43,2% соответственно. Четыре типа жизненных форм отличаются по спектру половых форм. Наиболее узким половым спектром обладают мегафанерофиты и хамефиты, у которых выявлено по две половые формы. Наиболее широким спектром половых форм характеризуются нанофанерофиты, у которых встречаются все четыре формы половой дифференциации. Соотношение фактических и теоретических численностей половых форм (рис. 3) показывает наличие достоверной связи между мегафанерофитами и моноэцией ($\chi^2 = 81,13$; $p < 0,001$), с одной стороны, микрофанерофитами и дизэцией ($\chi^2 = 13,96$; $p < 0,01$), с другой стороны. У нанофанерофитов и хамефитов частота встречаемости обоеполых форм значительно выше, чем теоретически можно было предположить.

Способ опыления. У древесных растений Сибири по способу опыления преобладают энтомофильные виды – 81,9% от общего числа видов. При этом все без исключения голосеменные растения относятся к анемофильным видам. Доля гермафродитных и раздельнополых видов сильно варьирует у растений с разным способом опыления. У анемофильных растений частота встречаемости негермафродитных видов более чем в два раза выше, чем у энтомофильных: 89,8 и 37,1% соответственно. Все без исключения моноэцичные виды характеризуются анемофилией (см. рис. 3). Связи между дизэцией и способом опыления у древесных растений Сибири не выявлено.

Сухие и сочные фруктификации. Во флоре Сибири у древесных растений преобладают виды с сухими фруктификациями – 70,9% от общего числа видов. Соотношение раздельнополых и гермафродитных видов также выше у растений с сухими стробилами или плодами, чем с сочными, – 52,8% против 31,6% соответственно. Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (см. рис. 3) показывает, что моноэция ассоциирует с сухими фруктификациями ($\chi^2 = 9,27$; $p < 0,01$), а гермафродитизм чаще встречается у видов с сочными стробилами или плодами. Не выявлена связь между дизэцией и сочными фруктификациями, что скорее всего связано с общей низкой долей растений с сочными фруктификациями на территории Сибири.

Типы ареалов. У древесных растений Сибири явно преобладают виды с азиатскими ареалами – 63,8% от общего числа видов. Наиболее редко встречаются виды с эндемичными (6,4%) и азиатско-американскими (4,9%) ареалами. Среди видов с разными типами ареалов отмечается неравномерное распределение гермафродитных и раздельнополых растений. Соотношение фактических и теоретических численностей половых форм (см. рис. 3) показывает явное преобладание среди моноэцичных видов растений с евразийскими ареалами, а среди дизэцичных видов – с евразийскими и азиатско-американскими ареалами.

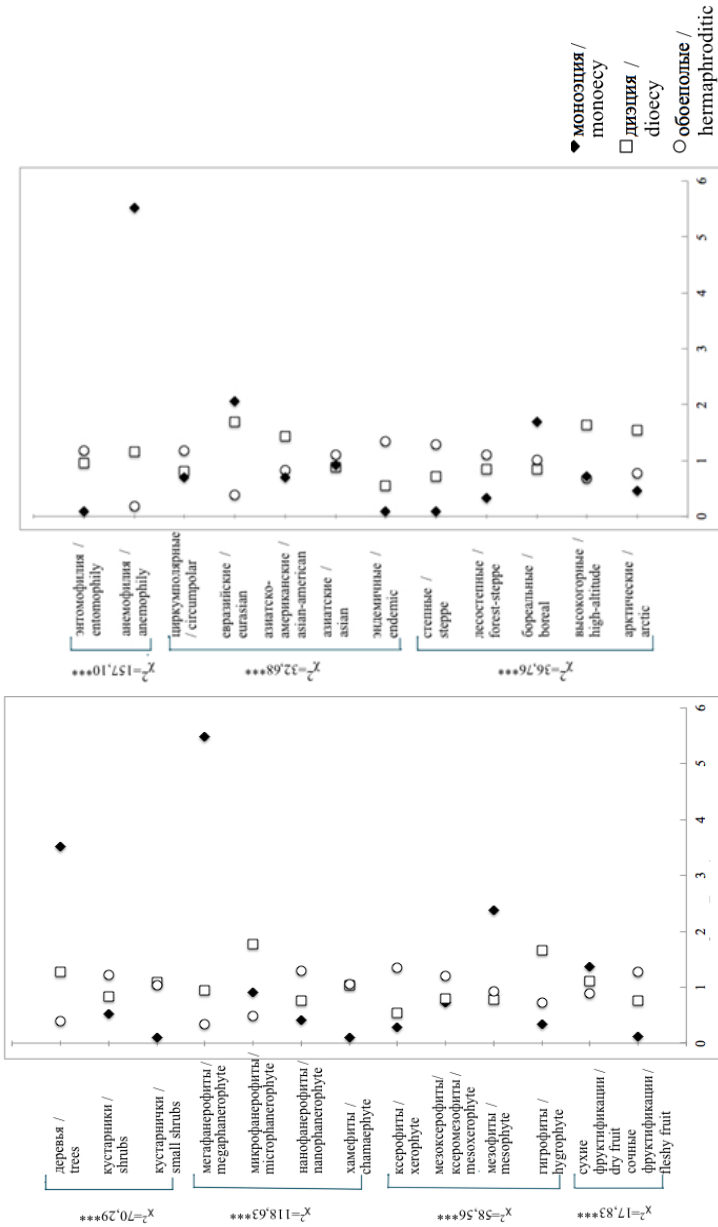


Рис. 3. Соотношение фактических и ожидаемых численностей для диэцичных и моноэцичных видов с определённым эколого-биологическим признаком. По оси абсцисс – соотношения фактических и ожидаемых численностей видов, по оси ординат – эколого-биологические признаки. Значение соотношения > 1 указывает, что определённая половая форма связана с данным признаком. Значение χ^2 указывает на статистическую значимость различий ($*** p < 0,001$) / the assumption that the breeding system and the ecological trait are statistically independent. χ^2 values shown next to each comparison ($*** p < 0.001$)

Fig. 3. Ratio of observed to expected species for ecological traits. A value > 1 indicates that the breeding system is overrepresented for the trait group, under the assumption that the breeding system and the ecological trait are statistically independent. χ^2 values shown next to each comparison ($*** p < 0.001$)

В то же время виды с эндемичными ареалами чаще всего являются гермафродитными растениями.

Экологические группы. По экологической приуроченности древесные растения в Сибири чаще всего являются мезофитами (30,4% от общего числа видов) или гигрофитами (31,3%). Разные экологические группы по степени увлажнения характеризуются неравномерным соотношением раздельнополых и гермафродитных видов. У древесных растений Сибири по мере увеличения степени увлажнения в ряду ксерофиты – ксеромезофиты, мезоксерофиты – мезофиты – гигрофиты отмечается постепенное возрастание доли раздельнополых видов от 28,2% у ксерофитов до 61,8% у гигрофитов. Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (см. рис. 3) демонстрирует, что гермафродитные растения чаще всего ксерофиты или ксеромезофиты-мезоксерофиты, в то время как моноэцичные и дизичные виды – мезофиты или гигрофиты соответственно ($\chi^2 = 58,56; p < 0,001$).

Поясно-зональные группы. Почти половина всех древесных растений Сибири встречается в бореальных сообществах – 48,8% от общего числа видов. Самая низкая общая численность древесных видов голосеменных и покрытосеменных растений отмечается в лесостепных (10,4%) и арктических (7,4%) сообществах. Соотношение раздельнополых и гермафродитных видов также неравномерно в разных поясно-зональных группах. Наименьшее число раздельнополых растений встречается в степных сообществах – 31,7%; наоборот, в самых суровых условиях высокогорий и арктических территорий доля негермафродитных растений максимальна – 63,8 и 58,3% соответственно. Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (см. рис. 3) показывает, что гермафродитные растения связаны со степными сообществами, моноэцичные – с бореальным комплексом видов, а дизичные – с высокогорными и арктическими ландшафтами.

Флористические провинции. Древесные растения крайне неравномерно распределены в семи флористических провинциях Сибири. Наиболее высокая абсолютная численность древесных растений наблюдается в Байкальской гемибореальной провинции – 214 видов, или 65,6% от общего числа древесных видов в Сибири. Наименьшая абсолютная численность древесных растений отмечается в Урало-Западно-Сибирской бореальной провинции – 85 видов, или 26,1% от общего числа видов. Такая же неравномерность отмечается в соотношении раздельнополых и гермафродитных растений в пределах разных флористических провинций. В четырёх провинциях – Сибирская арктико-гипарктическая, Сибирская северо-восточная горно-гипарктическая, Урало-Западно-Сибирская бореальная и Тунгусско-Ленская бореальная – доля раздельнополых видов выше, чем гермафродитных: 51,8–59,5%. Минимальная частота встречаемости раздельнополых растений отмечается в Западно-Сибирской гемибореальной, Алтае-Енисейской горно-гемибореальной, Байкальской гемибореальной провинциях (47,7–48,3%).

Иными словами, в провинциях с более суровыми условиями существования и низкой теплообеспеченностью общая численность древесных растений минимальна, но среди них чаще, чем в провинциях с более высокой теплообеспеченностью, встречаются виды с раздельнополыми стробилами или цветками. Аналогичные данные по изменению общей численности древесных растений в зависимости от теплообеспеченности флористических провинций выявлены и другими исследователями [50].

Половые формы. У 152 видов семенных древесных растений флоры Сибири выявлено четыре половые формы: моноэция, андромоноэция, диэция и гинодиэция.

Моноэция. Группа моноэичных растений насчитывает 29 видов, что составляет 8,9% по отношению ко всем видам флоры, и включает представителей 4 семейств: *Pinaceae*, *Cupressaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*. На основе анализа экологических корреляций моноэции с изученными эколого-биологическими особенностями древесных растений можно заключить следующее. Моноэичные растения чаще всего представляют собой деревья или мегафанерофиты, с анемофильным опылением и сухими стробилами или плодами, мезофиты по своей экологической природе, имеющие евразийский ареал и составляющие основу бореального комплекса видов.

Андромоноэция. К андромоноэичным растениям относится 3 вида: *Cerasus fruticosa* Pallas (*Rosaceae*), *Elaeagnus angustifolia* L., *E. argentea* Pursh (*Elaeagnaceae*). Андромоноэция как половая форма довольно редко встречается у древесных растений [51]. Малая численность андромоноэичных видов не позволила выявить связи данной формы половой дифференциации с эколого-биологическими признаками.

Диэция. 114 (35,0%) диэичных видов семенных растений данной флоры относится к 10 семействам. Подавляющее большинство (73,4%) диэичных видов относится к сем. *Salicaceae*. Изучение экологических корреляций диэции показало, что диэичные растения чаще всего являются микрофанерофитами, гигрофитами, обладают евразийскими или азиатско-американскими ареалами, сухими фруктификациями, произрастают в суровых высокогорных или арктических условиях.

Гинодиэция обнаружена у 6 видов из двух семейств: *Thymelaeaceae* (1 вид) и *Lamiaceae* (5 видов). Гинодиэция как половая форма довольно редко встречается у древесных растений, преобладая у травянистых поликарпических растений [52]. Малая численность гинодиэичных видов накладывает ограничения и приводит к невозможности применения статистических параметров для установления связей между данной половой формой и изученными признаками у древесных семенных растений.

Анализ распространения половых форм и их корреляций у древесных растений Сибири показал следующее. Частота встречаемости раздельнополых видов среди древесных растений флоры Сибири в целом сопоставима с другими флорами как тропического, так и умеренного поясов. У древесных

растений Сибири отмечается высокая доля диэцичных и моноэцичных видов (см. таблицу). Частота распространения диэции и моноэции у древесных растений Сибири оказывается такой же, как и во флорах дождевых тропических лесов, которые считаются наиболее богатыми по числу составляющих их диэцичных и моноэцичных видов. У древесных растений Сибири, как и в других флорах (см. таблицу), отмечается низкая доля других половых форм – андромоноэции и гинодиэции. Последний факт объясняется тем, что андромоноэция и гинодиэция чаще всего ассоциируют с травянистыми или полудревесными жизненными формами и достаточно редки у древесных растений [51, 52].

Ряд эколого-биологических особенностей древесных растений флоры Сибири коррелирует с половыми формами. У древесных растений Сибири наблюдается положительная корреляция между диэцией и микрофанерофитами, гигрофитами, евразийским или азиатско-американским распространением, сухими фруктификациями, высокогорными и арктическими ландшафтами. В Сибири перечисленные корреляции обусловлены широким распространением в умеренной зоне Северного полушария семейства *Salicaceae* (84 вида). В местах повышенного увлажнения, особенно по берегам водоёмов и в речных долинах, ивы почти везде принадлежат к числу доминирующих растений. Особенно широким становится участие *Salicaceae* в растительном покрове лесотундры, тундры, в субальпийском и альпийском поясах гор.

Часто отмечаемая другими исследователями [5, 7, 53, 56, 57] связь диэции с сочными плодами в тропических флорах объясняется следующим. При диэции происходит перераспределение ресурсов и функций между мужскими и женскими особями, что повышает общий успех однополых особей в сравнении с гермафродитными. Это выражается в больших затратах на образование будущих поколений, в частности проявляется в формировании крупных и сочных плодов, которые привлекают специализированных животных, являющихся агентами их переноса. Более эффективное распространение семян или частей плодов на дальние расстояния специализированными векторами переноса в свою очередь повышает успех женских особей в сравнении с гермафродитными. Однако в умеренных широтах образование сочных плодов встречается достаточно редко, что связано, с одной стороны, с более суровыми условиями существования, а с другой стороны, со снижением как количественного, так и качественного разнообразия животных как потенциальных агентов их переноса. В результате у древесных растений Сибири не выявлено связи между диэцией и сочными плодами.

Другая часто встречающаяся в тропических флорах корреляция диэции с биотическим (чаще всего неспециализированными мелкими насекомыми) опылением [1, 5, 7, 56] не отмечена у древесных растений Сибири. В условиях влажных тропических лесов анемофилия как способ распространения пыльцы встречается крайне редко [58], что обусловлено несколькими причинами:

высокой частотой дождей, большим видовым разнообразием растений на единицу площади, сложноорганизованной структурой сообществ и обилием различных животных как потенциальных агентов переноса пыльцы. В умеренных широтах количественное и качественное разнообразие животных значительно снижается по сравнению с тропиками, что привело к кардинальной перестройке системы опыления у многих ландшафтообразующих растений.

Моноэичные растения представляют собой обычно деревья или мегафанерофиты, мезофиты, с анемофильным опылением и сухими фруктификациями, евразийскими ареалами, наиболее широко распространённые в бореальных ландшафтах. Выявленные корреляции обусловлены большим числом в Сибири видов семейства *Betulaceae* (17 видов), обладающих перечисленными признаками. Виды сем. *Betulaceae* – типичные бореальные растения, наиболее полно представленные во флорах Восточной Азии и Северной Америки. Они являются важными составными элементами лесных формаций, а местами образуют чистые лесные и кустарниковые сообщества, выполняя в некоторых районах ландшафтообразующую роль. Виды сем. *Betulaceae* хорошо приспособлены даже к суровым условиям Севера и высокогорий. У анемофильных моноэичных древесных растений отмечается целый ряд приспособлений для обеспечения ксеногамии или существенного снижения идиогамии: чётко выраженная протогиния (более раннее цветение пестичных цветков), взаимное пространственное расположение тычиночных и пестичных цветков (последние, как правило, расположены в нижней части соцветия), наличие системы самонесовместимости. Экологические корреляции моноэичии описаны и изучены в гораздо меньшей степени, чем диэичии, что в настоящее время затрудняет сравнение и анализ полученных нами результатов для древесных растений Сибири.

Анализ связей между эколого-биологическими особенностями растений и существованием половой дифференциации в форме диэичии показал, что появление раздельнополости чаще всего происходит в филумах, в которых наблюдается сочетание у таксонов определённого набора признаков – тропическое распространение, древесная форма роста, биотическое опыление, мелкие невзрачные цветки, многоцветковые соцветия и сочные плоды [53]. Исследователи предполагают, что перечисленные признаки не были причинами появления диэичии у таксонов с таким комплексом экологических особенностей. Скорее всего, возникновение диэичии у таксонов с таким сочетанием признаков обусловлено преимуществами, которые предоставляет сама диэичия – гарантированный аутбридинг и отсутствие инбредной депрессии [54–56]. В итоге таксоны, обладающие диэичией и перечисленным комплексом признаков, эволюционно более успешны, что выражается в относительном богатстве видов, чем родственные таксоны без диэичии [57]. Поэтому связь между древесной формой роста и раздельнополостью в форме моно- и диэичии скорее всего может быть не прямой, а опосредованной. Существование половой дифференциации у древесных растений,

видимо, обусловлено большой продолжительностью их жизни и крупными размерами. Чем больше продолжительность жизни особей вида, тем меньше потомков доживает до половой зрелости и медленнее происходит обновление популяции. Это предъявляет жёсткие требования к эволюционному совершенствованию таких видов растений. Одно из направлений повышения эволюционной пластичности долгоживущих видов лежит на пути перехода к раздельнополости для обеспечения аутбридинга и снижения вероятности инбридинга. Несмотря на предполагаемую косвенность ассоциаций между комплексом признаков и диэцией, необходимы дальнейшие исследования в этом направлении для выяснения особенностей экологических корреляций диэции и других половых форм, по-разному проявляющихся в подклассах или надпорядках цветковых растений [53].

Адаптивное значение половой дифференциации заключается не только в обеспечении ксеногамии, повышающей гетерозиготность популяций, но и в дифференциации половых форм по экологическим нишам, что неоднократно отмечалось разными исследователями [9, 43, 55]. Неодинаковая требовательность разных половых форм к условиям обитания уменьшает внутривидовую конкуренцию и повышает общую конкурентоспособность видов, характеризующихся половым полиморфизмом.

Заключение

Древесные семенные растения в Сибири характеризуются высокой степенью раздельнополости – 152 вида из 326 образуют четыре половые формы: диэция (114 видов; 35,0%), моноэция (29 видов; 8,9%), гинодиэция (6 видов; 1,8%) и андромоноэция (3 вида; 0,9%). По соотношению раздельнополых и гермафродитных видов древесные растения Сибири не уступают в этом древесным растениям тропических флор. Из 31 семейства древесных растений Сибири 16 включают только гермафродитные виды, 5 сочетают гермафродитные и раздельнополые виды, и 10 семейств представлены исключительно раздельнополыми видами. Анализ экологических корреляций наиболее широко распространённых половых форм – диэции и моноэции – показал следующее. Диэцичные растения чаще всего являются микрофанерофитами, гигрофитами, обладают евразийскими или азиатско-американскими ареалами, сухими фруктификациями, произрастают в суровых высокогорных или арктических условиях. Моноэцичные растения представляют собой обычно деревья или мегафанерофиты, мезофиты с анемофильным опылением и сухими фруктификациями, евразийскими ареалами и являются основными бореальными видами в Сибири. В флористических провинциях с более суровыми условиями существования и низкой теплообеспеченностью общая численность древесных растений минимальна, но среди них чаще, чем в провинциях с более высокой теплообеспеченностью, встречаются виды с раздельнополыми стробилами или цветками (51,8–59,5%).

Литература

1. Bawa K.S., Opler P.A. Dioecism in tropical forest trees // *Evolution*. 1975. Vol. 29, № 1. P. 167–179.
2. *Tropical trees: variation, breeding, and conservation* / ed. by J. Burley, J. Burley, B.T. Styles. London : Academic Press, 1976. 243 p.
3. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2002. 707 с.
4. Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. London : John Murray, 1877. 352 p.
5. Renner S.S., Ricklefs R.E. Dioecy and its correlates in the flowering plants // *American Journal of Botany*. 1995. Vol. 82, № 5. P. 596–606.
6. Bawa K.S., Perry D.R., Beach J.H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms // *American Journal of Botany*. 1985. Vol. 72, № 3. P. 331–345.
7. Fox J.F. Incidence of dioecy in relation to growth form, pollination and dispersal // *Oecologia*. 1985. Vol. 67, № 2. P. 244–249.
8. Godley E.J. Flower biology in New Zealand // *New Zealand Journal of Botany*. 1979. Vol. 17, № 4. P. 441–466.
9. Bawa K.S. Mating systems, genetic differentiation and speciation in tropical rain forest plants // *Biotropica*. 1992. Vol. 24, № 2. P. 250–255.
10. Gross C.L. A comparison of the sexual systems in the trees from the Australian tropics with other tropical biomes – more monoecy but why? // *American Journal of Botany*. 2005. Vol. 92, № 6. P. 907–919.
11. Chen X.-S., Li Q.-J. Patterns of plant sexual systems in subtropical evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountains, SW China // *Journal of Plant Ecology*. 2008. Vol. 1, № 3. P. 179–185.
12. Vary L.B., Gillen D.L., Randrianjanahary M., Lowry P.P., Sakai A.K., Weller S.G. Dioecy, monoecy, and their ecological correlates in the littoral forest of Madagascar // *Biotropica*. 2011. Vol. 43, № 5. P. 582–590.
13. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
14. Конспект флоры Сибири: сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск : Наука, 2005. 362 с.
15. Коропачинский И.Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск : Наука, 1983. 384 с.
16. Флора Сибири. *Lycorodiaceae–Hydrocharitaceae* / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск : Наука, 1988. Т. 1. 199 с.
17. Флора Сибири. *Rosaceae* / под ред. А.В. Положий, Л.И. Малышева. Новосибирск : Наука, 1988. Т. 8. 199 с.
18. Флора Сибири. *Salicaceae–Amaranthaceae* / под ред. И.М. Красноборова, Л.И. Малышева. Новосибирск : Наука, 1992. Т. 5. 311 с.
19. Флора Сибири. *Portulacaceae–Ranunculaceae* / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1993. Т. 6. 309 с.
20. Флора Сибири. *Berberidaceae–Grossulariaceae* / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1994. Т. 7. 311 с.
21. Флора Сибири. *Fabaceae (Leguminosae)* / под ред. А.В. Положий, Л.И. Малышева. Новосибирск : Наука, 1994. Т. 9. 279 с.
22. Флора Сибири. *Geraniaceae–Cornaceae* / под ред. Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1996. Т. 10. 253 с.
23. Флора Сибири. *Solanaceae–Lobeliaceae* / под ред. А.В. Положий, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1996. Т. 12. 207 с.

24. Флора Сибири. *Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae)* / под ред. Л.И. Малышева. Новосибирск : Наука, 1997. Т. 11. 296 с.
25. Флора Сибири. Дополнения, исправления, указатели к томам 1–13 / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой, К.С. Байкова. Новосибирск : Наука, 2004. Т. 14. 188 с.
26. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd I. 400 s.
27. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd II. T. I. 696 s.
28. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. Bd II. T. II. 705 s.
29. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1904. Bd III. T. I. 570 s.
30. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1905. Bd III. T. II. 598 s.
31. Cruden R.W., Lloyd R.M. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? // American Journal of Botany. 1995. Vol. 82, № 6. P. 816–825.
32. Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.
33. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford : Clarendon Press, 1934. 632 p.
34. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск : Наука, 1984. 265 с.
35. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : Наука, 1960. 450 с.
36. Растительный покров Хакасии / под ред. А.В. Куминовой. Новосибирск : Наука, 1976. 424 с.
37. Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. : КМК, 2004. 131 с.
38. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России. Владивосток : Дальнаука, 2006. 296 с.
39. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья–95, 1995. 990 с.
40. Takhtajan A. Flowering plants. Berlin : Springer Verlag, 2009. 871 p.
41. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 271 с.
42. Krishnan R.M., Ramesh B.R. Endemism and sexual systems in the evergreen tree flora of the Western Ghats, India // Diversity and Distributions. 2005. Vol. 11, № 6. P. 559–565.
43. Ashton P.S. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence // Biological Journal of the Linnean Society. 1969. Vol. 1, № 1–2. P. 155–196.
44. Adam P., Williams G. Dioecy, self-compatibility and vegetative reproduction in Australian subtropical rainforest trees and shrubs // Cunninghamia. 2001. Vol. 7, № 1. P. 89–100.
45. Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Lamiidae* в Сибири. Обзор литературы // Растительный мир Азиатской России. 2011. № 2 (8). С. 49–53.
46. Godin V.N. Analysis of sexual polymorphism of the plant from subclass Rosidae in Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5, № 3. P. 337–342.
47. Годин В.Н. Половой полиморфизм у представителей подклассов *Hamamelididae* и *Dilleniidae* в Сибири: обзор литературы // Вестник Тверского государственного университета. Биология и экология. 2012. Вып. 26, № 16. С. 95–106.
48. Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подклассов *Magnoliidae* и *Ranunculidae* в Сибири. Обзор литературы // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2013. № 2. С. 70–77.

49. Годин В.Н. Половой полиморфизм видов растений подкласса *Caryophyllidae* в Сибири. Обзор литературы // Растительный мир Азиатской России. 2013. № 2 (12). С. 55–60.
50. Petropavlovskii B.S., Urusov V.M., Brizhataya A.A. Distribution of life forms in the dendroflora of the Russian Far East in connection with heat supply and influence of the ocean // Russian Journal of Ecology. 2011. Vol. 42, № 2. P. 98–102.
51. Bertin R.I. The evolution and maintenance of andromonoecy // Evolutionary Theory. 1982. Vol. 6, № 1. P. 25–32.
52. Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодиэции у цветковых растений // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
53. Vamasi J.C., Otto S.P., Barrett S.C.H. Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms // Journal of Evolutionary Biology. 2003. Vol. 16, № 5. P. 1006–1018.
54. Stebbins G.L. Longevity, habitat, and release of genetic variability in the higher plants // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1958. Vol. 23. P. 365–378.
55. Maynard Smith J. Evolution of sex. New York : Cambridge Univ. Press, 1978. 222 p.
56. Steiner K.E. Dioecism and its correlates in the Cape flora of South Africa // American Journal of Botany. 1988. Vol. 75, № 11. P. 1742–1754.
57. Vamasi J.C., Vamasi S.M. The role of diversification in causing the correlates of dioecy // Evolution. 2004. Vol. 58, № 4. P. 723–731.
58. Whitehead D.R. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations // Evolution. 1969. Vol. 23, № 1. P. 28–35.

*Поступила в редакцию 14.03.2014 г.; повторно 04.08. 2014 г.;
принята 27.08.2014 г.*

Годин Владимир Николаевич – д-р биол. наук, профессор кафедры ботаники биолого-химического факультета Московского педагогического государственного университета (г. Москва, Россия).

E-mail: godinvn@yandex.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 4 (28). P. 17–36

Vladimir N. Godin

Department of Botany, Faculty of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russian Federation.

E-mail: godinvn@yandex.ru

Sexual forms and their ecological correlates of woody gymnosperms and angiosperms in Siberia

A principal goal of comparative biology is to determine the presence of correlations between morphological and ecological characters to gain an insight into the evolution and adaptive significance of organismal traits. This approach has been used in seed plants to understand the evolution of separate sexes from hermaphroditism.

326 species of woody seed plants belonging to 80 genera and 31 families are found in Siberia. Woody seed plants are characterized by a high degree of sexual differentiation: 26 species of gymnosperms form unisexual strobili and 126 species of angiosperms have unisexual flowers.

At the family level, 16 of 31 families in Siberian flora contain hermaphroditic taxa (*Ericaceae*, *Fabaceae*, *Caprifoliaceae*, *Ranunculaceae* etc.). Five of 31 families have

mixed sex expression types (hermaphroditic + nonhermaphroditic) within a family (*Rosaceae*, *Grossulariaceae*, *Lamiaceae*, *Rhamnaceae*, *Thymelaeaceae*). For the rest of the families, 10 of them are exclusively nonhermaphroditic (*Salicaceae*, *Betulaceae*, *Ephedraceae*, *Pinaceae*, *Cupressaceae* etc.). At the genus level, 52 of the 80 genera only contain hermaphroditic taxa (*Rhododendron*, *Cotoneaster*, *Rosa*, *Spiraea*, *Caragana*, *Lonicera* etc.), 5 of them contain hermaphroditic and nonhermaphroditic taxa (*Daphne*, *Ribes*, *Dryas*, *Pentaphylloides*, *Thymus*), 23 of them are exclusively nonhermaphroditic taxa (*Juniperus*, *Ephedra*, *Salix*, *Betula*, *Rhamnus* etc.).

In woody plants of Siberia four sexual forms are revealed: dioecy (114 species; 35.0%), monoecy (29 species; 8.9%), gynodioecy (6 species; 1.8%) and andromonoecy (3 species; 0.9%). We analyzed 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 fructifications, habitat type, zonal group and an ecological group. It is shown that dioecious plants are likely to be microphanerophytes, hygrophytes, have Eurasian or Asian-American areas, dry fructifications and grow in harsh alpine or arctic conditions. Monoecious plants are usually trees, megaphanerophytes or mesophytes with anemophilous pollination and dry fructifications, having Eurasian areas and being the main boreal species in Siberia. We revealed a highly unequal distribution of the general number of woody plants and the ratio of diclinous and hermaphrodite species in seven floristic provinces depending on their heat supply.

Future work aimed at untangling the complex web of trait correlations with dioecy in terms of their presence, cause, and priority will be critical for understanding the ecological mechanisms responsible for the evolution of separate sexes from combined sexes in flowering plants.

The article contains 3 figures, 58 ref.

Key words: sexual forms; woody plants; gymnosperms; angiosperms; ecological correlates; Siberia.

References

1. Bawa KS, Opler PA. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution*. 1975;29(1):167-179. doi: [10.2307/2407150](https://doi.org/10.2307/2407150)
2. Tropical trees: variation, breeding, and conservation. Burley J, Styles BT, editors. London: Academic Press; 1976. 243 p.
3. Koropachinskiy IYu, Vstovskaya TN. Drevesnye rasteniya Aziatskoy Rossii [Woody plants of the Asian part of Russia]. Novosibirsk: SB RAN Publ.; 2002. 707 p. In Russian
4. Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. London: John Murray; 1877. 352 p.
5. Renner SS, Ricklefs RE. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*. 1995;82(5):596-606. doi: [10.2307/2445418](https://doi.org/10.2307/2445418)
6. Bawa KS, Perry DR, Beach JH. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany*. 1985;72(3):331-345. doi: [10.2307/2443526](https://doi.org/10.2307/2443526)
7. Fox JF. Incidence of dioecy in relation to growth form, pollination and dispersal. *Oecologia*. 1985;67(2):244-249. doi: [10.1007/BF00384293](https://doi.org/10.1007/BF00384293)
8. Godley EJ. Flower biology in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*. 1979;17(4):441-466. doi: [10.1080/0028825X.1979.10432564](https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432564)
9. Bawa KS. Mating systems, genetic differentiation and speciation in tropical rain forest plants. *Biotropica*. 1992;24(2):250-255. doi: [10.2307/2388519](https://doi.org/10.2307/2388519)
10. Gross CL. A comparison of the sexual systems in the trees from the Australian tropics with other tropical biomes – more monoecy but why? *American Journal of Botany*. 2005;92(6):907-919. doi: [10.3732/ajb.92.6.907](https://doi.org/10.3732/ajb.92.6.907)

11. Chen XS, Li QJ. Patterns of plant sexual systems in subtropical evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountains, SW China. *Journal of Plant Ecology*. 2008;1(3):179-185. doi: [10.1093/jpe/rtn019](https://doi.org/10.1093/jpe/rtn019)
12. Vary LB, Gillen DL, Randrianjanahary M, Lowry PP, Sakai AK, Weller SG. Dioecy, monoecy, and their ecological correlates in the littoral forest of Madagascar. *Biotropica*. 2011;43(5):582-590. doi: [10.1111/j.1744-7429.2010.00742.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00742.x)
13. Serebryakov IG. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of plants]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1962. 378 p. In Russian
14. Konspekt flory Sibiri: sosudistye rasteniya [Synopsis of Siberian flora: vascular plants]. Baykov KS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. 362 p. In Russian
15. Koropachinskiy IYu. Drevesnye rasteniya Sibiri [Woody plants of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1983. 384 p. In Russian
16. Flora Sibiri. Lycopodiaceae–Hydrocharitaceae [Flora of Siberia. Lycopodiaceae–Hydrocharitaceae]. Krasnoborov IM, editor. Vol. 1. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 199 p. In Russian
17. Flora Sibiri. Rosaceae [Flora of Siberia. Rosaceae]. Vol. 8. Polozhiy AV, Malyshev LI, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 199 p. In Russian
18. Flora Sibiri. Salicaceae–Amaranthaceae [Flora of Siberia. Salicaceae–Amaranthaceae]. Vol. 5. Krasnoborova IM, Malyshev LI, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1992. 311 p. In Russian
19. Flora Sibiri. Portulacaceae–Ranunculaceae [Flora of Siberia. Portulacaceae–Ranunculaceae]. Vol. 6. Malyshev LI, Peshkova GA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1993. 309 p. In Russian
20. Flora Sibiri. Berberidaceae–Grossulariaceae [Flora of Siberia. Berberidaceae–Grossulariaceae]. Vol. 7. Malyshev LI, Peshkova GA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1994. 311 p. In Russian
21. Flora Sibiri. Fabaceae (Leguminosae) [Flora of Siberia. Fabaceae (Leguminosae)]. Vol. 9. Polozhiy AV, Malyshev LI, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1994. 279 p. In Russian
22. Flora Sibiri. Geraniaceae–Cornaceae [Flora of Siberia. Geraniaceae–Cornaceae]. Vol. 10. Peshkova GA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1996. 253 p. In Russian
23. Flora Sibiri. Solanaceae–Lobeliaceae [Flora of Siberia. Solanaceae–Lobeliaceae]. Vol. 12. Polozhiy AV, Peshkova GA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1996. 207 p. In Russian
24. Flora Sibiri. Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae) [Flora of Siberia. Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae)]. Vol. 11. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1997. 296 p. In Russian
25. Flora Sibiri. Dopolneniya, ispravleniya, ukazateli k tomam 1–13 [Flora of Siberia. Additions, corrections, pointers to Volumes 1-13]. Vol. 14. Malyshev LI, Peshkova GA, Baykov KS, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2004. 188 p. In Russian
26. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1898. 400 s. In German
27. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd II. T. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1898. 696 s. In German
28. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd II. T. II. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1899. 705 s. In German
29. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd III. T. I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1904. 570 s. In German
30. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd III. T. II. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1905. 598 s. In German

31. Cruden RW, Lloyd RM. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? *American Journal of Botany*. 1995;82(6):816-825. doi: [10.2307/2445622](https://doi.org/10.2307/2445622)
32. Godin VN. Polovaya differentsiatsiya u rasteniy. Terminy i ponyatiya [Sex differentiation in plants. Terms and notions]. *Zhurnal obshchey biologii*. 2007;68(2):98-108. In Russian
33. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press; 1934. 632 p.
34. Malyshev LI, Peshkova GA. Osobennosti i genezis flory Sibiri (Predbaikal'e i Zabaykal'e) [Features and genesis of Siberian flora (Cis-Baikal and Trans-Baikal)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1984. 265 p. In Russian
35. Kuminova AV. Rastitel'nyy pokrov Altaya [The vegetation cover of the Altai]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1960. 450 p. In Russian
36. Rastitel'nyy pokrov Khakasii [The vegetation cover of Khakassia]. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1976. 424 p. In Russian
37. Sekretareva NA. Sosudistye rasteniya Rossiyskoj Arktiki i sopredel'nykh territoriy [Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent areas]. Moscow: KMK Publ.; 2004. 131 p. In Russian
38. Bezdelev AB, Bezdeleva TA. Zhiznennyye formy semennykh rasteniy Dal'nego Vostoka Rossii [Life forms of seed plants in the Far East of Russia]. Vladivostok: Dalnauka Publ.; 2006. 296 p. In Russian
39. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and adjacent states]. Saint-Petersburg: Mir i sem'ja-95 Publ.; 1995. 990 p. In Russian
40. Takhtajan A. Flowering plants. Berlin: Springer Verlag; 2009. 871 p. doi: [10.1007/978-1-4020-9609-9](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9)
41. Zhivotovskiy LA. Populyatsionnaya biometriya [Population biometrics]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 271 p. In Russian
42. Krishnan RM, Ramesh BR. Endemism and sexual systems in the evergreen tree flora of the Western Ghats, India. *Diversity and Distributions*. 2005;11(6):559-565. doi: [10.1111/j.1366-9516.2005.00190.x](https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00190.x)
43. Ashton PS. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1969;1(1-2):155-196. doi: [10.1111/j.1095-8312.1969.tb01818.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1969.tb01818.x)
44. Adam P, Williams G. Dioecy, self-compatibility and vegetative reproduction in Australian subtropical rainforest trees and shrubs. *Cunninghamia*. 2001;7(1):89-100.
45. Godin VN. Sexual polymorphism in Lamiidae in Siberia. Review publications. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii – Plant Life of Asian Russia*. 2011;2:49-53. In Russian
46. Godin VN. Analysis of sexual polymorphism of the plant from subclass Rosidae in Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2012;5(3):337-342. doi: [10.1134/S1995425512030067](https://doi.org/10.1134/S1995425512030067)
47. Godin VN. Sexual polymorphism in Hamamelididae and Dilleniidae in Siberia. Review publications. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya biologiya i ekologiya*. 2012;26(16):95-106. In Russian
48. Godin VN. The plant sexual polymorphism in the Subclass Magnoliidae and Ranunculidae in Siberia. The survey of literature on the subject. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki – University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2013;2:70-77. In Russian
49. Godin VN. Sexual polymorphism in Caryophyllidae in Siberia. Review publications. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii – Plant Life of Asian Russia*. 2013;2:55-60. In Russian
50. Petropavlovskii BS, Urusov VM, Brizhataya AA. Distribution of life forms in the dendroflora of the Russian Far East in connection with heat supply and influence of the ocean. *Russian Journal of Ecology*. 2011;42(2):98-102. doi: [10.1134/S1067413611020093](https://doi.org/10.1134/S1067413611020093)

51. Bertin RI. The evolution and maintenance of andromonoecy. *Evolutionary Theory*. 1982;6(1):25-32.
52. Godin VN, Demyanova EI. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2013;98(12):1465-1487. In Russian
53. Vamosi JC, Otto SP, Barrett SCH. Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms. *Journal of Evolutionary Biology*. 2003;16(5):1006-1018. doi: [10.1046/j.1420-9101.2003.00559.x](https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00559.x)
54. Stebbins GL. Longevity, habitat, and release of genetic variability in the higher plants. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 1958;23:365-378. doi: [10.1101/SQB.1958.023.01.035](https://doi.org/10.1101/SQB.1958.023.01.035)
55. Maynard Smith J. Evolution of sex. New-York: Cambridge Univ. Press; 1978. 222 p.
56. Steiner KE. Dioecism and its correlates in the Cape flora of South Africa. *American Journal of Botany*. 1988;75(11):1742-1754. doi: [10.2307/2444689](https://doi.org/10.2307/2444689)
57. Vamosi JC, Vamosi SM. The role of diversification in causing the correlates of dioecy. *Evolution*. 2004;58(4):723-731. doi: [10.1111/j.0014-3820.2004.tb00405.x](https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00405.x)
58. Whitehead DR. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution*. 1969;23(1):28-35. doi: [10.2307/2406479](https://doi.org/10.2307/2406479)

Received 14 March 2014;

Revised 4 August 2014;

Accepted 27 August 2014.

Godin VN. Sexual forms and their ecological correlates of woody gymnosperms and angiosperms in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;4(28):17-36. doi: [10.17223/19988591/28/2](https://doi.org/10.17223/19988591/28/2)
In Russian, English summary