

В.Н. Годин

Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия

Половые формы и их экологические корреляции у растений класса Liliopsida в Сибири

285 видов и подвидов (26,8%) цветковых растений класса Liliopsida в Сибири характеризуются семью формами половой дифференциации: моноэция (212 видов, 19,9%), андромоноэция (42 видов, 3,9%), диэция (24 вида, 2,3%), гинодиэция (4 вида, 0,4%), гиномоноэция (1 вид, 0,09%), тримоноэция (1 вид, 0,09%) и андродиэция (1 вид, 0,09%). Из 29 семейств однодольных растений 8 семейств включают виды только с однополыми цветками: Asparagaceae, Commelinaceae, Hydrocharitaceae, Lemnaceae, Najadaceae, Sparganiaceae, Typhaceae и Zannicelliaceae. Выявлена связь между половой экспрессией у однодольных растений и жизненными формами, способом опыления, консистенцией околоплодника, окраской цветков, типами ареалов, экологическими группами по степени увлажнения и поясно-зональными группами. Показано, что диэция связана с водными травами, опылением с помощью насекомых или воды, желтоватыми околоцветниками, сочными плодами. Моноэция у однодольных растений ассоциирована с водными травами, опылением водой, циркумполярным распространением. Андромоноэцичные однодольные растения представляют собой растения с белыми венчиками. Выявлено, что соотношение раздельнополых и гермафродитных растений в эколого-биологических комплексах видов напрямую зависит от частоты встречаемости в них видов с эндемичными ареалами.

Ключевые слова: Liliopsida; половая дифференциация; экологические корреляции; Сибирь.

Введение

Оригинальность класса однодольных растений проявляется в целом комплексе признаков. Наиболее часто в литературе обсуждаются вопросы происхождения, эволюции и систематики однодольных, положение которых в системе цветковых растений до сих пор остаётся дискуссионным [1, 2]. Реже анализируется специфический спектр половых форм однодольных: более высокая доля видов с моноэцией и более редкая встречаемость таксонов с гетероморфной половой экспрессией (диэцичных, гинодиэцичных, андродиэцичных, субдиэцичных и т.д.) в сравнении с двудольными растениями [3–6]. Для территории Сибири мало что известно о приуроченности разнообразных вариантов половой дифференциации к разным таксонам однодольных растений, о распространении их внутри отдельных семейств. Цель данной работы – выявление видов с половым полиморфизмом и анализ

взаимосвязей половой дифференциации растений с их эколого-биологическими особенностями на примере класса Liliopsida в Сибири.

Материалы и методики исследования

К классу Liliopsida в Сибири относят 3 подкласса (Alismatidae, Liliidae, Agrecidae), 18 порядков, 29 семейств, 160 родов и 1 065 видов и подвидов [7]. Список видов и подвидов для исследования основан на «Конспекте флоры Сибири» [7] и «Флоре Сибири» [8–11]. Для каждого вида и подвида указаны следующие характеристики: половая дифференциация, жизненная форма, способ опыления, консистенция околоплодника, окраска цветков, тип ареала, поясно-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению. Жизненные формы, типы ареалов, поясно-зональные группы, экологическая приуроченность видов приведены по работам [12–19]. Жизненные формы классифицированы по системе И.Г. Серебрякова [20] и выделены соответственно: древесные, полудревесные растения, наземные (поликарпические и монокарпические) и водные травы. Для выявления особенностей структуры жизненных форм у видов крупных родов или целых семейств использованы работы Ю.Е. Алексеева [21], Т.В. Егоровой [22], Е.И. Курченко [23], И.В. Татаренко [24] и В.А. Черемушкиной [25]. Выделены пять типов ареалов (циркумполярные, евразийские, азиатско-американские, азиатские, геми- и эндемики) и пять экологических групп растений по степени увлажнения (ксерофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты). Все виды и подвиды отнесены к шести поясно-зональным группам: степные, лесостепные, бореальные, высокогорные, арктические и гипарктические, аazonальные. Консистенция околоплодника (сухие или сочные плоды) приведена по работе А.В. Боброва и др. [26]. Способ опыления и окраска цветков большинства видов даны по сводке Р. Knuth [27]. По способу опыления выделены три группы растений: анемофильные, энтомофильные и гидрофильные. Все изученные виды по окраске цветков распределены на шесть групп: зелёная и зеленоватая (в том числе невзрачная), белая, жёлтая, красная (в том числе розовая и все варианты от розово-сиреневой до пурпурно-сиреневой), голубая и синяя, фиолетовая.

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

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

где \tilde{n}_{ij} – ожидаемые численности, определяемые как

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

где k – общее число выборок, n_{ij} – численность фенотипа j в i -выборке, N_i –

объем i -выборки, N – суммарная численность всех k -выборок, n_j – суммарная численность фенотипа j во всех k выборках. Число степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k - 1) * (m - 1)$, где k – число сравниваемых выборок, а m – общее число разных фенотипов. Для наглядности построены точечные графики соотношения фактическая численность / теоретическая численность моноэцичных, андромоноэцичных и дизэцичных видов с определённым эколого-биологическим признаком. Статистическая обработка материала и построение графиков проведены с помощью программы Microsoft Excel: Mac 2011.

В приведённом ниже списке семейства, роды и виды внутри семейства расположены по алфавиту. Для каждого вида указана его половая дифференциация. Приняты следующие условные обозначения: М – моноэция, АМ – андромоноэция, ГМ – гиномоноэция, ТМ – тримonoэция, Д – дизэция, ГД – гинодизэция, АД – андродизэция [28]. Половая форма видов и подвидов дана по литературному источнику, который приведён после конкретного вида или рода в целом.

Результаты исследования и обсуждение

Приводим список видов и подвидов, для которых в настоящее время выявлены негермафродитные половые формы.

Подкласс Alismatidae.

Alismataceae. *Sagittaria natans* Pall. [М], *S. sagittifolia* L. [М], *S. trifolia* L. [М] [29].

Hydrocharitaceae. *Elodea canadensis* Michx. [Д], *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle [М], *Hydrocharis morsus-ranae* L. [Д], *Stratiotes aloides* L. [Д], *Vallisneria spiralis* L. [Д] [30].

Najadaceae. *Caulinia flexilis* Willd. [М], *C. minor* (All.) Coss. & Germ. [М], *Najas major* All. [Д], *N. marina* L. [Д] [31].

Zannichelliaceae. *Althenia filiformis* F. Petit ssp. *orientalis* Tzvel. [М], *Zannichellia pedunculata* Reichenb. [М], *Z. repens* Boenn. [М] [32].

Подкласс Liliidae.

Asparagaceae. *Asparagus brachyphyllus* Turcz. [Д], *A. burjaticus* Peschkova [Д], *A. davuricus* Fisch. ex Link [Д], *A. gibbus* Bunge [Д], *A. neglectus* Kar. & Kir. [Д], *A. officinalis* L. [Д], *A. officinalis* L. ssp. *polyphyllus* (Stev.) Tzvel. [Д], *A. oligoclonos* Maxim. [Д], *A. pallasii* Misch. [Д], *A. schoberioides* Kunth [Д], *A. tamariscinus* Ivanova ex Grub. [Д] [33].

Commelinaceae. *Commelina communis* L. [АМ] [34].

Convallariaceae. *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce [АМ] [35].

Cyperaceae. *Carex acuta* L. [М], *C. acutiformis* Ehrh. [М], *C. adelostoma* V. Krecz. [М], *C. alba* Scop. [М], *C. amgunensis* Fr. Schmidt [М], *C. appendiculata* (Trautv. & C. A. Mey.) Kuk. [М], *C. appropinquata* Schum. [М], *C. aquatilis* Wahlenb. s. str. [М], *C. aquatilis* Wahlenb. ssp. *stans* (Drej.) Hult. [М],

C. argunensis Turcz. ex Trev. [M], *C. arnellii* Christ [M], *C. aterrima* Hoppe [M], *C. atherodes* Spreng. [M], *C. atrata* L. [M], *C. atrofusca* Schkuhr [M], *C. bicolor* All. [M], *C. bigelowii* Torr. ex Schwein. ssp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. & D. Love [M], *C. bigelowii* Torr. ex Schwein. ssp. *ensifolia* (Gorodk.) Holub [M], *C. bigelowii* Torr. ex Schwein. ssp. *rigidioides* (Gorodk.) Egor. [M], *C. bohémica* Schreb. [M], *C. bonanzensis* Britt. [M], *C. brunnescens* (Pers.) Poir. [M], *C. buxbaumii* Wahlenb. [M], *C. canescens* L. [M], *C. capillaris* L. [M], *C. capitata* L. [M], *C. capricornis* Meinsh. ex Maxim. [M], *C. caryophyllea* Latourr. [M], *C. caucasica* Stev. [M], *C. cespitosa* L. [M], *C. chloroleuca* Meinsh. [M], *C. chordorrhiza* Ehrh. [M], *C. cinerascens* Kuk. [M], *C. contigua* Hoppe [M], *C. coriophora* Fisch. & C. A. Mey. [M], *C. curaica* Kunth s. str. [M], *C. curaica* Kunth ssp. *pyncnostachya* (Kar. & Kir.) Egor. [M], *C. dahurica* Kuk. [M], *C. delicata* Clarke [M], *C. diandra* Schrank [M], *C. digitata* L. [M], *C. diluta* Bieb. [M], *C. dioica* L. [Д], *C. diplasiocarpa* V. Krecz. [M], *C. disperma* Dew. [M], *C. distans* L. ssp. *aspratilis* (V. Krecz.) Egor. [M], *C. disticha* Huds. s. str. [M], *C. disticha* Huds. ssp. *lithophila* (Turcz.) Hamet-Ahti [M], *C. duriuscula* C.A. Mey. [M], *C. elata* All. ssp. *omskiana* (Meinsh.) Jalas [M], *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth [M], *C. elongata* L. [M], *C. enervis* C.A. Mey. [M], *C. eremopyroides* V. Krecz. [M], *C. ericetorum* Poll. [M], *C. falcata* Turcz. [M], *C. flava* L. [M], *C. fuliginosa* Schkuhr ssp. *misandra* (R. Br.) W. Dietr. [M], *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. [M], *C. glacialis* Mackenz. [M], *C. glareosa* Wahlenb. [M], *C. glauciformis* Meinsh. [M], *C. globularis* L. [M], *C. gynocrates* Wormsk. [Д], *C. hancockiana* Maxim. [M], *C. hartmanii* Cajand. [M], *C. heleonastes* Ehrh. [M], *C. heterolepis* Bunge [M], *C. holostoma* Drej. [M], *C. humilis* Leyss. [M], *C. iljinii* V. Krecz. [M], *C. jacutica* V. Krecz. [M], *C. juncella* (Fries) Th. Fries [M], *C. kirganica* Kom. [M], *C. korshinskyi* Kom. [M], *C. krausei* Boeck. [M], *C. kreczetoviczii* Egor. [M], *C. lachenalii* Schkuhr [M], *C. lanceolata* Boott [M], *C. lapponica* O. Lang [M], *C. lasiocarpa* Ehrh. [M], *C. laxa* Wahlenb. [M], *C. ledebouriana* C.A. Mey. ex Trev. s. str. [M], *C. ledebouriana* C.A. Mey. ex Trev. ssp. *substepposa* Malysch. [M], *C. ledebouriana* ssp. *transbaicalensis* Malysch. [M], *C. leiorhyncha* C.A. Mey. [M], *C. leporina* L. [M], *C. limosa* L. [M], *C. livida* (Wahlenb.) Willd. [M], *C. loliacea* L. [M], *C. lugens* H. T. Holm [M], *C. mackenziei* V. Krecz. [M], *C. macrogyna* Turcz. ex Steud. [M], *C. macrostigmatica* Kuk. [M], *C. macroura* Meinsh. [M], *C. magellanica* Lam. [M], *C. malyshevii* Egor. [M], *C. maritima* Gunn. [M], *C. martynenkoi* Zolot. [M], *C. media* R. Br. [M], *C. melanantha* C.A. Mey. [M], *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. [M], *C. melanocephala* Turcz. [M], *C. melanostachya* Bieb. ex Willd. [M], *C. meyeriana* Kunth [M], *C. microglochin* Wahlenb. [M], *C. minuscula* (Kuvajev) Rebr. [M], *C. minuta* Franch. [M], *C. mollissima* Christ [M], *C. montana* L. [M], *C. muricata* L. [M], *C. nanella* Ohwi [M], *C. nigra* (L.) Reichard [M], *C. norvegica* Retz. [M], *C. obtusata* Liljebl. [M], *C. orbicularis* Boott s. str. [M], *C. orbicularis* Boott ssp. *altaica* (Gorodk.) Egor. [M], *C. otrubae* Podp. [M], *C. pallescens* L. [M], *C. pallida* C.A. Mey. [M], *C. pamirica* (O. Fedtsch.) O. et B. Fedtsch. [M],

C. pamirica (O. Fedtsch.) O. et B. Fedtsch. ssp. *dichroa* (Freyn) Egor. [M], *C. panicea* L. [M], *C. parallela* (Laest.) Sommerf. s. str. [Д], *C. parallela* (Laest.) Sommerf. ssp. *redowskiana* (C. A. Mey.) Egor. [Д], *C. pauciflora* Lightf. [M], *C. pediformis* C.A. Mey. [M], *C. podocarpa* R. Br. [M], *C. praecox* Schreb. [M], *C. pseudocuraica* Fr. Schmidt [M], *C. pseudocyperus* L. [M], *C. pseudofetida* Kuk. [M], *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith [M], *C. relaxa* V. Krecz. [M], *C. reptabunda* (Trautv.) V. Krecz. [M], *C. rhizina* Blytt ex Lindbl. [M], *C. rhizina* Blytt ex Lindbl. ssp. *reventa* (V. Krecz.) Egor. [M], *C. rhynchophysa* C.A. Mey. [M], *C. riparia* Curt. [M], *C. rostrata* Stokes [M], *C. rotundata* Wahlenb. [M], *C. rugulosa* Kuk. [M], *C. rupestris* All. [M], *C. sabulosa* Turcz. ex C.A. Mey. [M], *C. sabynensis* Less. ex Kunth [M], *C. sajanensis* V. Krecz. [M], *C. saxatilis* L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela [M], *C. schmidtii* Meinsh. [M], *C. scirpoidea* Michx. [M], *C. secalina* Willd. ex Wahlenb. [M], *C. sedakowii* C.A. Mey. ex Meinsh. [M], *C. selengensis* Ivanova [M], *C. serotina* Merat [M], *C. songorica* Kar. & Kir. s. str. [M], *C. songorica* Kar. & Kir. ssp. *gotoi* (Ohwi) M. Pop. [M], *C. sordida* Heurck & Muell. Arg. [M], *C. stenophylla* Wahlenb. s. str. [M], *C. stenophylla* Wahlenb. ssp. *stenophylloides* (V. Krecz.) Egor. [M], *C. stylosa* C.A. Mey. [M], *C. subebracteata* (Kuk.) Ohwi [M], *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem. [M], *C. supina* Willd. ex Wahlenb. s. str. [M], *C. supina* Willd. ex Wahlenb. ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. [M], *C. sylvatica* Huds. [M], *C. tatjanae* Malysch. [M], *C. tenuiflora* Wahlenb. [M], *C. tomentosa* L. [M], *C. trautvetteriana* Kom. [M], *C. tristis* Bieb. ssp. *stenocarpa* (Turcz. ex V. Krecz.) Egor. [M], *C. turkestanica* Regel [M], *C. ursina* Dew. [M], *C. vaginata* Tausch [M], *C. vanheurckii* Muell. Arg. s. str. [M], *C. vanheurckii* Muell. Arg. ssp. *crassispiculata* (Malysch.) Malysch. [M], *C. vesicaria* L. [M], *C. vesicata* Meinsh. [M], *C. viridula* Michx. [M], *C. vulpina* L. [M], *C. williamsii* Britt. [M] [36], *Eriophorum angustifolium* Honck s. str. [ГД] [37], *E. russeolum* Fries s. str. [ГД], *E. vaginatum* L. [ГД] [27], *Kobresia capilliformis* Ivanova [M], *K. filifolia* (Turcz.) Clarke [M], *K. myosuroides* (Vill.) Fiori [M], *K. ovczinnikovii* Egor. [M], *K. sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck. [M], *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. ssp. *subfilifolia* (Egor., Jurtz. & Petrovsky) Egor. [M], *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. ssp. *subholarctica* Egor. [M], *K. smirnovii* Ivanova [M], *K. stenocarpa* (Kar. & Kir.) Steud. [M], *Rhynchospora alba* (L.) Vahl [AM] [36], *Trichophorum cespitosum* (L.) C. Hartm. [ГД] (для *Scirpus cespitosus* L., [27]).

Liliaceae. *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. & Schult. fil. [АД] [38], *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. [AM] [39].

Melanthiaceae. *Veratrum album* L. ssp. *misae* (Sirj.) Tzvel. [AM, АД], *V. dahuricum* (Turcz.) Loes. fil. [AM, АД], *V. lobelianum* Bernh. [AM, АД], *V. nigrum* L. [AM, АД], *V. oxysepalum* Turcz. [AM, АД] [40].

Poaceae. *Anthoxanthum odoratum* L. [AM] [41], *Arundinella anomala* Steud. [AM] [42], *Beckmannia eruciformis* (L.) Host s. str. [AM], *B. eruciformis* (L.) Host ssp. *borealis* Tzvel. [AM], *B. hirsutiflora* (Roshev.) Probat. [AM], *B. syzigachne* (Steud.) Fern. [AM], *Festuca hubsugulica* Krivot. [Д], *F. komarovii* Krivot. [Д], *F. sibirica* Hack. ex Boiss. [Д] [43], *Hierochloe alpina* (Sw.) Roem. & Schult.

[AM], *H. annulata* V. Petrov [AM], *H. arctica* C. Presl [AM], *H. glabra* Trin. s. str. [AM], *H. glabra* ssp. *bungeana* (Trin.) Peschkova [AM], *H. glabra* ssp. *chakassica* Peschkova [AM], *H. ochotensis* Probat. [AM], *H. odorata* (L.) Beauv. [AM], *H. pauciflora* R. Br. [AM], *H. repens* (Host.) Beauv. [AM], *H. sibirica* (Tzvel.) Czer. [AM] [42], *Hordeum bogdanii* Wilensky [AM], *H. brevisubulatum* (Trin.) Link [AM], *H. jubatum* L. [AM], *H. macilentum* Steud. [AM], *H. nevskianum* Bowden [AM], *H. roshevitzii* Bowden [AM], *H. turkestanicum* Nevski [AM] [44], *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. [AM] [42], *Poa annua* L. [GM] [45], *Setaria pumila* (Poir.) Schult. [AM] [46], *S. viridis* (L.) Beauv. s. str. [AM], *S. viridis* ssp. *glareosa* (V. Petrov) Peschkova (для *S. viridis* (L.) Beauv.) [AM], *S. viridis* ssp. *purpurascens* (Maxim.) Peschkova (для *S. viridis* (L.) Beauv.) [AM], *S. viridis* ssp. *pycnocoma* (Steud.) Tzvel. (для *S. viridis* (L.) Beauv.) [AM] [38], *Spodiopogon sibiricus* Trin. [AM] [47], *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. [AM], *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf [TM] [42].

Подкласс **Arecidae**.

Araceae. *Calla palustris* L. [AM] [48].

Lemnaceae. *Lemna minor* L. [M], *L. trisulca* L. [M], *L. turionifera* Landolt [M], *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. [M] [49].

Sparganiaceae. *Sparganium angustifolium* Michx. [M], *S. emersum* Rehm. [M], *S. erectum* L. [M], *S. glomeratum* (Laest.) L. Neum. [M], *S. gramineum* Georgi [M], *S. hyperboreum* Laest. [M], *S. microcarpum* (Neum.) Raunk. [M], *S. minimum* Wallr. [M], *S. rothertii* Tzvel. [M], *S. stoloniferum* (Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz. [M] [50].

Typhaceae. *Typha angustifolia* L. [M], *T. latifolia* L. [M], *T. laxmannii* Lep-ech. [M], *T. minima* Funck [M], *T. orientalis* C. Presl [M] [51].

Анализ половой дифференциации представителей класса Liliopsida в Сибири показал следующее.

Раздельнополые и гермафродитные виды. Из 1 065 видов и подви-дов для 285 характерны негермафродитные цветки. Иными словами, 26,8% однодольных растений на территории Сибири характеризуются половым полиморфизмом, что в процентном отношении близко к числам, указанным С. Yampolsky и Н. Yampolsky [6] для мировой флоры класса Liliopsida (27,0%). При этом три подкласса однодольных растений отличаются степенью половой экспрессии и разнообразием половых форм. Наиболее высокая доля негермафродитных видов встречается в подклассе Arecidae. У 20 видов этого подкласса из 21 выявлены две половые формы: моноэция (19 видов) и андромоноэция (1 вид). В подклассах Alismatidae и Liliidae степень половой экспрессии почти совпадает: 26,3 и 25,3% соответственно. Однако эти подклассы сильно различаются спектром половых форм. Так, в подклассе Alismatidae описано две половые формы: моноэция (9 видов) и диэция (6 видов). В подклассе Liliidae наблюдается самый широкий спектр половых форм в сравнении с другими подклассами однодольных растений – семь форм половой дифференциации: моноэция (184 видов), гиномоноэция

(1 вид), андромоноэция (41 видов), тримоноэция (1 вид), диэция (18 видов), гинодиэция (4 вида) и андродиэция (1 вид).

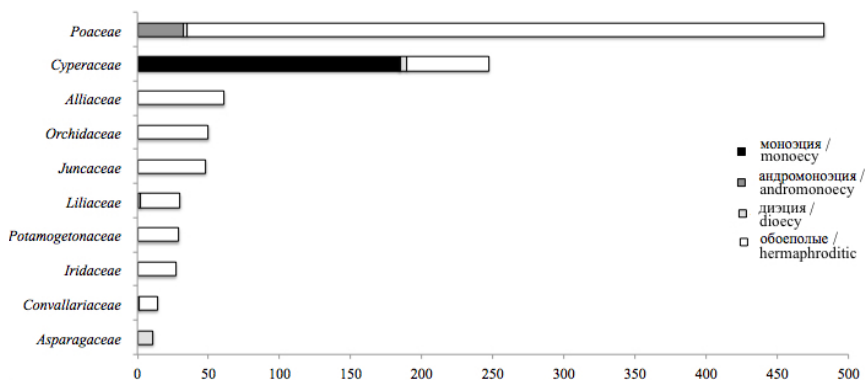


Рис. 1. Ведущие семейства однодольных растений флоры Сибири (1 000 видов; 93,9% от общего числа видов). По горизонтальной оси – число видов, по вертикальной оси – семейства

[Fig. 1. Ten most abundant families of Liliopsida in Siberia and their breeding systems (1 000 species; 93.9% of the flora). On the abscissa axis - Number of species, on the ordinate axis - Families]

На уровне семейств в 15 из 29 (51,7%) встречаются таксоны с однополыми цветками. Спектр половых форм в 10 наиболее многовидовых семействах однодольных флоры Сибири представлен на рис. 1. В 8 семействах на территории Сибири представлены виды только с половой дифференциацией: Asparagaceae, Commelinaceae, Hydrocharitaceae, Lemnaceae, Najadaceae, Sparganiaceae, Typhaceae и Zannichelliaceae. При этом в пяти из этих семейств все виды имеют только один вариант половой экспрессии: моноэцию (Lemnaceae, Sparganiaceae, Typhaceae, Zannichelliaceae), андромоноэцию (Comelinaceae), диэцию (Asparagaceae). В двух семействах наблюдается сочетание двух вариантов половой дифференциации: моно- и диэции (Hydrocharitaceae, Najadaceae).

Оставшиеся 7 семейств по степени уменьшения встречаемости видов с однополыми цветками располагаются в следующем порядке: Cyperaceae (78,1% видов) – Melanthiaceae (55,5%) – Araceae (50,0%) – Alismataceae (33,3%) – Poaceae (7,7%) – Convallariaceae (7,1%) – Liliaceae (6,7%).

14 семейств – Alliaceae, Asphodelaceae, Butomaceae, Nemerocallidaceae, Hyacinthaceae, Iridaceae, Ixioliriaceae, Juncaceae, Juncaginaceae, Orchidaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Scheuchzeriaceae, Trilliaceae – в пределах Сибири представлены видами, формирующими только гермафродитные цветки (см. рис. 1). Представители пяти монотипных семейств (с одним родом) – Butomaceae, Nemerocallidaceae, Ixioliriaceae, Ruppiaceae, Scheuchzeriaceae – и одного олиготипного сем. Potamogetonaceae (2 рода) формируют лишь обоеполые цветки не только на территории Сибири, но и в мировой

флоре. Среди оставшихся восьми семейств встречаются виды с разными половыми формами вне территории Сибири. Наиболее часто встречается гинодия: *Allium ochroleucum* Waldst. et Kit. (Alliaceae; [52]), *Bulbinella gibbsii* Ckn. (Asphodelaceae; [53]), *Ornithogalum umbellatum* L. (Hyacinthaceae; [27]), *Iris douglassiana* Herb. (Iridaceae; [54]), *Juncus roemerianus* Scheele (Juncaceae; [55]), *Satyrrium ciliatum* Lindl. (Orchidaceae; [56]), *Trillium camschatcense* Ker-Gawler (Trilliaceae; [57]). В сем. Juncaginaceae описаны диэция у *Tetroncium* и тримоноэция у *Lilaea* [58], а в сем. Orchidaceae – ещё и андромоноэция у *Myrosmodes cochleare* Garay [59].

Из 160 родов класса Liliopsida на территории Сибири в 37 (23,1%) отмечены виды с половым полиморфизмом. Спектр половых форм в 10 наиболее многовидовых родах однодольных растений флоры Сибири представлен на рис. 2. В 120 родах встречаются исключительно гермафродитные растения, наиболее крупные из которых (даны в алфавитном порядке): *Allium*, *Calamagrostis*, *Elymus*, *Juncus*, *Potamogeton*, *Puccinellia* и др. К родам, все виды которых в Сибири обладают половой экспрессией, относят 28, наиболее крупные из них (даны в алфавитном порядке) – *Asparagus*, *Beckmannia*, *Carex*, *Caulinia*, *Hierochloe*, *Hordeum*, *Kobresia*, *Lemna*, *Najas*, *Sparganium*, *Typha*.

Изучение связей половой экспрессии растений с их биологическими и экологическими особенностями может способствовать решению такого важного вопроса проблемы пола у растений, как выяснение эволюционных причин разделения полов. Однако до настоящего времени среди исследователей нет единого мнения по этому вопросу, хотя многие из них считают, что разделение полов, особенно в форме диэции, – действенное свойство, обеспечивающее ксеногамию у растений [37, 60, 61].

Жизненные формы. Доля видов с половой дифференциацией различается среди двух отделов жизненных форм (в понимании И.Г. Серебрякова [20]), характерных для однодольных растений Сибири. У водных трав частота встречаемости растений с однополыми цветками в два раза выше, чем среди наземных травянистых растений. Так, у водных трав доля растений с негермафродитными цветками составляет 51,4%, в то время как у наземных травянистых – 24,1%. Частота встречаемости полового полиморфизма в пределах разных отделов жизненных форм сильно варьирует и зависит от «типа» жизненной формы в понимании И.Г. Серебрякова [20].

Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (рис. 3) показывает, что отмечается связь между моноэцией и водными травами ($\chi^2 = 28,28$; $p < 0,001$), диэцией и водными травами ($\chi^2 = 7,4$; $p < 0,01$). В пределах отдела наземных травянистых растений наиболее высокой долей видов с половым полиморфизмом характеризуются поликарпические травы – 25,3%, в то время как среди монокарпических трав частота видов с половой дифференциацией существенно ниже – 9,5%. На аналогичную низкую долю встречаемости половой экспрессии среди одно-

летних и малолетних растений отмечают у гинодиэцичных видов В.Н. Годин и Е.И. Демьянова [3], А.Г. Сидорский и соавт. [62].

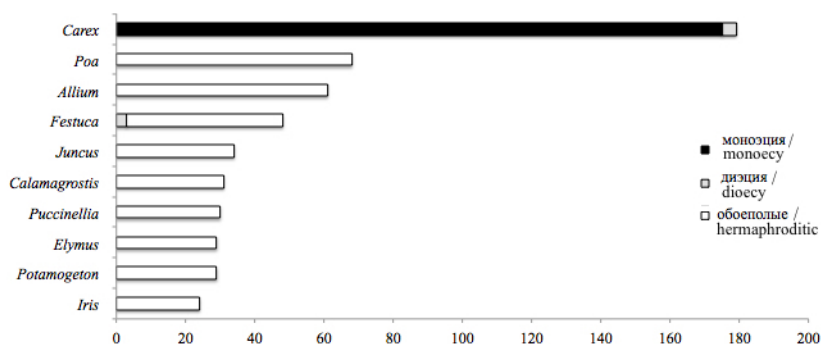


Рис. 2. Ведущие роды однодольных растений флоры Сибири (533 вида; 50,0% от общего числа видов). По горизонтальной оси – число видов, по вертикальной оси – роды

[Fig. 2. Ten most abundant genera of Liliopsida in Siberia and their breeding systems (533 species; 50.0% of the woody flora). On the abscissa axis - Number of species, on the ordinate axis - Genera]

Разные отделы и типы жизненных форм отличаются не только по частоте встречаемости растений с однополыми цветками, но и спектром разнообразия половых форм растений, входящих в их состав. Наиболее широкий спектр разнообразия половых форм наблюдается у наземных поликарпических травянистых растений, которые обладают почти всеми возможными вариантами полового полиморфизма, описанного у однодольных растений флоры Сибири: моноэция, андромоноэция, тримonoэция, диэция, гинодиэция и андродиэция. Противоположная ситуация отмечается у монокарпических травянистых растений, которые обладают двумя половыми формами на территории Сибири: гиномоноэцией и андромоноэцией. Довольно широк спектр форм половой экспрессии в отделе водных трав, среди которых встречаются моноэцичные, андромоноэцичные, диэцичные и гинодиэцичные растения.

Способ опыления. Среди однодольных растений Сибири преобладают анемофильные виды (77,8%) над энтомофильными (21,0%). Крайне редко встречаются виды с гидрофильным способом опыления – 1,2%. Согласно результатам исследований Е. Daumann [63] доля энтомофильных и анемофильных родов во флоре бывшей Чехословакии у двудольных растений составляет 87,0 и 4,6%, в то время как у однодольных – 33,0 и 59,0%. Отмечается положительная связь между диэцией и энтомофилией ($\chi^2 = 12,53$; $p < 0,001$), моноэцией и гидрофилией ($\chi^2 = 5,46$; $p < 0,05$) и диэцией и гидрофилией ($\chi^2 = 51,44$; $p < 0,001$) (рис. 3).

Как показали исследования [64, 65], водные травы с гидрофильным опылением обладают высокой долей раздельнополости в форме моноэции и диэции, что обусловлено отсутствием у них механизмов, предотвращающих

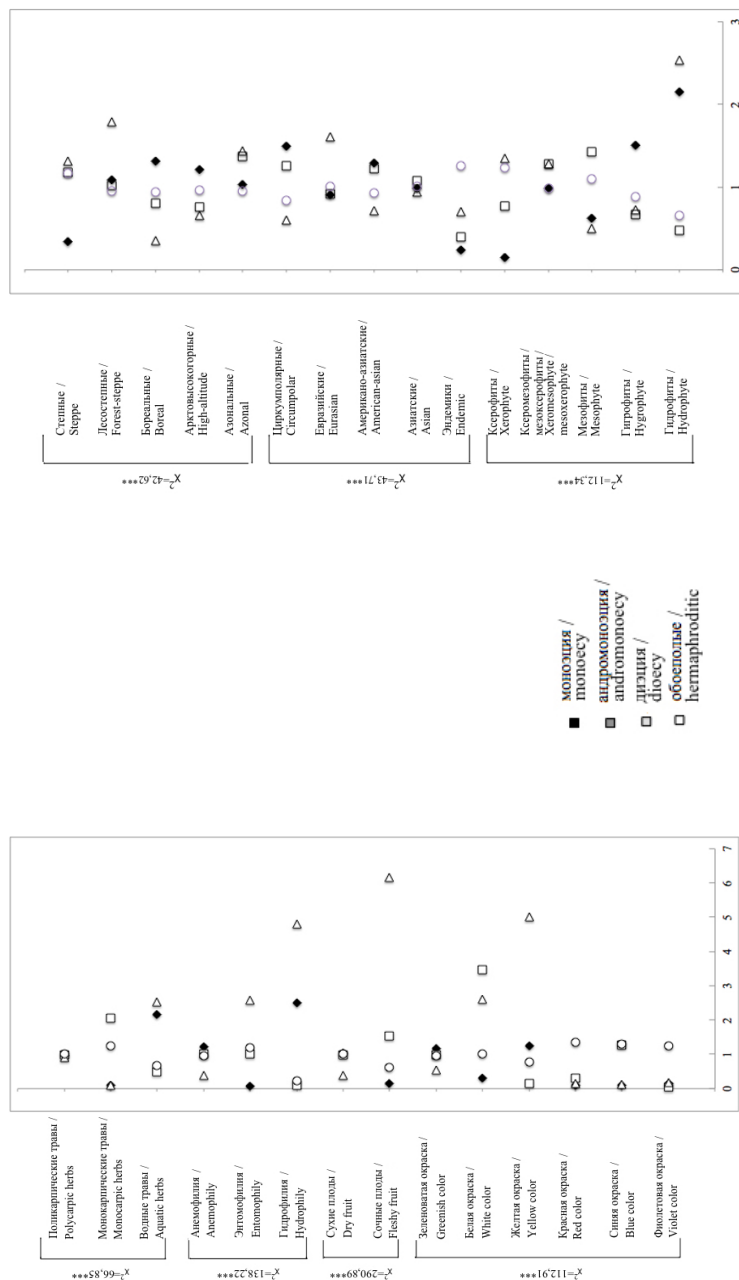


Рис. 3. Соотношение фактических и ожидаемых численностей для дицичных и моноэичных видов с определённым эколого-биологическим признаком. По оси абсцисс – соотношение фактических и ожидаемых численностей видов, по оси ординат – эколого-биологические признаки. Значение соотношения > 1 указывает, что определённая половая форма связана с данным признаком. Значение χ^2 указывает на статистическую значимость различий. *** $p < 0,001$

[Fig. 3. Ratio of observed to expected species for the 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. *** $p < 0.001$]

или ограничивающих автогамию (дихогамия, херкогамия, гетеростилия и самонесовместимость).

Консистенция околоплодника. Подавляющее большинство однодольных растений в Сибири образует сухие плоды (96,9%). Однако доля раздельнополости высока у видов с сочными плодами – 54,5% против 25,9% у гермафродитных видов. Отмечается положительная связь между диэцией и сочными плодами ($\chi^2 = 282,04$; $p < 0,001$) (см. рис. 3), которая обусловлена двудомными представителями сем. *Asparagaceae* с сочной консистенцией околоплодника.

Окраска цветков. Такой важный признак, как окраска цветков, редко применяется при экологическом анализе флор [66]. Распределение видов по окраске околоцветника показало, что у однодольных растений Сибири преобладают виды с зелёной или зеленоватой окраской цветков – 79,0%. Остальные варианты окрасок (белая, жёлтая, красная, синяя, фиолетовая) встречаются довольно редко, их доля варьирует от 1,1 (фиолетовые цветки) до 7,5% (все оттенки красного). Тем не менее доля раздельнополости зависит от окраски цветков. Так, среди растений с красными цветками и их оттенками доля раздельнополых видов составляет 1,3%, а среди растений с жёлтыми и желтоватыми цветками – 42,6%. Наблюдается положительная связь между андромоноэцией и белой окраской цветков ($\chi^2 = 16,78$; $p < 0,01$), диэцией и желтоватой окраской цветков ($\chi^2 = 74,61$; $p < 0,001$) (см. рис. 3). Отмеченные связи обусловлены высокой долей андромоноэции у видов сем. *Melanthiaceae* с белыми венчиками и диэции у видов сем. *Asparagaceae* с желтоватыми цветками.

Наиболее важным элементом при анализе флоры многие флорогенетики считают расчленение флоры по типам ареалов слагающих её видов [66].

Типы ареалов. Наблюдается неравномерное распределение раздельнополых и гермафродитных растений, обладающих разным географическим распространением (см. рис. 3). Наиболее часто раздельнополые растения встречаются среди видов с циркумполярными ареалами – 38,3%. Наоборот, среди видов с эндемичными ареалами доля негермафродитных растений крайне мала и составляет всего 7,9%. Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (см. рис. 3) показывает, что отмечается связь между моноэцией и циркумполярным распространением ($\chi^2 = 27,02$; $p < 0,001$), гермафродитизмом и эндемичным распространением ($\chi^2 = 6,19$; $p < 0,05$). Объясняется это тем, что среди видов с циркумполярным ареалом преобладают представители сем. *Сурегасеае*, в котором доля негермафродитных растений велика: 78,1% от общей численности видов с половой дифференциацией. Противоположная ситуация отмечается у видов с эндемичными ареалами: доминируют семейства, представители которых образуют только обоеполые или очень редко однополые цветки – *Alliaceae* (100% с гермафродитными цветками), *Potamogetonaceae* (100%), *Iridaceae* (100%) и очень редко (6 видов) из рода *Carex*. Можно предполагать, что на-

личие полового полиморфизма играет роль дополнительного адаптивного фактора наряду с другими, расширяя норму реакции вида и позволяя ему заселять новые местообитания, в которых существование гермафродитных растений может быть затруднено.

Экологические группы по степени увлажнения. В литературе неоднократно целым рядом исследователей убедительно показано, что степень проявления половой дифференциации и соответственно половая структура популяций у растений тесно зависят от степени увлажнения местообитания [38, 60]. Анализ распределения половых форм однодольных растений по экологическим группам по степени увлажнения показал неравномерный его характер: наиболее редко раздельнополые растения встречаются среди ксерофитов (9,1%). Выявлена положительная связь между моноэцией и гигрофитами ($\chi^2 = 15,36$; $p < 0,001$) и гидрофитами ($\chi^2 = 27,75$; $p < 0,001$), диэцией и гидрофитами ($\chi^2 = 5,58$; $p < 0,05$) (см. рис. 3). В направлении ксерофиты – мезофиты – гигрофиты – гидрофиты доля негермафродитных растений закономерно увеличивается и у последних достигает своего максимума – 51,4%. Такое неравномерное распространение раздельнополых и гермафродитных растений, по нашему мнению, связано с неодинаковой представленностью среди них видов с разными типами ареалов, особенно с эндемичными ареалами. Так, 71,0% ксерофитов обладают азиатскими и эндемичными ареалами, а 85,0% гидрофитов имеют циркумполярные и евразийские типы ареалов.

Поясно-зональные группы. Неравномерное распределение половых форм, наблюдающееся в группах по степени увлажнения, приводит и к неравномерному распределению раздельнополых и гермафродитных растений в разных поясно-зональных группах (см. рис. 3). На аналогичную закономерность указывали и другие исследователи [62]. Наиболее низкая доля негермафродитных растений отмечается в степных сообществах (14,8%). Анализ данных показал, что неравномерное распределение видов с половой экспрессией у растений поясно-зональных комплексов обусловлена разной встречаемостью среди них видов с различными типами ареалов. Так, 65,0% видов степного комплекса характеризуются азиатскими и эндемичными ареалами. Иное соотношение видов с разными типами ареалов наблюдается в остальных поясно-зональных комплексах: например, только 45,0% бореальных видов обладают азиатскими и эндемичными ареалами.

Флористические провинции. В литературе неоднократно обсуждался вопрос о роли раздельнополых видов в отдельных флорах земного шара. Анализ литературных источников свидетельствует о разном соотношении половых форм в пределах флористических регионов, хотя гермафродитные растения везде преобладают. По мнению большинства исследователей, доля раздельнополых видов во флорах закономерно уменьшается с увеличением географической широты региона, что особенно отчётливо прослеживается на примере диэции (наиболее полный обзор приведён А.К. Sakai и

S.G. Weller [67]). По всей видимости, увеличение доли раздельнополых растений по направлению к тропикам объясняется следующим. Максимальная частота встречаемости видов с половой экспрессией (чаще всего в форме диэции) отмечается именно у древесных растений, которые доминируют только в условиях влажных экваториальных лесов.

Средний уровень (26,8%) половой экспрессии, выявленный для флоры однодольных растений в Сибири, характеризует не каждую флористическую провинцию. Наиболее высокая частота встречаемости видов с негермафродитными цветками (42,1%) отмечается в сибирской северо-восточной провинции, минимальная (29,1%) – в Алтае-Енисейской горно-гемибореальной провинции. Анализ встречаемости половой дифференциации в исследованных флористических провинциях Сибири показал, что доля раздельнополых видов зависит от степени эндемизма в конкретной провинции. Чем выше число эндемичных видов, встречающихся в пределах флористической провинции, тем ниже доля видов с однополыми цветками. Так, в двух провинциях – Сибирской северо-восточной горно-гипарктической и Урало-Западно-Сибирской бореальной – с самой высокой долей раздельнополых видов (42,1 и 38,5% соответственно) отсутствуют эндемичные виды. Напротив, в двух провинциях – Алтае-Енисейской горно-гемибореальной и Байкальской гемибореальной – с самой низкой частотой негермафродитных видов (29,1 и 31,9% соответственно) отмечается наиболее высокая степень эндемизма: 11,3 и 9,5% соответственно. Объясняется это тем, что, как показано выше, именно среди эндемичных видов наиболее редко встречаются раздельнополые растения.

Половые формы. У видов и подвидов однодольных растений с половой дифференциацией на территории Сибири представлены восемь вариантов половых форм (перечислены в порядке уменьшения встречаемости): гермафродитизм, моноэция, андромоноэция, диэция, гинодиэция, гиномоноэция, тримonoэция и андродиэция.

Моноэция. Группа моноэцичных растений насчитывает 212 видов, что составляет 19,9% по отношению ко всем однодольным видам флоры. Согласно сводке С. Yampolsky и Н. Yampolsky [6], однодомные растения составляют около 10,0% видов в рамках однодольных мировой флоры.

Группа моноэцичных растений включает представителей 9 семейств. Абсолютное большинство моноэцичных видов относится к сем. Сурегасеae (184 вида), второе место занимает сем. Sparganiaceae (10 видов). На долю остальных семи семейств приходится 18 видов. В сем. Сурегасеae моноэция широко распространена и является вполне устойчивым систематическим признаком. Наибольшее число моноэцичных видов среди сытевых зарегистрировано в роде *Carex* (175 видов). Виды *Carex* наиболее характерны для умеренного и холодных поясов Северного полушария. Они встречаются почти повсеместно, принимая большое участие в формировании растительного покрова, в особенности сырых и болотных биотопов [22]. Большая часть моноэцичных растений принадлежит к травянистым поликарпическим

(167 видов) и водным растениям (45), среди монокарпических трав моноэция как половая форма не встречается. Моноэция у однодольных растений тесно коррелирует с анемофилией как способом переноса пыльцы.

Андромоноэция. Эта половая форма обнаружена у 42 видов из 7 семейств, что составляет 3,9% от общего числа однодольных растений флоры Сибири. В рамках мировой флоры среди однодольных растений андромоноэция встречается достаточно часто – 9,2% видов [6]. В Сибири наибольшее число андромоноэцичных видов отмечено у представителей сем. Роасеае (32 вида). У Роасеае андромоноэция генетически закреплена и описана рядом авторов [43, 68–70]. Согласно данным литературы, андромоноэцичные злаки наиболее многочисленны среди Просовых (Paniceae) и Бородачевниковых (Andropogoneae). В других трибах они отмечаются значительно реже. Однако, по нашим данным, на территории Сибири злаки с андромоноэцией наиболее часто встречаются в трибах Канареечниковых (12 видов), Пшеницевых (7 видов) и Просовых (5 видов). Второе место по числу андромоноэцичных видов занимает сем. Melanthiaceae (5 видов). Что касается жизненных форм андромоноэцичных видов, то можно констатировать преобладание поликарпических травянистых растений (34 вида).

Гиномоноэция. В районе исследования эта половая форма включает только один вид из сем. Роасеае, что составляет 0,09% от всего видового состава однодольных растений Сибири. В рамках мировой флоры среди однодольных растений гиномоноэция встречается также достаточно редко – 0,27% [6]. У *Poa annua* гиномоноэция известна давно и используется в качестве систематического признака [42, 45]. Эта половая форма крайне редка в сем. Роасеае и встречается главным образом у тропических злаков [69, 70].

Тримоноэция. Данная половая форма выявлена только у 1 вида из сем. Роасеае. Согласно данным литературы [6], тримоноэция как половая форма довольно редко встречается у цветковых растений.

Диэция. Число двудомных видов среди однодольных растений в Сибири невелико (24 вида; 2,3%) и в процентном отношении чуть меньше доли диэцичных растений в рамках мировой флоры однодольных – 3,5% [6]. Диэция отмечена в пяти семействах на территории Сибири. Почти половина всех двудомных видов относится к сем. Asparagaceae. Среди диэцичных видов преобладают травянистые поликарпики (18 видов), водных трав с данной формой половой дифференциации выявлено 6 видов.

Гинодиэция. Женская диэция обнаружена у 4 видов из сем. Сурегасеае. Доля гинодиэцичных видов очень редко указывается исследователями в рамках разных флор, что связано в большинстве случаев с включением данной половой формы в состав широко понимаемой группы диэцичных растений (собственно диэцичные, гино- и андродиэцичные виды). Согласно данным В.Н. Година и Е.И. Демьяновой [3], в рамках мировой флоры насчитывается 1 126 гинодиэцичных видов, которые наиболее широко распространены в

умеренной зоне Северного полушария. Как отмечают эти авторы [3], гинодиэция в большей степени свойственна двудольным, нежели однодольным растениям, что подтверждают и наши данные. По характеру жизненных форм подавляющее большинство гинодиэцичных видов среди однодольных относится к травянистым поликарпическим растениям (3 вида).

Андродиэция. Эта половая форма зарегистрирована только у 1 вида из сем. Liliaceae. Согласно литературным данным, андродиэция как форма половой дифференциации встречается крайне редко [6]. Вероятно, именно по этой причине наличие её в природе вызывает сомнение у целого ряда исследователей, начиная с Ч. Дарвина [37]. В последнее время в сем. Liliaceae выявлен целый ряд андродиэцичных видов: *Fritillaria involucrata* All., *F. messanensis* Raf. [71], *F. montana* Hoppe ex W. D. J. Koch [72], *F. persica* L. [60], *Lilium bulbiferum* L., *Tulipa sylvestris* L. [71].

Андродиэция наблюдается у *Lloydia serotina* (L.) Rchb. [39] и представителей близкого к сем. Liliaceae рода *Veratrum* [40], однако андромоноэцичные растения у этих видов встречаются намного чаще, чем мужские и обоеполые особи.

Анализ экологических корреляций между различными эколого-биологическими особенностями и разными половыми формами у однодольных растений Сибири показал следующее. Диэция во флоре Сибири у однодольных растений связана с водными травами, опылением с помощью насекомых или воды, желтоватыми околоцветниками, сочными плодами. Разными авторами выявлена связь диэции с древесной формой роста, мелкими цветками зелёного или белого цвета, опыляющимися неспециализированными насекомыми, ветром или водой, сочными плодами [73–75]. Однако в перечисленных исследованиях представлены данные по различным флорам тропического пояса. Выявление половых форм и их экологических корреляций у растений умеренного пояса ранее не проводилось, что затрудняет сравнение полученных нами результатов с имеющимися в литературе.

Моноэция у однодольных растений флоры Сибири ассоциирована с водными травами, опылением водой, циркумполярным распространением. Данные по экологическим корреляциям моноэции с разнообразными особенностями растений в разных флорах немногочисленны [76, 77]: отмечается связь с сухими плодами и тропическим распространением.

Андромоноэцичные однодольные растения на территории Сибири представляют собой растения с белыми венчиками. К большому сожалению, в литературе нами не обнаружены данные о связях андромоноэции с экологическими особенностями растений.

В настоящее время происходит накопление сведений об экологических корреляциях разных половых форм (в основном диэции и моноэции) с различными особенностями растений во флорах тропического пояса Земли. Однако корректное сравнение полученных результатов с нашими пока невозможно по двум причинам. Во-первых, все имеющиеся данные касаются ис-

ключительно тропических флор разных регионов. Во-вторых, как предполагают некоторые исследователи [78], экологические корреляции прежде всего диэции и ряда других половых форм по-разному проявляются в подклассах или надпорядках цветковых растений. Необходимы дальнейшие разносторонние исследования в этом направлении, затрагивающие разные регионы Земли и различные половые формы для решения вопросов об эволюции и распространении раздельнополости у цветковых растений.

Заключение

У 285 видов и подвидов из 1 065 однодольных растений Сибири выявлено семь форм половой экспрессии: моноэция (212 видов), андромоноэция (42 вида), диэция (24 вида), гинодиэция (4 вида), гиномоноэция (1 вид), тримоноэция (1 вид) и андродиэция (1 вид). Из 29 семейств однодольных растений 8 включают виды только с однополыми цветками: *Asparagaceae*, *Commelinaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Lemnaceae*, *Najadaceae*, *Sparganiaceae*, *Typhaceae* и *Zannicelliaceae*. Из 160 родов класса *Liliopsida* на территории Сибири в 37 (23,1%) отмечены виды с половым полиморфизмом. К родам, все виды которых в Сибири обладают половой экспрессией, относятся 28, наиболее крупные из которых (даны в алфавитном порядке): *Asparagus*, *Beckmannia*, *Carex*, *Caulinia*, *Hierochloe*, *Hordeum*, *Kobresia*, *Lemna*, *Najas*, *Sparganium*, *Typha*.

У представителей класса однодольных в Сибири чётко прослеживается связь между половой экспрессией растений и жизненными формами, способами опыления, консистенцией околоплодников, окраской цветков, типами ареалов, экологическими группами по степени увлажнения. Выявлена неравномерная встречаемость раздельнополых растений класса *Liliopsida* в флористических провинциях Сибири. Соотношение раздельнополых и гермафродитных растений в эколого-биологических комплексах видов напрямую зависит от частоты встречаемости в них видов с эндемичными ареалами. Несомненно, что половой полиморфизм имеет адаптивное значение в жизни растений: расширяет норму реакции вида, уменьшает внутривидовую конкуренцию и способствует процветанию вида в разных эколого-географических условиях.

Литература

1. Хохряков А.П. Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 196 с.
2. Kubitzki K., Rudall P.J., Chase M.C. Systematics and evolution // The families and genera of vascular plants. Flowering plants. Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). 1998. Vol. 3. P. 23–33.
3. Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодиэции у цветковых растений // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
4. Vogel S. Floral biology // The families and genera of vascular plants. Flowering plants. Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). 1998. Vol. 3. PP. 34–48.

5. Weiblen G.D., Oyama R.K., Donoghue M.J. Phylogenetic analysis of dioecy in Monocotyledons // Amer. Natur. 2000. Vol. 155, № 1. P. 46–58.
6. Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora // Bibl. Genetica. 1922. Vol. 3. P. 1–62.
7. Конспект флоры Сибири: сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск : Наука, 2005. 362 с.
8. Флора Сибири. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск : Наука, 1988. Т. 1. 199 с.
9. Флора Сибири. Poaceae (Gramineae) / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1990. Т. 2. 361 с.
10. Флора Сибири. Cyperaceae / под ред. Г.А. Пешковой, Л.И. Малышева. Новосибирск : Наука, 1990. Т. 3. 279 с.
11. Флора Сибири. Agaceae – Orchidaceae / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1987. Т. 4. 247 с.
12. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России. Владивосток : Дальнаука, 2006. 296 с.
13. Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана / под ред. А.Н. Куприянова. Барнаул : Гербарий им. В.В. Сапожникова Алтайского государственного университета, 2006. Вып. 12. С. 3–28.
14. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : Наука, 1960. 450 с.
15. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск : Наука, 1984. 265 с.
16. Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 2001. 192 с.
17. Растительный покров Хакасии. Новосибирск : Наука, 1976. 424 с.
18. Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. : КМК, 2004. 131 с.
19. Флора Салаирского края. Новосибирск : Гео, 2007. 252 с.
20. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
21. Алексеев Ю.Е. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М. : Аргус, 1996. 251 с.
22. Egorova T.V. The sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former URSS). St.-Petersburg ; Saint-Louis, 1999. 772 p.
23. Курченко Е.И. Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. М. : Прометей, 2010. 514 с.
24. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. : Аргус, 1996. 207 с.
25. Черемушкина В.А. Биология луков Евразии. Новосибирск : Наука, 2004. 276 с.
26. Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М. : Либрикон, 2009. 400 с.
27. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. Bd. 2, T. 2. 705 S.
28. Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.
29. Buchenau Fr. Alismataceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 227–232.
30. Ascherson P., Gürke M. Hydrocharitaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 238–258.
31. Magnus P. Najadaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 214–218.
32. Ascherson P. Potamogetonaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 194–214.
33. Engler A. Liliaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 5. S. 10–91.

34. Ushimaru A., Itagaki T., Ishii H.S. Floral correlations in an andromonoecious species, *Commelina communis* (Commelinaceae) // Plant Species Biol. 2003. Vol. 18, № 2–3. P. 103–106.
35. Guitián J.J., Medrano M.M., Oti J.E. Variation in floral sex allocation in *Polygonatum odoratum* (Liliaceae) // Ann. Bot. 2004. Vol. 94, № 3. P. 433–440.
36. Pax F. Cyperaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 2. S. 98–126.
37. Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. London : John Murray, 1877. 352 p.
38. Демьянова Е.И. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 10. С. 1297–1315.
39. Jones B., Gliddon C. Reproductive biology and genetic structure in *Lloydia serotina* // Plant Ecology. 1999. Vol. 141, № 1/2. P. 151–161.
40. Loesener O. Übersicht über die Arten der Gattung *Veratrum* // Feddes Repert. 1927. Vol. 24. P. 61–72.
41. Rajakaruna N., Perez-Orozco N.P., Perez-Orozco J., Harris T.B. Ornithocoprophilous plants of Mount Desert Rock, a remote bird-nesting Island in the Gulf of Maine, U.S.A. // Rhodora. 2009. Vol. 111, № 948. P. 417–447.
42. Hackel E. Gramineae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 2. S. 1–97.
43. Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.
44. Невский С.А. *Hordeum* L. // Флора СССР / под ред. В.Л. Комарова. Л. : Изд-во АН СССР, 1934. Т. 2. С. 722–728.
45. Hackel E. Zur Biologie der *Poa annua* L. // Osterr. Bot. Z. 1904. Vol. 54, № 8. S. 273–278.
46. Рожевиц П.Ю. *Setaria* P. V. // Флора СССР / под ред. В.Л. Комарова. Л. : Изд-во АН СССР, 1934. Т. 2. С. 38–44.
47. Рожевиц П.Ю. *Spodiopogon* Trin. // Флора СССР / Под ред. В.Л. Комарова. Л. : Изд-во АН СССР, 1934, Т. 2. С. 11–12.
48. Engler A. Araceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 3. S. 102–153.
49. Engler A. Lemnaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 3. S. 154–164.
50. Engler A. Sparganiaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 192–193.
51. Engler A. Typhaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 183–186.
52. Kirchner O. Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten // Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. Stuttgart : Verlag von Ebner & Seubert., 1900. Jahrg. 56. S. 347–384.
53. Moore L.B. The New Zealand species of *Bulbinella* (Liliaceae) // N. Z. J. Bot. 1964. Vol. 2, № 4. P. 286–304.
54. Uno G.E. Comparative reproductive biology of hermaphroditic and male-sterile *Iris douglassiana* Herb. (Iridaceae) // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69, № 5. P. 818–823.
55. Eleuterius L.N. Observations on the flowers of *Juncus roemerianus* // Castanea. 1974. Vol. 39, № 1. P. 101–108.
56. Huang S.Q., Lu Y., Chen Y.Z., Delph L.F. Parthenogenesis maintains male sterility in a gynodioecious orchid // Amer. Natur. 2009. Vol. 174, № 4. P. 578–584.
57. Kubota S., Ohara M. Discovery of male sterile plants and their contrasting occurrence between self-compatible and self-incompatible populations of the hermaphroditic perennial *Trillium camschatcense* // Plant Species Biol. 2009. Vol. 24, № 3. P. 169–178.
58. Buchenau Fr. *Scheuchzeriaceae* // Engler A. Das Pflanzenreich: regni vegetabilis conspectus. Leipzig, 1903. H. 16. S. 1–20.

59. Berry P.E., Calvo R.N. Pollinator limitation and position dependent fruit set in the high Andean orchid *Myrosmodes cochleare* (Orchidaceae) // Plant syst. evol. 1991. Vol. 174, № 1–2. P. 93–101.
60. Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Ботанический журнал. 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
61. Westergaard M. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants // Adv. Genetics. 1958. Vol. 9. № 2. P. 217–281.
62. Сидорский А.Г., Правдин В.В., Деев С.В. Характеристика флоры европейской части СССР в связи с полом и жизненной формой растений // Ботанический журнал. 1984. Т. 69, № 8. С. 1011–1018.
63. Daumann E. Tier-, Wind- und Wasserblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. II. Dicotyledonen. III. Angiospermen zusammenfassend // Preslia. 1972. Vol. 44, № 1. P. 28–36.
64. Pettitt J.M., Jermy A.C. Pollen in hydrophilous angiosperms // Micron. 1975. Vol. 5, № 4. P. 377–405.
65. Lewis D. Sexual incompatibility in plants. London : Edward Arnold Press, 1979. 59 p.
66. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. : Наука, 1973. 356 с.
67. 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. Springer, 1999. P. 1–31.
68. Hildebrand F. Beobachtungen über die Bestäubungsverhältnisse bei den Gramineen. Berlin : Kgl. Akademie der Wissenschaften, 1873. S. 337–364.
69. Пономарёв А.Н. Цветение и опыление злаков // Ученые записки Пермского университета. 1964. Т. 114. С. 115–179.
70. Connor H.E. Breeding systems in the grasses: a survey // N. Z. J. Bot. 1979. Vol. 74, № 4. P. 547–574.
71. Peruzzi L. Male flowers in Liliaceae are more frequent than previously thought // Bocconeia. 2012. Vol. 24. P. 301–304.
72. Peruzzi L., Mancuso E., Gargano D. Males are cheaper, or the extreme consequence of size/age-dependent sex allocation: sexist gender diphasy in *Fritillaria montana* (Liliaceae) // Bot. J. Linn. Soc. 2012. Vol. 168, № 3. P. 323–333.
73. Renner S.S., Ricklefs R.E. Dioecy and its correlates in the flowering plants // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82, № 5. P. 596–606.
74. Bawa K.S., Perry D.R., Beach J.H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, № 3. P. 331–345.
75. Schlessman M.A., Vary L.B., Munzinger J., Lowry II P.P. Incidence, correlates, and origins of dioecy in the island flora of New Caledonia // Inter. J. Plant Sci. 2014. Vol. 175, № 3. P. 271–286.
76. Gross C.L. A comparison of the sexual systems in the trees from the Australian tropics with other tropical biomes – More monoecy but why? // Amer. J. Bot. 2005. Vol. 92, № 6. P. 907–919.
77. Vary L.B., Gillen D.L., Randrianjanahary M., Lowry II 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.
78. Vamasi J.C., Otto S.P., Barrett S.C.H. Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms // J. Evol. Biol. 2003. Vol. 16, № 5. P. 1006–1018.

Годин Владимир Николаевич – д-р биол. наук, профессор кафедры ботаники Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета (г. Москва, Россия).

E-mail: godinvn@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.07.2014 г.; повторно 12.03.2015 г.; принята 23.04.2015 г.

Godin VN. Sexual forms and their ecological correlates in Liliopsida of Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):46-69. doi: 10.17223/19988591/30/3 In Russian, English summary

Vladimir N. Godin

Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russian Federation

Sexual forms and their ecological correlates in Liliopsida of Siberia

The ecological correlates and the potential driving forces for the evolution of sexual forms in plants have been debated intensively over the past decades. The main objective of the study of ecological correlates is to ascertain the reasons for the separation of sexes in flowering plants.

In 26.8% (285 species and sub-species) of flowering plants of Liliopsida in Siberia seven forms of sexual differentiation are found: monoecy (212 species; 19.9%), andromonoecy (42 species; 3.9%), dioecy (24 species; 2.3%), gynodioecy (4 species; 0.4%), gynomonoecey (1 species; 0.09%), trimonoecy (1 species; 0.09%) and androdioecy (1 species; 0.09%). At the family level, 14 of 29 families in Siberian flora contain only hermaphroditic taxa (Alliaceae, Asphodelaceae, Butomaceae, Hemerocallidaceae, Hyacinthaceae, Iridaceae, Ixioliriaceae, Juncaceae, Juncaginaceae, Orchidaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Scheuchzeriaceae, Trilliaceae). Seven of 29 families have mixed sex expression types (hermaphroditic + nonhermaphroditic) within the family (Cyperaceae, Melanthiaceae, Araceae, Alismataceae, Poaceae, Convallariaceae, Liliaceae). Of 29 families of monocots 8 families include species with only unisexual flowers: Asparagaceae, Commelinaceae, Hydrocharitaceae, Lemnaceae, Najadaceae, Sparganiaceae, Typhaceae and Zannicelliaceae. At the genus level, 120 of 160 genera only contain hermaphroditic taxa (*Allium*, *Calamagrostis*, *Elymus*, *Juncus*, *Potamogeton*, *Puccinellia* etc.), 12 of them contain hermaphroditic and nonhermaphroditic taxa (*Festuca*, *Fritillaria*, *Poa* etc.) and 28 of them are exclusively nonhermaphroditic taxa (*Asparagus*, *Beckmannia*, *Carex*, *Caulinia*, *Hierochloe*, *Hordeum*, *Kobresia*, *Lemna*, *Najas*, *Sparganium*, *Typha* etc.).

We analyzed the relationship between sexual forms of plants and the number of their ecological and biological characteristics: life forms, mode of pollination, floral color, structural features of fructifications, habitat type, zonal group and ecological group. We found out that dioecious plants are likely to be hygrophytes, entomophilous or hydrophilous pollination, yellowish flowers and fleshy fruit. Monoecy is associated with aquatic herbs, water pollination and circumpolar areas. Andromonoecious species are associated with white flowers. We showed that the incidence of irregular non-hermaphroditic plants in different ecological and biological groups and floristic provinces of Siberia directly depends on the frequency of occurrence of these species in the endemic areas. Further accumulation of data on the ecological correlates of taxa at different phylogenetic levels is necessary.

The article contains 3 Figures, 78 References.

Key words: *Liliopsida*; sexual differentiation; ecological correlates; Siberia.

References

1. Khokhryakov AP. Somaticheskaya evolyutsiya odnodol'nykh [Somatic evolution of monocots]. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 196 p. In Russian
2. Kubitzki K, Rudall PJ, Chase MC. Systematics and evolution. In: *The families and genera of vascular plants. Flowering plants. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae)*. 1998;3:23-33.

3. Godin VN, Demyanova EI. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2013;98(12):1465-1487. In Russian
4. Vogel S. Floral biology. In: *The families and genera of vascular plants. Flowering plants. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae)*. 1998;3:34-48.
5. Weiblen GD, Oyama RK, Donoghue MJ. Phylogenetic analysis of dioecy in Monocotyledons. *American Naturalist*. 2000;155(1):46-58. doi: [10.1086/303303](https://doi.org/10.1086/303303)
6. Yampolsky C, Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica*. 1922;3;1-62.
7. Konspekt flory Sibiri: sosudistye rasteniya [Synopsis of Siberian flora: vascular plants]. Baykov KS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. 362 p. In Russian
8. Flora Sibiri. Lycopodiaceae–Hydrocharitaceae [Flora of Siberia. Lycopodiaceae–Hydrocharitaceae]. Krasnoborov IM, editor. Vol. 1. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 199 p. In Russian
9. Flora Sibiri. Poaceae (Gramineae) [Flora of Siberia. Poaceae (Gramineae)]. Malyshev LI, Peshkova GA, editors. Vol. 2. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1990. 361 p. In Russian
10. Flora Sibiri. Cyperaceae [Flora of Siberia. Cyperaceae]. Peshkova GA, Malyshev LI, editors. Vol. 3. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1990. 279 p. In Russian
11. Flora Sibiri. Araceae–Orchidaceae [Flora of Siberia. Araceae–Orchidaceae]. Malyshev LI, Peshkova GA, editors. Vol. 4. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987. 247 p. In Russian
12. 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
13. Korolyuk AYu. Ekologicheskie optimumy rasteniy yuga Sibiri. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical research in Siberia and Kazakhstan]. Kupriyanov AN, editor. Vol.12. Barnaul: Gerbariy im. VV Sapozhnikova Altayskogo gosudarstvennogo universiteta Publ.; 2006. pp. 3-28. In Russian
14. Kuminova AV. Rastitel'nyy pokrov Altaya [The vegetation cover of the Altai]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1960. 450 p. In Russian
15. Malyshev LI, Peshkova GA. Osobennosti i genezis flory Sibiri (Predbaykal'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
16. Peshkova GA. Florogeneticheskiy analiz stepnoy flory gor Yuzhnoy Sibiri [Florogenetical analysis of steppe flora mountains of Southern Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2001. 192 p. In Russian
17. Rastitel'nyy pokrov Khakasii [The vegetation cover of Khakassia]. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1976. 424 p. In Russian
18. Sekretareva NA. Sosudistye rasteniya Rossiyskoy Arktiki i sopredel'nykh territoriy [Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent areas]. Moscow: KMK Publ.; 2004. 131 p. In Russian
19. Flora Salairskogo kryazha [Flora of the Salair Ridge]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2007. 252 p. In Russian
20. Serebryakov IG. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of plants]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1962. 378 p. In Russian
21. Alekseev JuE. Oski (morfologiya, biologiya, ontogenez, evolyutsiya) [The sedges (morphology, biology, ontogeny, evolution)]. Moscow: Argus Publ.; 1996. 251 p. In Russian
22. Egorova TV. The sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR). St.-Petersburg, Saint-Louis, 1999. 772 p.
23. Kurchenko EI. Rod polevica (*Agrostis* L., sem. Poaceae) Rossii i sopredel'nykh stran [The genus bentgrass (*Agrostis* L., fam. Poaceae) of Russia and adjacent countries]. Moscow: Prometey Publ.; 2010. 514 p. In Russian

24. Tatarenko IV. Orhidnye Rossii: zhiznennyye formy, biologiya, voprosy ohrany [Orchids of Russia: life forms, biology and protection issues]. Moscow: Argus Publ.; 1996. 207 p. In Russian
25. Cheremushkina VA. Biologiya lukov Evrazii [Biology of onions of Eurasia]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 2004. 276 p. In Russian
26. Bobrov AV, Melikjan AP, Romanov MS. Morfogenez plodov Magnoliophyta [Morphogenesis of fruits of Magnoliophytes]. Moscow: Librikon Publ.; 2009. 400 p. In Russian
27. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. 2. T. 2. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. 705 s. In German
28. 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
29. Buchenau Fr. Alismataceae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet*. Engler A, Prantl K, editors. T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 227-232. In German
30. Ascherson P, Gürke M. Hydrocharitaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 238-258. In German
31. Magnus P. Najadaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 214-218. In German
32. Ascherson P. Potamogetonaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 194-214. In German
33. Engler A. Liliaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 5. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 10-91. In German
34. Ushimaru A, Itagaki T, Ishii HS. Floral correlations in an andromonoecious species, *Commelina communis* (Commelinaceae). *Plant Species Biology*. 2003;18(2-3):103-106. doi: [10.1111/j.1442-1984.2003.00092.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2003.00092.x)
35. Guitián JJ, Medrano MM, Oti JE. Variation in floral sex allocation in *Polygonatum odoratum* (Liliaceae). *Annals of Botany*. 2004;94(3):433-440. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mch163>
36. Pax F. Cyperaceae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet*. Engler A, Prantl K, editors. T. 2. Abt. 2. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 98-126. In German
37. Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. London: John Murray; 1877. 352 p.
38. Demyanova EI. Spektr polovykh tipov i form v lokal'nykh florah Urala (Predural'ya i Zaural'ya) [The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals)]. *Botanicheskii zhurnal – Botanical Journal*. 2011;96(10):1297-1315. In Russian
39. Jones B, Gliddon C. Reproductive biology and genetic structure in *Lloydia serotina*. *Plant Ecology*. 1999;141(1/2):151-161. doi: [10.1023/A:1009805401483](https://doi.org/10.1023/A:1009805401483)
40. Loesener O. Übersicht über die Arten der Gattung *Veratrum*. *Feddes Repertorium*. 1927;24(4-13):61-72. doi: [10.1002/fedr.19270240405](https://doi.org/10.1002/fedr.19270240405) In German
41. Rajakaruna N, Perez-Orozco NP, Perez-Orozco J, Harris TB. Ornithocrophilous plants of Mount Desert Rock, a remote bird-nesting Island in the Gulf of Maine, U.S.A. *Rhodora*. 2009;111(948):417-447. doi: <http://dx.doi.org/10.3119/08-12.1>
42. Hackel E. Gramineae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet*. Engler A, Prantl K, editors. T. 2. Abt. 2. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 1-97. In German
43. Cvelev NN. Zlaki SSSR [The cereals of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 788 p. In Russian
44. Nevskiy SA. *Hordeum* L. *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Komarov VL, editor. Vol. 2. Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR; 1934. pp. 722-728. In Russian

45. Hackel E. Zur Biologie der *Poa annua* L. Oesterreichische botanische Zeitschrift. 1904;54(8):273-278. In German
46. Rozhevich RJu. *Setaria* P.V. *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. In: Komarov VL, editor. Vol. 2. Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR; 1934. pp. 38-44. In Russian
47. Rozhevich RJu. *Spodiopogon* Trin. *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. In: Komarov VL, editor. Vol. 2. Leningrad: izdatel'stvo AN SSSR; 1934. pp. 11-12. In Russian
48. Engler A. Araceae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet*. Engler A, Prantl K, editors. T. 2. Abt. 3. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 102-153. In German
49. Engler A. Lemnaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 3. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 154-164. In German
50. Engler A. Sparganiaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 192-193. In German
51. Engler A. Typhaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 183-186. In German
52. Kirchner O. Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten. In: *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*. Jahrg. 56. Stuttgart: Verlag von Ebner & Seubert.; 1900. ss. 347-384. In German
53. Moore LB. The New Zealand species of *Bulbinella* (Liliaceae). *New Zealand Journal of Botany*. 1964;2(4):286-304. doi: [10.1080/0028825X.1964.10443948](https://doi.org/10.1080/0028825X.1964.10443948)
54. Uno GE. Comparative reproductive biology of hermaphroditic and male-sterile *Iris douglassiana* Herb. (Iridaceae). *American Journal of Botany*. 1982;69(5):818-823. doi: [10.2307/2442973](https://doi.org/10.2307/2442973)
55. Eleuterius LN. Observations on the flowers of *Juncus roemerianus*. *Castanea*. 1974;39(1):101-108.
56. Huang SQ, Lu Y, Chen YZ, Delph LF. Parthenogenesis maintains male sterility in a gynodioecious orchid. *American Naturalist*. 2009;174(4):578-584. doi: [10.1086/605378](https://doi.org/10.1086/605378)
57. Kubota S, Ohara M. Discovery of male sterile plants and their contrasting occurrence between self-compatible and self-incompatible populations of the hermaphroditic perennial *Trillium camschatcense*. *Plant Species Biology*. 2009;24(3):169-178. doi: [10.1111/j.1442-1984.2009.00252.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2009.00252.x)
58. Buchenau Fr. Scheuchzeriaceae. In: *Engler A. Das Pflanzenreich: regni vegetabilis conspectus*. H. 16. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1903. ss. 1-20. In German
59. Berry PE, Calvo RN. Pollinator limitation and position dependent fruit set in the high Andean orchid *Myrosmodon cochleare* (Orchidaceae). *Plant systematics and evolution*. 1991;174(1-2):93-101. doi: [10.1007/BF00937697](https://doi.org/10.1007/BF00937697)
60. Sheremetyev SN. O prisposobitel'nom znachenii polovogo dimorfizma cvetkovykh rasteniy [On the adaptive significance of sexual dimorphism in flowering plants]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1983;68(5):561-571. In Russian
61. Westergaard M. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. *Advances in Genetics*. 1958;9(2):217-281.
62. Sidorskiy AG, Pravdin VV, Deev SV. Kharakteristika flory Evropeyskoy chasti SSSR v svyazi s polom i zhiznennoy formoy rasteniy [Characteristic flora of the European part of the USSR in connection with sex and life forms of plants]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1984;69(8):1011-1018. In Russian
63. Daumann E. Tier-, Wind- und Wassrblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. II. Dicotyledonen. III. Angiospermen zusammenfassend. *Preslia*. 1972;44(1):28-36. In German
64. Pettitt JM, Jermy AC. Pollen in hydrophilous angiosperms. *Micron*. 1975;5(4):377-405. doi: [10.1016/0047-7206\(74\)90023-5](https://doi.org/10.1016/0047-7206(74)90023-5)
65. Lewis D. Sexual incompatibility in plants. London: Edward Arnold Press; 1979. 59 p.

66. Kamelin RV. Florogeneticheskiy analiz estestvennoy flory gornoy Sredney Azii [Florogenetical analysis of the natural flora of the mountainous Central Asia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1973. 356 p. In Russian
67. Sakai AK, Weller SG. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches. In: *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. Springer; 1999. pp. 1-31.
68. Hildebrand F. Beobachtungen über die Bestäubungsverhältnisse bei den Gramineen. Berlin: Kgl. Akademie der Wissenschaften; 1873. ss. 337-364. In German
69. Ponomarev AN. Cvetenie i opylenie zlakov [Flowering and pollination of crops]. *Uchenye Zapiski Permskogo Universiteta*. 1964;114:115-179 In Russian.
70. Connor HE. Breeding systems in the grasses: a survey. *New Zealand Journal of Botany*. 1979;74(4):547-574. doi: [10.1080/0028825X.1979.10432571](https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432571)
71. Peruzzi L. Male flowers in Liliaceae are more frequent than previously thought. *Bocconeia*. 2012;24:301-304.
72. Peruzzi L, Mancuso E, Gargano D. Males are cheaper, or the extreme consequence of size/age-dependent sex allocation: sexist gender diphasy in *Fritillaria montana* (Liliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2012;168(3):323-333. doi: [10.1111/j.1095-8339.2011.01204.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2011.01204.x)
73. 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).
74. 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)
75. Schlessman MA, Vary LB, Munzinger J, Lowry II PP. Incidence, correlates, and origins of dioecy in the island flora of New Caledonia. *International Journal of the Plant Sciences*. 2014;175(3):271-286. doi: [10.1086/674452](https://doi.org/10.1086/674452)
76. 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)
77. Vary LB, Gillen DL, Randrianjanahary M, Lowry II 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)
78. 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)

Received 15 July 2014;

Revised 12 March 2015;

Accepted 23 April 2015

Godin Vladimir N, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, 88 Vernadskogo Pr., Moscow 119571, Russian Federation.
E-mail: godinvn@yandex.ru