

УДК 581.162:581.93

doi: 10.17223/19988591/32/2

Н.Е. Шевченко, В.Н. Годин

*Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия*

## **Спектр половых форм во флоре лесов Центрального Предкавказья**

*Определён половой статус каждого из 683 видов, входящих в состав флоры семенных растений лесов Центрального Предкавказья. У 252 видов (36,9% флоры) выявлено восемь половых форм: гинодизция (79 видов, 11,6%), моноэция (55 видов, 8,1%), андромоноэция (45 видов, 6,6%), гиномоноэция (33 вида, 4,8%), дизция (29 видов, 4,2%), тримonoэция (5 видов, 0,7%), андродизция (5 видов, 0,7%) и триэция (1 вид, 0,1%). Двудольные характеризуются более высокой степенью половой дифференциации и большим разнообразием половых форм, чем однодольные. Из 89 семейств цветковых растений исследованной флоры 40 включают только виды с гермафродитными цветками, в 24 семействах встречаются кроме гермафродитизма и другие половые формы, 25 семейств состоят исключительно из видов с однополыми цветками. Широкое распространение гинодизции (11,6%) скорее всего отражает общую высокую долю участия данной половой формы у покрытосеменных растений умеренного пояса Земли. Разные типы лесов (буковые, дубовые, ясеневые, тополевые, ивовые и ольховые) характеризуются близкими значениями доли негермафродитных видов, которая варьирует от 36,9 до 41,3%.*

**Ключевые слова:** *половые формы; флора; леса; Центральное Предкавказье.*

### **Введение**

Начиная с Ч. Дарвина [1], адаптивное значение разделения полов у цветковых растений рассматривается в качестве важнейшего приспособления для обеспечения ксеногамии. Однако мнения исследователей расходятся в эволюционной оценке той или иной половой формы, и прежде всего дизции, рассматриваемой в качестве надёжного и эффективного средства для достижения кроссбридинга. По мнению Е.И. Демьяновой [2], разные половые формы цветковых растений следует рассматривать не как переходные от одной к другой, а равноценные адаптивные формы, являющиеся показателями широких возможностей идиоадаптаций растений в генеративной сфере. Одним из прямых доказательств прогрессивной роли как раздельнополых растений в целом, так и разных половых форм служит их неравномерное распространение в различных флористических районах земного шара [3, 4].

Участие разных половых форм покрытосеменных растений в рамках мировой флоры в целом представлено в работе С. и Н. Yampolsky [5], ко-

торые показали, что доля гермафродитных растений составляет около 72% от общей численности цветковых, а на все остальные половые формы приходится 28%. Анализ литературы показывает разное соотношение половых форм в пределах изученных флористических районов, хотя обоеполые виды везде доминируют. Из анализа зарубежной литературы следует, что в целом уровень половой дифференциации выше в тропических флорах, чем во внетропических регионах. Так, во флоре Гавайских островов доля моно- и диэции составляет 7,6 и 14,7% соответственно [4], в то время как во флоре Британских островов и Ирландии двудомностью обладают 4,3% покрытосеменных растений [6]. Однако исследования Е.И. Демьяновой [2] двух локальных флор Предуралья и Зауралья ярко продемонстрировали, что и в условиях умеренного пояса Северного полушария представленность разных половых форм может быть сопоставима с флорами тропических регионов, а по ряду показателей и опережать их. Например, уровень половой дифференциации флоры Троицкого лесостепного заказника составляет 41,9% (доля раздельнополых видов), что значительно выше, чем во многих тропических флорах [2]. Однако чтобы более определённо судить об уровне половой дифференциации флор умеренного пояса, необходимы дальнейшие наблюдения в разных ботанико-географических районах.

Цель нашего исследования – выявление и анализ половых форм у растений флоры лесов Центрального Предкавказья (ЦПр).

### Материалы и методики исследования

Аннотированный конспект флоры лесов составлен Н.Е. Шевченко [7] в ходе экспедиционных исследований территории ЦПр в 2005–2012 гг. Изучение лесов проведено маршрутно-рекогносцировочным методом с детальным обследованием флоры отдельных участков. Геоботанические исследования, сбор и обработка полевых материалов проведены по общепринятым методикам [8, 9]. Определение типов леса проводили в соответствии с классификацией Е.В. Алексеева – П.С. Погребняка [10]. Для каждого типа леса выполнено от 10 до 15 геоботанических описаний. Всего сделано 525 описаний и собрано около 3 000 гербарных образцов, которые хранятся в Гербарии Московского педагогического государственного университета (МОРС).

Леса распространены на территории ЦПр весьма неравномерно, их локализация зависит от орографических и эдафических условий местности. Более 75% площади всех лесов сосредоточено на Ставропольской возвышенности и в предгорьях северного склона Большого Кавказского хребта. Общая площадь лесов ЦПр составляет около 160 тыс. га. В соответствии с классификацией Алексеева – Погребняка описано 43 типа леса: дубовые (22 типа), буковые (9 типов), ясеневые (5 типов), тополевые (3 типа), ивовые (2 типа) и ольховые (2 типа) [7]. В зависимости от типов условий произрастания выделено четыре группы лесов [7]:

1) низкогорные буковые, дубовые и ясеневые леса лесостепных ландшафтов Ставропольских и Прикалаусских высот ЦПр распространены в западной, наиболее приподнятой части Ставропольской возвышенности;

2) предгорные буковые и дубовые леса лесостепных ландшафтов широко встречаются на юге ЦПр, занимают склоны Терско-Сунженской возвышенности и магматических гор Кавказских Минеральных Вод;

3) байрачные леса представляют собой разновеликие массивы дубовых и ясеневых лесов в условиях степных ландшафтов, распространены в верховьях балок степных рек, характеризуются отсутствием выходов лесных массивов на плоские водоразделы и формированием в условиях с ослабленной инсоляцией на северных склонах;

4) пойменные дубовые, тополевые, ивовые и ольховые леса приурочены к предгорной и равнинной части региона, занимают регулярно заливаемые паводковыми водами части пойм и днища долин рек в пределах зоны смещения меандр.

Половые формы определены у 683 семенных растений с использованием собранных гербарных образцов, литературных источников и полевых исследований. Морфология цветков изучена на гербарных образцах, хранящихся в МПГУ (MOPS), для проверки половых форм, описанных в литературе, и их определении для таксонов с неоднозначными или неизвестными данными. Использованы три типа литературных источников: а) «Флора европейской части СССР» [11–18] и «Флора Восточной Европы» [19–21]; б) сводка Р. Knuth [22–26]; в) основные систематические обработки для таксонов, подробно не рассмотренные в «а» и «б». В итоге для каждого вида указаны его жизненная и половая формы, основной способ опыления. Отнесение растений к половым формам проведено с учётом современных методологических подходов и рекомендаций [27, 28]. Жизненные формы классифицированы по системе И.Г. Серебрякова [29]. Объем семейств даётся по сводке С.К. Черепанова [30], объем подклассов – по системе А.Л. Тахтаджяна [31].

### Результаты исследования и обсуждение

**Обоеполые и раздельнополые виды.** У 252 видов из 683 семенных растений флоры лесов ЦПр образуются однополые цветки или стробилы, т.е. 36,9% видов обладают половой дифференциацией (таблица). Половая дифференциация семенных растений в исследуемой флоре оказывается более глубокой, чем это можно ожидать, учитывая данные С. и Н. Yampolsky [5] для мировой флоры в целом (см. таблицу).

Два класса покрытосеменных растений отличаются как степенью половой дифференциации, так и разнообразием спектра половых форм. Среди двудольных доля раздельнополых растений значительно выше, чем среди однодольных: 39,8 и 25,7% соответственно. У двудольных растений лесов ЦПр встречаются восемь половых форм, в то время как у однодольных рас-

тений выявлено только четыре варианта половых форм (моноэция, андромоноэция, диэция, гинодиэция).

Подклассы цветковых растений различаются степенью половой дифференциации входящих в их состав растений. Подкласс Hamamelididae во флоре лесов ЦПр полностью состоит из негермафродитных видов (моноэция). Из остальных наиболее богаты видами с половой дифференциацией четыре подкласса – Caryophyllidae (81,4% видов), Asteridae (57,0%), Magnoliidae (50,0%) и Alismatidae (50,0%). Наименьшее число видов с негермафродитными цветками встречается в подклассах Ranunculidae (14,3%) и Liliidae (10,0%). Подклассы покрытосеменных растений также различаются разнообразием спектра половых форм. У видов четырёх подклассов двудольных растений (Asteridae, Caryophyllidae, Dilleniidae и Rosidae) выявлено от пяти до семи вариантов половых форм, в то время как другие подклассы характеризуются наличием небольшого числа различных сексуальных типов (от одного до трёх).

Из 89 семейств покрытосеменных растений, свойственных флоре лесов ЦПр, 40 включают только виды с гермафродитными цветками. Большинство этих семейств представлены малым числом видов, исключение составляют: Alliaceae, Caprifoliaceae, Fumariaceae, Juncaceae, Orchidaceae, Orobanchaceae, Potamogetonaceae, Primulaceae, Rubiaceae, Solanaceae и Violaceae. В 24 семействах из 89 кроме гермафродитизма распространены и другие половые формы. К этой группе относятся 10 наиболее богатых видами семейств (рис. 1), которые по доле видов с половым полиморфизмом можно разделить на две части. В пяти семействах преобладают виды с однополыми цветками: Asteraceae (58,5% видов), Cyperaceae (65,2%), Lamiaceae (69,6%), Apiaceae (73,2%) и Caryophyllaceae (85,0% видов). У остальных пяти семейств, относящихся к категории наиболее богатых видами, преобладает гермафродитизм: Fabaceae (2,7% видов), Scrophulariaceae (7,4%), Brassicaceae (9,6%), Poaceae (12,5%) и Rosaceae (23,8%). Оставшиеся 25 семейств включают только виды с однополыми цветками. Наиболее крупные семейства этой группы (даны в алфавитном порядке): Aceraceae, Betulaceae, Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Salicaceae, Sparganiaceae и Typhaceae. Остальные семейства этой группы представлены 1–2 видами.

Из 334 родов цветковых растений флоры лесов ЦПр (рис. 2) 195 включают только гермафродитные виды. Наиболее крупные роды этой группы: *Allium*, *Epilobium*, *Festuca*, *Juncus*, *Lathyrus*, *Orobanche*, *Potamogeton*, *Rosa*, *Rubus*, *Scrophularia*, *Trifolium*, *Veronica*, *Vicia* и *Viola*. Виды, входящие в состав 39 родов, кроме гермафродитизма обладают и другими половыми формами. Наиболее многовидовые роды этой группы: *Campanula*, *Cerastium*, *Geranium*, *Potentilla*, *Polygonatum*, *Ranunculus*, *Silene* и *Verbascum*. 100 родов состоят из видов только с однополыми цветками. Наиболее крупные роды этой группы (даны в алфавитном порядке): *Acer*, *Betula*, *Carex*, *Chenopodium*, *Euphorbia*, *Populus*, *Rumex*, *Salix*, *Stellaria*, *Typha* и др.

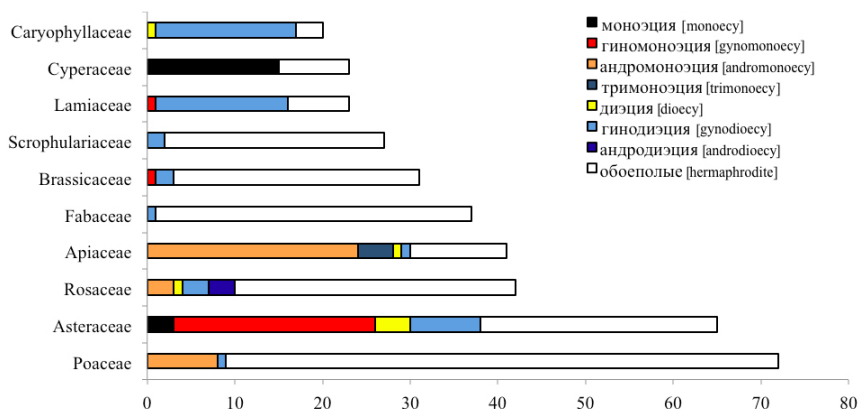
В группу гермафродитных видов включены также 9 гетеростильных видов из 3 семейств: Primulaceae (5 видов), Lythraceae (2 вида) и Boraginaceae (2 вида). Гетеростилия представлена тристилией (2 вида *Lythrum*) и дистилией (остальные 7 видов). Хотя гетеростильные цветки являются структурно обоепопыми, при легитимном опылении они фактически выступают как однополые по отношению друг к другу. Таким образом, доля гермафродитных растений, обладающих не только структурной, но и функциональной обоеполовостью, ещё меньше.

**Распространение половых форм в разных флорах земного шара**  
**[Percentage occurrence of sexual forms in different floras]**

Расположение [Geographical location]	Половые формы*, % [Sexual forms*]							Источник [Source]
	H	M	AM	GM	D	GD	AD	
Троицкий лесостепной заказник [Troitsky forest-steppe reserve]	59,1	9,5	7,0	7,6	4,3	11,9	0,3	[2]
Кунгурский лесостепной заказник [Kungurskiy forest-steppe reserve]	66,8	7,1	4,6	6,4	3,8	10,8	0,6	[2]
Финбош (Капская область) [Fynbos (Cape region)]	79,6	2,6	4,0	7,1	6,6	–	–	[3]
Тропические леса (Гавайи) [Tropical forests (Hawaii)]	62,4	7,6	4,5	3,9	14,7	3,8	–	[4]
Среднее по земному шару [The average over the Globe]	71,8	5,2	1,7	2,8	3,9	0,1	0,01	[5]
Вторичные листопадные леса (Венесуэла) [Secondary deciduous forests (Venezuela)]	82,4	2,0	11,7	–	3,9	–	–	[32]
Тропические листопадные леса (Мексика) [Tropical deciduous forests (Mexico)]	70,2	17,6	–	–	12,3	–	–	[33]
Листопадные леса (Мексика) [Deciduous forests (Mexico)]	70,2	13,0	2,0	1,6	12,3	0,6	0,1	[34]
Вторичные листопадные леса (Венесуэла) [Secondary deciduous forests (Venezuela)]	63,7	–	13,6	–	22,7	–	–	[35]
Каатинга (Бразилия) [Caatinga (Brazil)]	83,0	9,5	4,8	–	2,7	–	–	[36]
Леса Центрального Предкавказья [Forests of the Central Ciscaucasia]	63,1	8,1	6,6	4,8	4,2	11,6	0,7	Данная работа [This work]

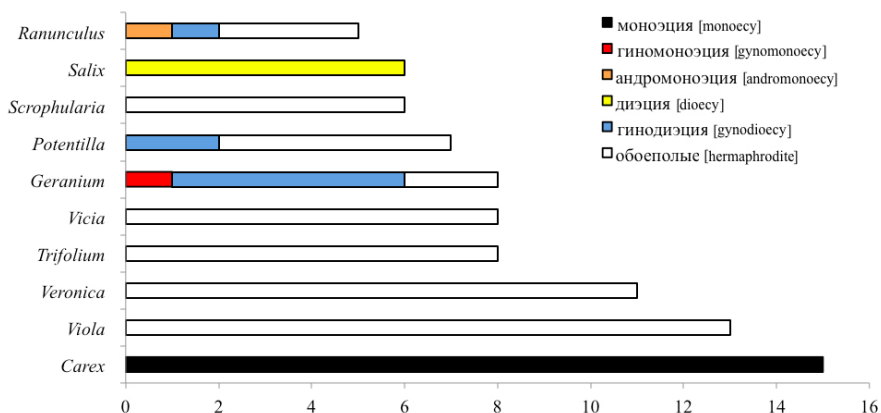
*Примечание.* Условные обозначения: H – гермафродитные; M – моноэцичные; AM – андромоноэцичные; GM – гиномоноэцичные; D – диэцичные; GD – гинодиэцичные; AD – андродиэцичные растения. Прочерк означает отсутствие данной половой формы или объединение её в сборную группу «моноэцичных» или «диэцичных» растений в широком понимании.

[Note. Sexual forms: H - hermaphrodite; M - monoecious; AM - andromonoecy; GM - gynomonoecious; D - dioecious; GD - gynodioecious; AD - androdioecious; – not available].



**Рис. 1.** Ведущие семейства флоры лесов Центрального Предкавказья и их половые формы (381 вид, 55,8% флоры).

По оси абсцисс – число видов, по оси ординат – семейства  
 [Fig. 1. Ten most abundant families of plants in the forests of the Central Ciscaucasia and their breeding systems (381 species; 55.8% of the flora). On the abscissa axis - Number of species, on the ordinate axis - Families]



**Рис. 2.** Ведущие роды флоры лесов Центрального Предкавказья и их половые формы (87 видов, 12,7% флоры). По оси абсцисс – число видов, по оси ординат – роды

[Fig. 2. Ten most abundant genera of plants in the forests of the Central Ciscaucasia and their breeding systems (87 species; 12.7% of the flora). On the abscissa axis - Number of species, on the ordinate axis - Genera]

**Половые формы.** У 252 видов флоры лесов ЦПр выявлено восемь половых форм, кроме гермафродитизма: моноэция, гиномоноэция, андромоноэция, тримоноэция, дизэция, гинодизэция, андродизэция и триэция (см. таблицу).

**Моноэция.** Согласно сводке С. и Н. Yampolsky [5], моноэичные растения составляют примерно 5,2% мировой флоры (см. таблицу). В разных

флорах доля моноэзии варьирует от 5,4–8,7% (британская флора [6]) до 10,5–12,0% (листопадные леса Мексики [34]; Пуэрто-Рико и Виргинские острова [37]). Моноэзия в большей степени свойственна однодольным по сравнению с двудольными [5, 38, 39].

Во флоре лесов ЦПр группа моноэичных растений насчитывает 55 видов, что составляет 8,1% по отношению ко всем видам флоры, и включает представителей 14 семейств. Подавляющее большинство моноэичных видов относится к семействам *Syringaceae* (15 видов), *Betulaceae* (6), *Euphorbiaceae* (4), *Typhaceae* (4). К моноэичным растениям относится почти половина (10 из 21) основных лесообразующих древесных видов рассматриваемой флоры. Среди моноэичных видов в ЦПр нет явно преобладающих типов жизненных форм: древесные и монокарпические травы представлены 11 видами, водные травы – 15 видами, поликарпические травы – 18 видами. Среди полудревесных растений данной флоры моноэзия не выявлена.

По способу опыления моноэичные виды преимущественно анемофилы (38 видов, 69,1%). У всех анемофильных видов флоры ЦПр отмечена чётко выраженная диогогамия в форме протогинии, что обеспечивает ксеногамию. Этому же способствует взаимное расположение цветков разного пола: чаще всего пестичные цветки находятся в нижней части соцветия. Энтомофилия свойственна только 9 видам. Для трёх видов рода *Lemna* характерно сочетание анемо- и энтомофилии. Гидрофилия наблюдается у трёх видов рода *Zannichellia* и двух видов рода *Ceratophyllum*. Цветение и образование плодов у трёх последних родов отмечаются чрезвычайно редко, так как основной способ размножения этих растений вегетативный.

**Гиномоноэзия.** Доля гиномоноэичных растений в мировой флоре составляет около 2,8%. В разных флорах частота встречаемости данной половой формы сильно варьирует – от 1,6% (полулистопадные леса [34]) до 7,1% (Капская область Африки [3]) (см. таблицу).

В лесах ЦПр данная половая форма встречается у 33 видов из 5 семейств, что составляет 4,8% от всего видового состава флоры. Абсолютное большинство гиномоноэичных видов относится к сем. *Asteraceae* (23 вида), второе место занимает сем. *Chenopodiaceae* (6 видов). На долю остальных трёх семейств приходится 5 видов. Большая часть гиномоноэичных растений принадлежит к травянистым поликарпическим растениям (21 вид). К монокарпическим растениям относятся 12 видов. Среди древесных, полудревесных форм и водных трав в изучаемой флоре гиномоноэзия как половая форма не выявлена.

В сем. *Asteraceae* гиномоноэзия широко распространена и является вполне устойчивым систематическим признаком. Во флоре лесов ЦПр она отмечена у 17 из 39 родов. Наибольшее число гиномоноэичных видов среди астровых зарегистрировано в двух трибах – *Inuleae* (7 видов из 4 родов) и *Anthemideae* (6 видов из 5 родов), остальные из триб – *Astereae* (3 вида из 3 родов), *Heliantheae* (3 вида из 2 родов), *Senecioneae* (3 вида из 2 родов) и



*Cardueae* (1 вид). Числовые соотношения между обоеполыми и пестичными цветками вполне стабильны в пределах корзинки, генетически закреплены и мало подвержены влиянию условий произрастания. Как правило, пестичные цветки располагаются по периферии соцветий, центр которых занимают обоеполые. В сем. *Chenopodiaceae* гиномоноэция выявлена у всех представителей рода *Chenopodium* и одного вида рода *Hablitzia*.

Энтомофильное опыление, свойственное 25 гиномоноэчным видам (73,5%), у астровых осуществляется неспециализированными насекомыми-опылителями – мухами, короткохоботковыми пчёлами и трипсами. Благодаря широкому распространению у *Asteraceae* систем спорофитной самонесовместимости [40] ограничивается гейтоногамия и преобладает ксеногамия. Ветроопыление встречается у 9 видов – всех представителей сем. *Chenopodiaceae* и *Polygonaceae* и одного вида *Artemisia*. Анемофилии у этих видов способствует чётко выраженная протогиния и довольно длительное сохранение жизнеспособности рылец (от 3 до 8 дней) обоеполых и пестичных цветков.

**Андроомоноэция.** В рамках мировой флоры андроомоноэция встречается достаточно редко – 1,7% [5]. В разных регионах доля андроомоноэции сильно варьирует от 2,0% (полулистопадные леса Мексики [34]) до 13,6% (листопадные леса Венесуэлы [35]) (см. таблицу).

К андроомоноэчным растениям во флоре лесов ЦПр относится 45 видов (6,6% от общего числа видов) цветковых изучаемого района, принадлежащих к 8 семействам. Наибольшее число видов с андроомоноэцией отмечено у представителей сем. *Apiaceae* (24 вида из 19 родов). Андроомоноэция распространена у зонтичных более широко, чем отражено в исследованиях систематического и флористического характера. Второе место по числу андроомоноэчных видов занимает сем. *Roaceae* (9 видов). Андроомоноэчные растения представлены преимущественно травянистыми поликарпиками (28 видов), доля монокарпических растений – 27,9% (13 видов). Среди древесных форм андроомоноэция зарегистрирована у четырёх видов.

Соотношение обоеполых и тычиночных цветков у изученных нами видов сем. *Apiaceae* в зонтиках подчиняется определённым закономерностям, описанным и другими исследователями [22–26]: число тычиночных цветков увеличивается с высотой порядка зонтика. Расположение тычиночных цветков в пределах зонтичков также неодинаково у разных видов: они могут быть краевыми, срединными, срединными и краевыми. Наиболее важной особенностью цветения растений сем. *Apiaceae* является чётко выраженная протандрия. У изученных видов выделено три типа цветения в зависимости от степени выраженности протандрии: «*Libanotis intermedia*» (у большинства видов), «*Peucedanum lubimenkoanum*» (у *Xanthoselinum alsaticum* (L.) Schur), «*Chaerophyllum prescottii*» (у *Angelica archangelica* L.). Названия двух первых типов цветения зонтичных принадлежат А.Н. Пономареву [41], последнего – Е.И. Демьяновой [2].



Андромоноэция в большей степени свойственна видам с энтомофильным опылением (35 видов), чем анемофилам (9 видов и все из сем. Роасеае). Основные опылители у выявленных андромоноэцичных видов с их легко доступным нектаром и пылью – различные двукрылые. У большинства анемофильных видов Роасеае обнаружена очерёдность в цветении обоеполых и тычиночных цветков – вторые раскрываются позднее, что способствует ксеногамии. Возможно, что образующиеся «лишние» тычиночные цветки у андромоноэцичных видов играют роль доноров пыльцы, увеличивая вероятность ксеногамии.

**Тримоноэция** как половая форма довольно редко встречается у цветковых растений. К сожалению, в настоящее время не представляется возможным оценить хотя бы приблизительно число тримоноэцичных растений в рамках мировой флоры в связи с отсутствием количественных данных у С. и Н. Yampolsky [5].

Во флоре лесов ЦПр тримоноэция отмечена у 5 видов из двух семейств (4 вида из сем. Ариасеае и 1 вид из сем. Ламиасеае). Подавляющее большинство тримоноэцичных видов (4) относится к роду *Heracleum* (Ариасеае), у которых зонтики состоят из обоеполых, функционально женских (тычинки в 2,5 раза короче, чем в обоеполых цветках, не развёртываются и не вскрываются) и функционально мужских цветков (столбики недоразвиты или отсутствуют). У всех тримоноэцичных *Heracleum* в центральных и боковых зонтиках встречаются все три типа цветков, но их соотношение меняется в зависимости от положения зонтика: число функционально мужских цветков увеличивается с высотой порядка зонтика. Аналогичная ситуация характерна и для андромоноэцичных видов этого семейства. Ксеногамия у *Heracleum* с тримоноэцией обеспечивается ещё благодаря наличию чётко выраженной протандрии.

У *Lamium maculatum* L. впервые выявлена тримоноэция: на одной особи встречаются обоеполые, функционально мужские (отсутствуют рыльца или их лопасти не раздваиваются) и функционально женские цветки (тычинки стерильны и не содержат пыльцы).

По жизненным формам среди тримоноэцичных видов преобладают травянистые поликарпики – 4 вида, 1 вид относится к монокарпикам. По способу опыления все тримоноэцичные виды – энтомофилы.

**Диэция.** Диэция, по всей видимости, – одна из самых распространённых половых форм после гермафродитизма у цветковых растений. В настоящее время она выявлена по крайней мере у 14 620 видов из 157 семейств и 959 родов [42].

Число диэцичных видов среди семенных растений рассматриваемой флоры составляет 29 (4,2%) и в процентном отношении близко к цифрам, указанным С. и Н. Yampolsky [5] для мировой флоры (см. таблицу). Для исследуемой территории диэция отмечена в 17 семействах. Большая часть диэцичных видов относится к сем. Салисасеае (9 видов), все из которых относятся к ос-

новным лесообразующим древесным растениям рассматриваемой флоры. Диэция также свойственна сем. Asteraceae (4 вида) и Cannabaceae (2 вида). Остальные семейства (Apiaceae, Asparagaceae, Cannabaceae, Caryophyllaceae, Cornaceae, Cupressaceae и др.) включают по одному диэцичному виду.

На долю диэцичных древесных видов (деревьев и кустарников) приходится 55,2% (16 видов), поликарпических травянистых растений – 41,1% (12 видов) и монокарпических трав – 3,7% (1 вид).

По способу опыления среди диэцичных видов преобладают энтомофилы (19 видов) над анемофилами (10 видов).

**Гинодиэция.** Доля гинодиэцичных видов довольно редко указывается исследователями для разных флор, что связано с включением данной половой формы в состав широко понимаемой группы диэцичных растений (собственно диэцичные, гино- и андродиэцичные виды). В двух флорах Урала доля видов с гинодиэцией варьирует от 10,8 до 11,9% [2]. Согласно последним данным в рамках мировой флоры насчитывается 1 126 гинодиэцичных видов из 89 семейств и 303 родов [43].

Во флоре лесов ЦПр гинодиэция обнаружена у 79 видов (11,6%) из 24 семейств. Наибольшее число гинодиэцичных видов сосредоточено в двух семействах: Caryophyllaceae (16 видов из 8 родов) и Lamiaceae (15 видов из 10 родов). Гинодиэция широко распространена в сем. Asteraceae (8 видов), Geraniaceae (6 видов), Boraginaceae (3 вида).

Гинодиэцичные виды встречаются во всех отделах жизненных форм изучаемой флоры, но их распространение неравномерное: подавляющее большинство относится к травянистым поликарпикам – 64,6% (51 вид), второе место занимают монокарпические травы (23 вида, или 29,1%). Среди древесных, полудревесных растений и водных трав число видов с такой половой формой невелико – 3, 1 и 1 вид соответственно.

По способу опыления гинодиэцичные виды за исключением 5 видов относятся к насекомопыляемым (93,7%). У гермафродитных особей возможно сочетание автогамии, гейтоногамии и ксеногамии, которой благоприятствует достаточно чётко выраженная протандрия. У трёх видов из сем. Plantaginaceae, Poaceae и Polygonaceae отмечена анемофилия, а два вида из сем. Plantaginaceae сочетают анемо- и энтомофилию.

**Андродиэция** встречается крайне редко у цветковых растений. Так, согласно данным С. и Н. Yampolsky [5], в рамках мировой флоры насчитывается примерно 0,01% андродиэцичных растений. В немногих флористических районах доля андродиэции выше. Например, в составе флор Предуралья и Зауралья насчитывается от 0,3 до 0,6% видов с мужской двудомностью [2]. Андродиэция зарегистрирована в изучаемой флоре только у 5 видов: сем. Oleaceae (*Fraxinus excelsior* L.), Rosaceae (*Geum allepicum* Jacq., *G. rivale* L., *G. urbanum* L.) и Ulmaceae (*Ulmus minor* Mill.).

По жизненным формам два вида относятся к древесным формам, три – к поликарпическим травянистым растениям. При этом древесные виды харак-

теризуются анемофилией, а травянистые поликарпики обладают энтомофилией.

**Триэция**, скорее всего, является наиболее редкой половой формой среди покрытосеменных растений [5] и в районе исследований выявлена только у одного вида: *Rumex confertus* (сем. Polygonaceae). Популяции этого вида состоят из трёх форм особей: с гермафродитными, пестичными и тычиночными цветками. Основным способ опыления этого травянистого поликарпика – анемофилия.

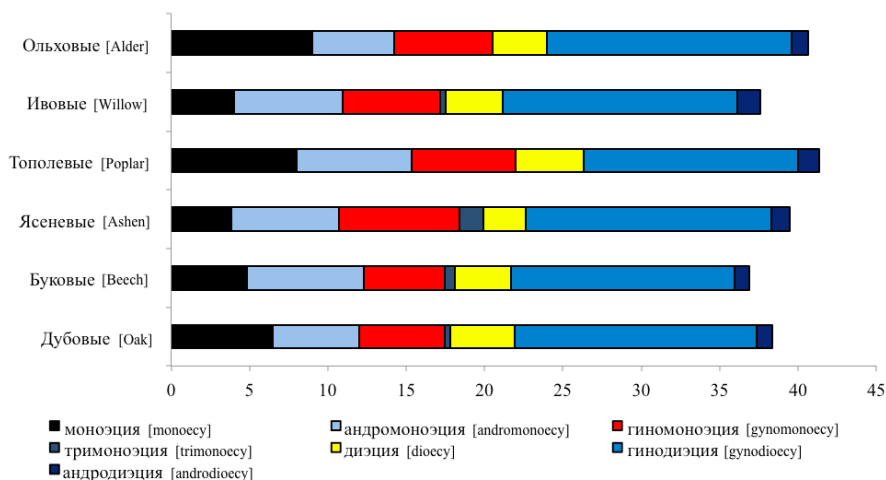
**Половой полиморфизм.** У многих видов с половой дифференциацией флоры лесов ЦПр сочетаются несколько половых форм. Так, у гинодиэичных видов из сем. Caryophyllaceae (*Dianthus armeria* L., *Stellaria nemorum* L. и др.) и Lamiaceae (*Nepeta cataria* L., *Salvia verticillata* L. и др.) отмечаются единичные пестичные цветки на гермафродитных особях. Популяции этих растений представлены тремя формами особей: женские, гермафродитные и гиномоноэичные. У видов сем. Apiaceae гинодиэция иногда сочетается с андромоноэцией (*Heracleum sibiricum* L., *Carum carvi* L. и др.): в популяциях встречаются два типа особей – андромоноэичные и женские. У выявленных андродиэичных видов в популяциях встречаются единичные андромоноэичные особи.

**Разные типы лесов.** Уровень половой дифференциации растений во всех 43 типах лесов довольно близкий: процент негермафродитных видов варьирует от 36,9 до 41,3% (рис. 3). Нам не удалось выявить каких-либо закономерностей в соотношении гермафродитных и негермафродитных видов в зависимости от типа леса или условий их произрастания. Сравнение частот встречаемости разных половых форм в дубовых, буковых, ясеневых, тополевых, ивовых и ольховых лесах показало следующее. Только доля моноэичных видов сильно варьирует в разных типах лесов от 3,8 до 9,0% (см. рис. 3). Выявлено, что частота моноэции в ясеневых и ивовых лесах статистически значимо ниже (3,8–4,0%), чем в тополёвых и ольховых лесах (8,0–9,0%) (критерий Фишера  $F = 4,2-6,4$ ,  $p = 0,011-0,040$ ). Дело в том, что в тополёвых и ольховых лесах значительно чаще, чем в ясеневых и ивовых, встречаются виды таких семейств, как Euphorbiaceae, Sparganiaceae, Turphaceae и Zannichelliaceae, все представители которых моноэичны.

Обращает на себя внимание сходство полового спектра всех исследованных типов лесов ( $F = 1,23$ ,  $p = 0,267$ ). Сравнение состава флор разных типов лесов с использованием коэффициента Жаккара [44] показало, что он довольно невелик и колеблется от 0,39 до 0,62. По нашему мнению, наблюдающееся сходство в соотношении между гермафродитными и негермафродитными растениями и спектра половых форм, обнаруженного в разных типах лесов, отображает общее состояние уровня половой дифференциации ботанико-географической зоны. Подтверждением служит близкий к выявленному нами уровень половой дифференциации и спектр половых форм двух локальных флор Предуралья и Зауралья (см. таблицу).

Анализ уровня половой дифференциации флоры лесов ЦПр показал следующее.

Доля раздельнополых растений оказалась более глубокой, чем это можно ожидать, исходя из данных С. и Н. Yampolsky [5], для мировой флоры в целом. Такое положение, на наш взгляд, связано со слабой изученностью отдельных негермафродитных форм: тримоноэции, гинодиэции, андромоноэции и андродиэции.



**Рис. 3.** Уровень половой дифференциации различных типов лесов Центрального Предкавказья. По оси абсцисс – участие (в %) половых форм, по оси ординат – типы лесов

[Fig. 3. The level of sexual differentiation of various types of forests in the Central Ciscaucasia. On the abscissa axis - Proportion of sexual forms (%), on the ordinate axis - Types of forests]

Интересно отметить довольно близкую относительную численность половых форм в исследованной нами флоре и данными, полученными Е.И. Демьяновой [2] для локальных флор Предуралья и Зауралья: доля негермафродитных видов варьировала от 33,2 до 40,9%. Для немногих флор тропических регионов характерна такая высокая степень половой дифференциации (см. таблицу). Возможно, обнаруженное сходство связано с близостью систематического состава данных флор. К большому сожалению, провести сравнительный анализ флор не представляется возможным из-за отсутствия данных о систематическом составе локальных флор Предуралья и Зауралья в открытой печати. Однако нам представляется, что коэффициент Жаккара при таком сравнении будет невелик. Об этом косвенно свидетельствует довольно низкий уровень сходства флор различных типов лесов даже в пределах рассматриваемой территории ЦПр.

Процентное участие выявленных половых форм во флоре лесов ЦПр оказалось значительно выше, чем это указано для мировой флоры в целом С.

и Н. Yampolsky [5] (см. таблицу). Так, доля моноэции в исследованной флоре составила 8,1%, а в рамках мировой флоры – 5,2%. Исключение, пожалуй, составляет доля диэции, которая встречается немного чаще, чем в мировой флоре в целом: 4,2 против 3,9%. В то же время все без исключения тропические флоры значительно богаче двудомными видами (см. таблицу). Многими исследователями отмечается снижение доли диэции по направлению от влажных тропических лесов к флорам умеренного и холодного поясов [3, 4 и др.]. Объясняется данная закономерность связью между древесной формой роста и половой дифференциацией в форме диэции. Дело в том, что в направлении от экватора к полюсам наблюдается уменьшение процентного участия древесных форм, входящих в состав различных флор, и соответственно параллельно снижается доля двудомных видов [45].

Обращает на себя внимание широкое распространение гинодиэцичных видов в составе исследованной флоры. Женская двудомность занимает второе место после самой многочисленной половой формы – гермафродитов. Доля гинодиэции во флоре лесов ЦПр и локальных флор Предуралья и Зауралья практически совпадает и составляет около 11% (см. таблицу). К сожалению, в литературе имеется ограниченное число сведений о процентном участии гинодиэцичных видов в составе флор тех или иных регионов. Так, в отдельных флористических районах Сибири доля гинодиэции достигает 8,5% [46, 47]. Согласно данным Х. Delannay [48], флора Бельгии и Люксембурга насчитывает около 7,5% гинодиэцичных растений. Учитывая все, хотя и немногочисленные, приведённые данные, можно сделать следующее предположение. Среди негермафродитных половых форм умеренного пояса, по крайней мере Северного полушария, гинодиэция является наиболее широко распространённой, а гинодиэцичные виды играют заметную роль в составе различных фитоценозов внетропических районов.

Анализ спектра половых форм флоры лесов ЦПр, по нашему мнению, в целом отражает общее состояние уровня половой дифференциации семенных растений умеренного пояса Северного полушария. Высокая степень половой дифференциации исследованной флоры лесов ЦПр связана с выявленными нами негермафродитными формами, существование и распространение которых слабо изучено: гинодиэция, андромоно- и андродиэция.

Половые формы растений обладают неодинаковыми наборами приспособлений для обеспечения ксеногамии, разной стратегией и тактикой цветения: диэция (полное исключение идиогамии), гиномоноэция (наличие систем спорофитной самонесовместимости), андромоноэция (увеличение числа тычиночных цветков и строгая протандрия цветков и целых соцветий), гинодиэция (ксеногамия у женских особей), моноэция (чётко выраженная протогиния). По нашему мнению, экологический анализ флоры может быть расширен за счёт выявления спектра половых форм – ещё одного важного параметра, адаптивное значение которого явно недооценивается и,

несомненно, связано с взаимной сопряжённой эволюцией флор и фаун определённой ботанико-географической зоны.

### Заключение

Таким образом, из 683 видов семенных растений флоры лесов Центрального Предкавказья у 252 (36,9%) выявлено восемь половых форм: гинодиэция (79 видов, 11,6%), моноэция (55 видов, 8,1%), андромоноэция (45 видов, 6,4%), гиномоноэция (33 вида, 4,8%), диэция (29 видов, 4,2%), тримоноэция (5 видов, 0,7%), андродиэция (5 видов, 0,7%) и триэция (1 вид, 0,1%). Гинодиэция занимает второе место вслед за самой многочисленной группой гермафродитных растений. Широкое распространение гинодиэции (11,6%), по нашему мнению, отражает общую высокую долю участия данной формы половой дифференциации у покрытосеменных умеренного пояса Земли.

В исследованной флоре лесов Центрального Предкавказья у двудольных доля раздельнополых растений значительно выше, чем среди однодольных: 39,8 и 25,7% соответственно. Подклассы покрытосеменных растений отличаются как степенью половой дифференциации, так и разнообразием спектра половых форм. Из 89 семейств покрытосеменных растений исследованной флоры 40 включают только виды с гермафродитными цветками, наиболее крупные из которых – Alliaceae, Caprifoliaceae, Fumariaceae, Juncaceae, Orchidaceae, Orobanchaceae, Potamogetonaceae, Primulaceae, Rubiaceae, Solanaceae и Violaceae (даны в алфавитном порядке). В 24 семействах гермафродитизм сочетается с негермафродитными половыми формами. Сюда относятся 10 наиболее богатых видами семейств, которые по мере уменьшения числа видов образуют следующий ряд: Poaceae, Asteraceae, Rosaceae, Apiaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae, Cyperaceae, Caryophyllaceae. 25 семейств включают только виды с однополыми цветками, наиболее крупные из них (даны в алфавитном порядке): Aceraceae, Betulaceae, Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Salicaceae, Sparganiaceae и Typhaceae. Из 334 родов цветковых растений исследованной флоры 195 включают только гермафродитные виды, в 39 родах кроме гермафродитизма выявлены и другие половые формы, 100 родов состоят из видов только с однополыми цветками. Наиболее крупные роды этой группы (даны в алфавитном порядке): *Acer*, *Betula*, *Carex*, *Chenopodium*, *Euphorbia*, *Populus*, *Rumex*, *Salix*, *Stellaria*, *Typha* и др.

Выявлено довольно близкое соотношение раздельнополых и гермафродитных видов в разных типах лесов Центрального Предкавказья: доля негермафродитных видов варьирует от 36,9 до 41,3%. Наблюдаемое сходство отображает общее состояние уровня половой дифференциации семенных растений умеренного пояса Северного полушария.



*Литература*

1. Darwin C. The different forms of flowers on the plants of the same species. L. : Murray, 1877. 307 p.
2. Демьянова Е.И. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 10. С. 1297–1315.
3. Steiner K.E. Dioecism and its correlates in the Cape flora of South Africa // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75, № 11. P. 1742–1754.
4. Sakai A.K., Wagner W.L., Ferguson D.M., Herbst D.R. Origins of dioecy in the Hawaiian flora // Ecology. 1995. Vol. 76, № 8. P. 2517–2529.
5. Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora // Bibl. Genet. 1922. Vol. 3. P. 1–62.
6. Kay Q.O., Stevens D.P. The frequency, distribution and reproductive biology of dioecious species in the native flora of Britain and Ireland // Bot. J. Linn. Soc. 1986. Vol. 92, № 1. P. 39–64.
7. Шевченко Н.Е., Белоус В.Н. Конспект флоры лесов Центрального Предкавказья. Ставрополь : Параграф, 2014. 136 с.
8. Юнатов А.А. Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей // Полевая геоботаника / под общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. С. 9–36.
9. Методологические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / под ред. Л.Б. Заугольной, Т.Ю. Браславской. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.
10. Погребняк П.С. Основы лесной типологии. Киев : Изд-во АН УССР, 1955. 439 с.
11. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1974. Т. 1. 404 с.
12. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1976. Т. 2. 236 с.
13. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1978. Т. 3. 259 с.
14. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1979. Т. 4. 355 с.
15. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1981. Т. 5. 380 с.
16. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1987. Т. 6. 254 с.
17. Флора европейской части СССР / отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. : Наука, 1994. Т. 7. 317 с.
18. Флора европейской части СССР / отв. ред. Н.Н. Цвелев. Л. : Наука, 1989. Т. 8. 412 с.
19. Флора Восточной Европы / отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. : Мир и семья-95, 1996. Т. 9. 456 с.
20. Флора Восточной Европы / отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. : Мир и семья, 2001. Т. 10. 670 с.
21. Флора Восточной Европы / Отв. ред. Н.Н. Цвелев. М.; СПб. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. Т. 11. 536 с.
22. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd. I. 400 s.
23. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd. II, T. I. 696 s.
24. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. Bd. II, T. II. 705 s.
25. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1904. Bd. III, T. I. 570 s.
26. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1905. Bd. III, T. II. 598 s.
27. Sakai A.K., Weller S.G. Gender and sexual dimorphism in flowering plants // Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer, 1999. P. 1–31.
28. Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.



29. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
30. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 992 с.
31. Takhtajan A. Flowering plants. Springer, 2009. 871 p.
32. Jaimes I., Ramirez N. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat, and pollination specificity // Plant Syst. Evol. 1999. Vol. 215, № 1–4. P. 23–36.
33. Tabla V.P., Bullock S. La polinizacion en la selva tropical de Chamela // Historia natural de Chamela. Mexico : Instituto de Biologia, UNAM, 2002. P. 499–515.
34. Bullock S.H. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico // Biotropica. 1985. Vol. 17, № 4. P. 287–301.
35. Ruiz-Zapata T., Arroyo M.T.K. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela // Biotropica. 1978. Vol. 10, № 3. P. 221–230.
36. Machado I.C., Lopes A.V., Sazima M. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest // Ann. Bot. 2006. Vol. 97, № 2. P. 277–287.
37. Flores S., Schemske D.W. Dioecy and monoecy in the flora of Puerto Rico and the Virgin Islands: ecological correlates // Biotropica. 1984. Vol. 16, № 2. P. 132–139.
38. Daumann E. Tier-, Wind- und Wasserblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. II. Dicotyledonen. III. Angiospermen zusammenfassend // Preslia. 1972. Vol. 44, № 1. P. 28–36.
39. Daumann E., Synek F. Tier-, Wind- und Wasserblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. I. Monocotyledonen // Osterr. Bot. Zeit. 1968. Vol. 115, № 4/5. P. 427–433.
40. Nettancourt D. Incompatibility in Angiosperms. N. Y. : Springer, 1977. 230 p.
41. Пономарёв А.Н. О протерандрии у зонтичных // Доклады академии наук СССР. 1960. Т. 135, № 3. С. 750–752.
42. Renner S.S., Ricklefs R.E. Dioecy and its correlates in the flowering plants // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82, № 5. P. 596–606.
43. Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодизии у цветковых растений // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
44. Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л. : Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с.
45. Годин В.Н. Половые формы и их экологические корреляции у древесных голосеменных и покрытосеменных растений Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 4(28). С. 17–36.
46. Годин В.Н. Половой полиморфизм двудольных растений в Сибири // Сибирский экологический журнал. 2014. № 5. С. 679–688.
47. Годин В.Н. Половые формы и их экологические корреляции у растений класса Liliopsida в Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 2(30). С. 46–69.
48. Delannay X. La gynodioecie chez les angiospermes // Natur. belges. 1978. Vol. 59, № 8/9. P. 223–237.

Поступила в редакцию 19.05.2015 г.; принята 17.09.2015 г.

**Авторский коллектив:**

**Шевченко Николай Евгеньевич** – канд. биол. наук, ст. преподаватель кафедры ботаники Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета (Москва, Россия).  
E-mail: [ne\\_shevchenko@mail.ru](mailto:ne_shevchenko@mail.ru)

**Годин Владимир Николаевич** – д-р биол. наук, профессор кафедры ботаники Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета (Москва, Россия).  
E-mail: [godinvn@yandex.ru](mailto:godinvn@yandex.ru)

Shevchenko NE, Godin VN. The spectrum of sexual forms in the forest flora of the Central Ciscaucasia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):42-61. doi: 10.17223/19988591/32/2. In Russian, English summary

**Nikolay E. Shevchenko, Vladimir N. Godin**

*Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russian Federation*

## **The spectrum of sexual forms in the forest flora of the Central Ciscaucasia**

We examined the sexual status of each of 683 species in the forest flora of the Central Ciscaucasia. In 36.9% (252 species) of seed plants in this flora we found eight forms of sexual differentiation: gynodioecy (79 species, 11.6%), monoecy (55 species, 8.1%), andromonoecy (45 species, 6.6%), gynomonoecy (33 species, 4.8%), dioecy (29 species, 4.2%), polygamomonoecy (5 species, 0.7%), androdioecy (5 species, 0.7%) and trioecy (1 species, 0.1%). Widespread occurrence of gynodioecy (11.6%) most likely reflects an overall high proportion of this sexual form in angiosperms in the temperate zone of the Earth.

In the forest flora of the Central Ciscaucasia a high proportion of diclinous species is found in dicotyledonous plants and a low proportion of non-hermaphroditic species - in monocotyledonous plants (39.8 and 25.7%, respectively). Subclasses of angiosperms differ both in degrees of sexual differentiation and in diversity of the spectrum of sexual forms. In our study, at the family level, 40 of 89 families in the forest flora only contain hermaphroditic taxa (Alliaceae, Caprifoliaceae, Fumariaceae, Juncaceae, Orchidaceae, Orobanchaceae, Potamogetonaceae, Primulaceae, Rubiaceae, Solanaceae, Violaceae, etc.). 24 of 89 families have mixed sex expression types (hermaphroditic and non-hermaphroditic) within a family (Poaceae, Asteraceae, Rosaceae, Apiaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae, Cyperaceae, Caryophyllaceae, etc.). Of 89 families of angiosperms, 25 families include species with only unisexual flowers: Aceraceae, Betulaceae, Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Salicaceae, Sparganiaceae, Typhaceae, etc. At the genus level, 195 of 334 genera only contain hermaphroditic taxa (*Allium*, *Epilobium*, *Festuca*, *Juncus*, *Lathyrus*, *Orobanche*, *Potamogeton*, *Rosa*, *Rubus*, *Scrophularia*, *Trifolium*, *Veronica*, *Vicia*, *Viola*, etc.); 39 of them include hermaphroditic and non-hermaphroditic taxa (*Campanula*, *Cerastium*, *Geranium*, *Potentilla*, *Polygonatum*, *Ranunculus*, *Silene*, *Verbascum*, etc.), 100 of them are exclusively non-hermaphroditic taxa (*Acer*, *Betula*, *Carex*, *Chenopodium*, *Euphorbia*, *Populus*, *Rumex*, *Salix*, *Stellaria*, *Typha*, etc.). Sexual forms of plants have different sets of tools for xenogamy, as well as different flowering strategies and tactics: dioecy (complete idiogamy exclusion), gynomonoecy (presence of sporophytic self-incompatibility systems), andromonoecy (increasing the number of staminate flowers and strict protandry of flowers and whole inflorescences), gynodioecy (xenogamy in female plants) and monoecy (clearly expressed protogyny). Different types of forests (beech, oak, ash, poplar, willow and alder) are characterized by similar values of proportion of non-hermaphroditic species, which ranges from 36.9 to 41.3%.

*The article contains 3 Figures, 1 Table, 48 References.*

**Key words:** sexual forms; flora; forests; Central Ciscaucasia.

## **References**

1. Darwin C. The different forms of flowers on the plants of the same species. London: John Murray Publ.; 1877. 307 p.

2. Dem'yanova EI. The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2011;96(10):1297-1315. In Russian
3. 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)
4. Sakai AK, Wagner WL, Ferguson DM, Herbst DR. Origins of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology*. 1995;76(8):2517-2529. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/2265825>
5. Yampolsky C, Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica*. 1922;3:1-62.
6. Kay QO, Stevens DP. The frequency, distribution and reproductive biology of dioecious species in the native flora of Britain and Ireland. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1986;92(1):39-64. doi: [10.1111/j.1095-8339.1986.tb01426.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1986.tb01426.x)
7. Shevchenko NE, Belous V.N. Konspekt flory lesov Tsentral'nogo Predkavkaz'ya [A synopsis of the forest flora in the Central Ciscaucasia]. Stavropol: Paragraf Publ.; 2014. 136 p. In Russian
8. Yunatov AA. Tipy i sodержanie geobotanicheskikh issledovaniy. Vybory probnykh ploshchadey i zalozenie ekologicheskikh profiley [The types and the scope of geobotanical investigations. The selection of sample areas and the construction of ecological profiles]. In: *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. Lavrenko EM, Korchagin AA, editors. Moscow, Leningrad: Nauka Publ.; 1964. p. 9-36. In Russian
9. Metodologicheskie podkhody k ekologicheskoy otsenke lesnogo pokrova v bassejne maloy reki [Methodological approaches to the environmental assessment of the forest cover in the basin of a small river]. Zaugol'nova LB, Braslavskaya TYu, editors. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2010. 383 p. In Russian
10. Pogrebnyak PS. Osnovy lesnoy tipologii [Fundamentals of forest typology]. Kiev: AN USSR Publ.; 1955. 439 p. In Russian
11. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 1. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1974. 404 p. In Russian
12. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 2. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 236 p. In Russian
13. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 3. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 259 p. In Russian
14. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 4. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1979. 355 p. In Russian
15. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 5. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1981. 380 p. In Russian
16. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 6. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1987. 254 p. In Russian
17. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 7. Tsvelev NN, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1994. 317 p. In Russian
18. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 8. Tsvelev NN, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1989. 412 p. In Russian
19. Flora Vostochnoy Evropy [Flora of Eastern Europe]. Vol. 9. Tsvelev NN, editor. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1996. 456 p. In Russian
20. Flora Vostochnoy Evropy [Flora of Eastern Europe]. Vol. 10. Tsvelev NN, editor. St. Petersburg: Mir & Sem'ya Publ.; 2001. 670 p. In Russian
21. Flora Vostochnoy Evropy [Flora of Eastern Europe]. Vol. 11. Tsvelev NN, editor. Moscow, St. Petersburg: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2004. 536 p. In Russian
22. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1898. 400 s. In German
23. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd II. T. I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1898. 696 s. In German

24. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd II. T. II. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1899. 705 s. In German
25. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd III. T. I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1904. 570 s. In German
26. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd III. T. II. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1905. 598 s. In German
27. 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*. Geber MA, Dawson TE, Delph LF, editors. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 1999. pp. 1-31. doi: [10.1007/978-3-662-03908-3](https://doi.org/10.1007/978-3-662-03908-3)
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. Serebryakov IG. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of plants]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1962. 378 p. In Russian
30. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian
31. Takhtajan A. Flowering plants. Netherlands: Springer; 2009. 871 p. doi: [10.1007/978-1-4020-9609-9](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9)
32. Jaimes I, Ramirez N. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat, and pollination specificity. *Plant Systematics and Evolution*. 1999;215(1-4):23-36. doi: [10.1007/BF00984645](https://doi.org/10.1007/BF00984645)
33. Tabla VP, Bullock S. La polinizacion en la selva tropical de Chamela. In: *Historia natural de Chamela*. Mexico: Instituto de Biologia, UNAM; 2002. pp. 499-515. In Spanish
34. Bullock SH. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 1985;17(4):287-301. doi: [10.2307/2388591](https://doi.org/10.2307/2388591)
35. Ruiz-Zapata T, Arroyo MTK. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*. 1978;10(3):221-230. doi: [10.2307/2387907](https://doi.org/10.2307/2387907)
36. Machado IC, Lopes AV, Sazima M. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*. 2006;97(2):277-287. doi: [10.1093/aob/mcj029](https://doi.org/10.1093/aob/mcj029)
37. Flores S, Schemske DW. Dioecy and monoecy in the flora of Puerto Rico and the Virgin Islands: ecological correlates. *Biotropica*. 1984;16(2):132-139. doi: [10.2307/2387845](https://doi.org/10.2307/2387845)
38. Daumann E. Tier-, Wind- und Wasserblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. II. Dicotyledonen. III. Angiospermen zusammenfassend. *Preslia*. 1972;44(1):28-36. In German
39. Daumann E, Synek F. Tier-, Wind- und Wasserblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. I. Monocotyledonen. *Osterreichische Botanische Zeitschrift*. 1968;115(4/5):427-433. In German. doi: [10.1007/BF01456537](https://doi.org/10.1007/BF01456537)
40. Nettancourt D. Incompatibility in Angiosperms. New York: Springer; 1977. 230 p.
41. Ponomarev AN. O proterandrii u zontichnykh [On proterandry in Umbelliferae]. *Doklady akademii nauk SSSR*. 1960;135(3):750-752. In Russian
42. 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)
43. Godin VN, Dem'yanova EI. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskii zhurnal – Botanical Journal*. 2013;98(12):1465-1487. In Russian
44. Shmidt VM. Statisticheskie metody v sravnitel'noy floristike [Statistical methods in comparative floristic]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1980. 176 p. In Russian
45. 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. In Russian, English summary

46. Godin VN. Sexual polymorphism in dicotyledonous plants in Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2014;7(5):512-519. doi: [10.1134/S1995425514050060](https://doi.org/10.1134/S1995425514050060)
47. 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](https://doi.org/10.17223/19988591/30/3). In Russian, English summary
48. Delannay X. La gynodioecie chez les angiospermes. *Naturalistes belges*. 1978;59(8/9):223-237. In France

Received 19 May, 2015;

Accepted 17 September, 2015

**Author info:**

**Shevchenko Nikolay E**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Lecturer, Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, 88 Vernadskogo Pr., Moscow 119571, Russian Federation.

E-mail: [ne\\_shevchenko@mail.ru](mailto:ne_shevchenko@mail.ru)

**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](mailto:godinvn@yandex.ru)