

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ  
*SCHIZONEPETA MULTIFIDA* (LAMIACEAE) В КУЗНЕЦКОМ НАГОРЬЕ

В.Н. Годин

Московский педагогический государственный университет,  
129164, Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5, кафедра ботаники, e-mail: godinvn@yandex.ru

В лесостепном поясе Кузнецкого нагорья изучена половая структура 21 ценопопуляции гинодиэичного вида *Schizonepeta multifida*. По половому спектру выделено 3 типа ценопопуляций: с почти равным соотношением женских и обоеполых особей (40.9–58.0 % обоеполых особей), с преобладанием женских (59.4–68.2 %) или обоеполых (58.5–70.2 %) особей.

**Ключевые слова:** *Schizonepeta multifida*, половая структура, ценопопуляция, гинодиэция, Кузнецкое нагорье.

SEXUAL STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS  
OF *SCHIZONEPETA MULTIFIDA* (LAMIACEAE) IN KUZNETSK HIGHLAND

V.N. Godin

Moscow State Pedagogical University,  
129164, Moscow, Kibalchicha str., 6, Build. 5, e-mail: godinvn@yandex.ru

Sexual structure of 21 coenopopulations in gynodioecious *Schizonepeta multifida* was studied in the forest-steppe in Kuznetsk Highland. Three types of coenopopulations – unbiased sex ratio (40.9–58.0 % hermaphrodite individuals), female (from 59.4 up to 68.2 %) or hermaphrodite (from 58.5 up to 70.2 %) individuals dominate were singled out by a sexual spectrum.

**Key words:** *Schizonepeta multifida*, sex ratio, coenopopulation, gynodioecy, Kuznetsk Highland.

ВВЕДЕНИЕ

Гинодиэция выражается в наличии у одних особей вида обоеполых цветков (гермафродитные растения), а у других – пестичных цветков (женские растения). С самого начала изучения и до настоящего времени остается нерешенным вопрос о механизмах поддержания женских особей в популяциях гинодиэичных растений. Существуют две основные гипотезы: преимущества репродуктивной компенсации и облигатного перекрестного опыления (Charlesworth, 1999). Согласно первой гипотезе, женские особи многих гинодиэичных видов имеют более высокую семенную продуктивность, чем обоеполые особи (Darwin, 1877; Гогина, 1990; Демьянова, 1990), а по второй гипотезе, приспособленность женских особей выше, чем у обоеполых особей, так как у последних может наблюдаться инбридинг и инбредная депрессия (Lloyd, 1974).

В популяциях гинодиэичных видов наблюдается высокая вариабельность доли женских и гермафродитных особей. Изучение причин изменения полового спектра в популяциях может объяснить процессы поддержания гинодиэции, ее стабильность или эволюционные преобразования в направлении к диэции (Демьянова, 1990). Выявление характера измене-

ния полового спектра популяций на градиенте условий существования особенно информативно, поскольку такие зависимости указывают на факторы естественного отбора, оказывающего влияние на систему размножения вида. Половой спектр популяций гинодиэичных видов зависит от среднегодовой температуры воздуха (Alonso, Herrera, 2001), степени почвенного увлажнения (Демьянова, Пономарев, 1979; Демьянова, 1981a), уровня жизнестойкости особей (Delph, 1990), дифференциальной степени поедания травоядными животными обоеполых и женских особей и их частей (Ashman, Penet, 2007), размера популяции (Caruso, Case, 2007).

К настоящему времени гинодиэция выявлена у 1126 видов из 89 семейств покрытосеменных мировой флоры и наиболее широко распространена в таких семействах, как *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Asteraceae* (Годин, Демьянова, 2013). Е.И. Демьянова (1981b) показала, что гинодиэичные виды встречаются примерно у половины представителей сем. *Lamiaceae*, приуроченных в основном к таксонам с трехклеточной пыльцой.

В качестве объекта исследования выбрана *Schizonepeta multifida* (L.) Briq. (шизонепета многонадре-

занная) из сем. *Lamiaceae* – травянистое длинно- или короткокорневищное многолетнее поликарпическое растение (Отмахов, Черемушкина, 2007; Отмахов, 2009). Ареал вида охватывает Западную и Восточную Сибирь, Дальний Восток, Монголию и Китай (Пояркова, 1954). Наиболее часто она встречается в составе травостоя луговых степей, остепненных суходольных лугов и лесных суходольных лугов. Гинодияция у *S. multifida* впервые описана Е. Loew (1894). Нами (Го-

дин, 2009) показано, что по размерам и строению у *S. multifida* четко выделяется два типа цветков: обоеполые и пестичные. В пестичных цветках андроцей представлен стаминодиями. Сведения о половой структуре ценопопуляций (ЦП) этого вида в литературе отсутствуют. В связи с этим цель работы – изучить половую структуру ценопопуляций *S. multifida* в разных эколого-фитоценологических условиях Кузнецкого нагорья.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучена 21 ЦП *S. multifida* в разных растительных сообществах лесостепного пояса в провинции Кузнецкого нагорья на восточном макросклоне Кузнецкого Алатау (см. таблицу).

1. Разнотравно-простреловая луговая каменистая степь, общее проективное покрытие (ОПП) травостоя – 90 %, проективное покрытие (ПП) *S. multifida* – 2 % (Ширинский р-н, окр. пос. Верхний Туим,

высота над ур. м. 900 м). 2. Разнотравно-злаковая луговая каменистая степь, ОПП – 90 %, ПП – 3 % (там же). 3. Разнотравно-злаковая луговая каменистая степь, ОПП – 85 %, ПП – 1 % (Ширинский р-н, окр. пос. Туим, 750 м). 4. Злаково-разнотравная луговая каменистая степь, ОПП – 80 %, ПП – 4 % (там же). 5. Разнотравно-злаковая луговая каменистая степь, ОПП – 85 %, ПП – 2 % (Богградский р-н, окр. г. Цветногорск, 800 м). 6. Разнотравно-простреловая луговая степь, ОПП – 95 %, ПП – 2 % (Усть-Абаканский р-н, окр. г. Сорск, 1000 м). 7. Разнотравно-злаковая луговая степь, ОПП – 100 %, ПП – 2 % (там же). 8. Разнотравно-злаковый остепненный суходольный луг, ОПП – 95 %, ПП – 3 % (Усть-Абаканский р-н, окр. пос. Вершино-Биджа, 500 м). 9. Разнотравно-злаковая луговая степь, ОПП – 100 %, ПП – 1 % (там же). 10. Разнотравно-злаковая луговая степь, ОПП – 95 %, ПП – 2 % (Ширинский р-н, окр. пос. Шири, 700 м). 11. Мелкодерновинная настоящая степь, ОПП – 60 %, ПП – 2 % (там же). 12. Злаково-разнотравная луговая степь, ОПП – 100 %, ПП – 3 % (там же). 13. Разнотравно-злаковый остепненный суходольный луг, ОПП – 95 %, ПП – 3 % (Ширинский р-н, окр. пос. Ефремкино, 800 м). 14. Крупно-дерновинная ковыльная настоящая степь, ОПП – 65 %, ПП – 1 % (Ширинский р-н, окр. пос. Борец, 500 м). 15. Разнотравно-злаковая каменистая луговая степь, ОПП – 85 %, ПП – 2 % (там же). 16. Разнотравно-злаковая луговая степь, ОПП – 100 %, ПП – 2 % (там же). 17. Разнотравно-злаковый остепненный суходольный луг, ОПП – 95 %, ПП – 1 % (там же). 18. Разнотравно-злаковая луговая каменистая степь, ОПП – 90 %, ПП – 2 % (Ширинский р-н, окр. пос. Катюшкино, 750 м). 19. Разнотравно-злаковая луговая каменистая степь, ОПП – 85 %, ПП – 2 % (Усть-Абаканский р-н, долина притока р. Улень). 20. Кустарниковая луговая степь, ОПП – 85 %, ПП – 1 % (Ширинский р-н, окр. пос. Верхний Туим, 900 м). 21. Злаково-разнотравная луговая каменистая закустаренная степь, ОПП – 90 %, ПП – 2 % (Ширинский р-н, окр. пос. Коммунар, 1000 м).

В изученных нами сообществах у *S. multifida* формируется моноцентрический (каменистые луговые степи) и явно полицентрический (луговые степи и остепненные луга) типы биоморф (Отмахов, Черемушкина, 2007; Отмахов, 2009). Поэтому в качестве счетной единицы использовали в первом случае особи, а

Половой спектр изученных ценопопуляций *Schizonopeta multifida*

№ ЦП	Число исследованных особей, шт.	Встречаемость особей, %		G*	p**
		обоеполых	женских		
<i>С равным соотношением половых форм</i>					
2	58	51.7 ± 6.6	48.3 ± 6.6	0.069	0.793
3	66	40.9 ± 6.1	59.1 ± 6.1	2.194	0.139
4	81	58.0 ± 5.5	42.0 ± 5.5	2.095	0.148
6	103	57.3 ± 4.9	42.7 ± 4.9	2.192	0.139
7	105	42.9 ± 4.8	57.1 ± 4.8	2.150	0.143
9	66	48.5 ± 6.2	51.5 ± 6.2	0.061	0.806
10	69	49.3 ± 6.0	50.7 ± 6.0	0.014	0.904
11	206	47.1 ± 3.5	52.9 ± 3.5	0.699	0.403
12	137	43.8 ± 4.2	56.2 ± 4.2	2.115	0.146
14	70	55.7 ± 5.9	44.3 ± 5.9	0.916	0.338
15	58	56.9 ± 6.5	43.1 ± 6.5	1.107	0.293
20	107	53.3 ± 4.8	46.7 ± 4.8	0.458	0.498
<i>С преобладанием женских особей</i>					
8	88	31.8 ± 5.0	68.2 ± 5.0	<b>11.907***</b>	<b>0.001</b>
13	128	40.6 ± 4.3	59.4 ± 4.3	<b>4.527</b>	<b>0.033</b>
16	117	39.3 ± 4.5	60.7 ± 4.5	<b>5.383</b>	<b>0.020</b>
17	313	33.5 ± 2.7	66.5 ± 2.7	<b>34.534</b>	<b>4.2·10<sup>-9</sup></b>
<i>С преобладанием обоеполых особей</i>					
1	72	66.7 ± 5.6	33.3 ± 5.6	<b>8.155</b>	<b>0.004</b>
5	101	60.4 ± 4.9	39.6 ± 4.9	<b>4.398</b>	<b>0.036</b>
18	292	70.2 ± 2.7	29.8 ± 2.7	<b>49.076</b>	<b>2.5·10<sup>-12</sup></b>
19	63	65.1 ± 6.0	34.9 ± 6.0	<b>5.820</b>	<b>0.016</b>
21	142	58.5 ± 4.1	41.5 ± 4.1	<b>4.076</b>	<b>0.044</b>

\* Коэффициент достоверности различий соотношения половых форм.

\*\* Достоверность различий.

\*\*\* Полу жирным шрифтом выделены достоверные отличия в соотношении половых форм.

во втором – генеты, границы которых легко выявляются без специальных раскопок.

Половую структуру ЦП изучали с помощью метода ходовых линий (Демьянова, 1990). Цветки собирали со всех генеративных растений, независимо от их обилия. Исследования проводили в фазу массового цветения вида. В каждой ЦП изучено от 70 до 300 особей. В процессе камеральной обработки просматривали все зафиксированные цветки и определяли половые формы особей. Классификация половых форм приведена с учетом имеющихся методологи-

ческих подходов и рекомендаций (Sakai, Weller, 1999; Годин, 2007).

Проводили оценку частот половых фенотипов (Животовский, 1991). Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставлении частот половых фенотипов в группах ЦП использован критерий G (Животовский, 1991; Sokal, Rohlf, 1995). Величина G (см. таблицу) распределена как хи-квадрат, а число степеней свободы вычисляется по формуле  $df = (k - 1) \cdot (m - 1)$ , где  $k$  – число сравниваемых ЦП, а  $m$  – число фенотипов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

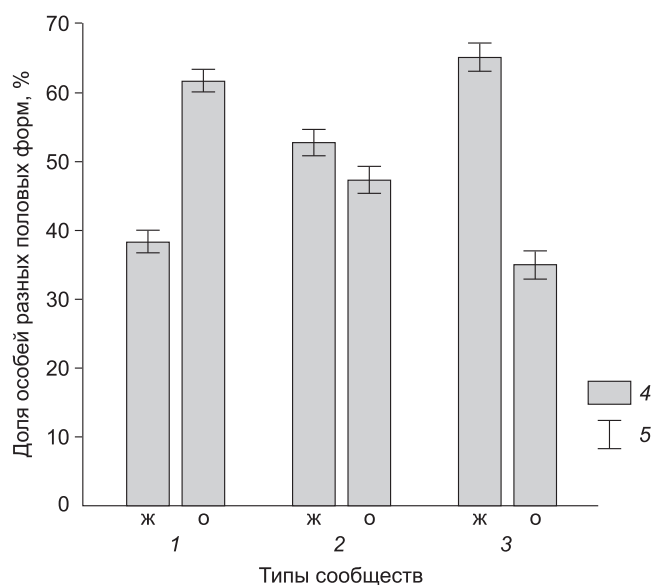
*S. multifida* образует цветки двух типов – обоеполые и пестичные на разных особях. Во всех исследованных ЦП не выявлено гиномоноэцичных особей, образующих одновременно обоеполые и пестичные цветки. Следовательно, *S. multifida* – гинодиэцичное растение.

Теоретически возможны три варианта полового спектра гинодиэцичных ЦП: с равным соотношением половых форм, с преобладанием обоеполых или женских особей. У *S. multifida* выделяются все три группы гинодиэцичных ЦП: 1) с почти равным соотношением обоеполых и женских особей; 2) с преобладанием женских особей; 3) с преобладанием гермафродитных особей.

У *S. multifida* в Кузнецком нагорье выявлены три возможных типа половых спектров ЦП. В ЦП *S. multifida* с равным соотношением половых форм (№ 2–4, 6, 7, 9–12, 14, 15, 20) частота обоеполых растений варьирует от 40.9 до 58.0 % ( $G = 0.014$ – $2.194$ ,  $P = 0.139$ – $0.904$ ). В четырех ЦП (№ 8, 13, 16, 17) преобладают женские особи, доля которых изменяется от 59.4 до 68.2 % ( $G = 4.527$ – $34.534$ ,  $P = 0.033$ – $4.2 \cdot 10^{-9}$ ). В ЦП с доминированием обоеполых особей (№ 1, 5, 18, 19, 21) встречаемость последних колеблется от 58.5 до 70.2 % ( $G = 4.076$ – $49.076$ ,  $P = 0.016$ – $2.5 \cdot 10^{-12}$ ) (см. таблицу).

В каменистых луговых степях в усредненном половом спектре ЦП *S. multifida* преобладают обоеполые особи (61.6 %) ( $G = 50.936$ ,  $P = 0.000$ ) (см. рисунок). В луговых степях доля женских особей в ЦП увеличивается и наблюдается равное соотношение половых форм: доля женских особей составляет 52.3 % ( $G = 2.052$ ,  $P = 0.152$ ). В ЦП на остепненных

суходольных лугах доминируют женские особи в половом спектре: их доля равна 65.0 % ( $G = 48.537$ ,  $P = 0.000$ ). Следовательно, в лесостепном поясе Кузнецкого нагорья при переходе от каменистых луговых степей к луговым степям и далее к остепненным суходольным лугам отмечается достоверное увеличение доли женских особей с 38.4 до 65.0 % в ЦП *S. multifida* ( $G = 1332.7$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.000$ ).



Соотношение женских и обоеполых особей в ценопопуляциях *S. multifida*.

1 – луговые каменистые степи; 2 – луговые степи; 3 – остепненные луга; 4 – среднее значение; 5 – доверительный интервал; ж и о – встречаемость женских и обоеполых особей.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Совокупность особей в ЦП гинодиэцичных видов представляет собой потомство женских особей, полученное исключительно при ксеногамии, и потомство обоеполых особей, которое возникает как за счет идиогамии, так и ксеногамии. Нами (Годин, 2009) показано, что в обоеполых цветках у *S. multifida* наблюдается протандрия – более раннее созревание и функционирование пыльников, что практически ис-

ключает автогамию в пределах отдельного обоеполого цветка. Однако особенности строения соцветия у *S. multifida* (плотный колосовидный тирс) и работа насекомых-опылителей не исключают возможности образования семян в результате гейтоногамного опыления. На половую структуру ЦП большое влияние оказывает наличие механизмов естественного отбора, способствующих ксеногамии, в том числе и разновре-

менность функционирования пыльников и рылец в обоеполом цветке. Поддержание женских особей в популяциях гинодиэичных видов основано на их преимуществе за счет происхождения от облигатного перекрестного опыления и тем самым повышения гетерозиготности. Часть потомства гермафродитных особей, полученная при гейтоногамном опылении, обладает пониженной жизнеспособностью из-за инбредной депрессии и будет элиминироваться в процессе естественного отбора.

Учитывая теоретические и экспериментально полученные нами данные, можно предполагать, что у *S. multifida* наиболее вероятен ядерно-цитоплазматический тип гинодиэии: частота женских особей выше 50 % и варьирует в разных популяциях вида. Для подтверждения этой гипотезы необходимы скрещивания среди обоеполовых особей.

Отрицательная реакция женских особей на сухость местообитаний известна из литературы. Доля женских особей в популяциях гинодиэичных видов

растений падает в засушливые годы, а в увлажненных местообитаниях она выше, чем в более сухих (Демьянова, Пономарев, 1979; Демьянова, 1981a). Женские особи многих гинодиэичных растений при недостаточном атмосферном и почвенном увлажнении слабо или совсем не цветут, а при усилении засухи – погибают (Демьянова, 1990).

Полученные результаты показывают, что половая структура ЦП у *S. multifida* также зависит от степени увлажнения местообитания. В наиболее сухих вариантах среди изученных нами растительных сообществ (каменистые луговые степи) в усредненном половом спектре наблюдается равное соотношение женских и обоеполовых особей в ЦП. Это наиболее часто встречающийся вариант полового спектра ЦП у этого вида. Выявленное нами увеличение доли женских особей в ЦП *S. multifida* при переходе от каменистых луговых степей к луговым степям и далее к остепненным суходольным лугам соответствует имеющимся в литературе закономерностям.

## ВЫВОДЫ

1. В условиях лесостепного пояса Кузнецкого нагорья *S. multifida* образует гинодиэичные ценопопуляции с равным соотношением половых форм 40.9–58.0 % обоеполовых особей), с преобладанием женских (59.4–68.2 %) или обоеполовых (58.5–70.2 %) особей.

2. В ряду каменистые луговые степи – луговые степи – остепненные суходольные луга отмечается

увеличение доли женских особей в половом спектре ценопопуляций *S. multifida*.

*Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках гранта Президента РФ, № МК-1088.2005.4, Фонда поддержки отечественной науки (2009–2010) и РФФИ, проект № 08-04-00329.*

## ЛИТЕРАТУРА

- Гогина Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М., 1990. 208 с.
- Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журн. общей биол. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.
- Годин В.Н. Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в связи с половой дифференциацией // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 12. С. 1784–1790.
- Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодиэии у цветковых растений // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
- Демьянова Е.И. К изучению гинодиэии в роде *Stellaria* L. // Экология опыления растений. Пермь, 1981a. С. 28–41.
- Демьянова Е.И. Об особенностях распространения гинодиэии в семействе губоцветных // Биол. науки. 1981b. № 9. С. 69–73.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 36 с.
- Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 7. С. 1017–1024.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М., 1991. 271 с.
- Отмахов Ю.С. Биологические особенности *Schizonepeta multifida* (L.) Briq. и *S. annua* (Pall.) Schischk. в природе и интродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2009. 16 с.
- Отмахов Ю.С., Черемушкина В.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) // Раст. ресурсы. 2007. Вып. 1. С. 88–96.
- Пояркова А.И. Схизонепета – *Schizonepeta* Briq. // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. XX. С. 282–286.
- Alonso C.P., Herrera C.M. Neither vegetative nor reproductive advantages account for high frequency of male-steriles in southern Spanish gynodioecious *Daphne laureola* (Thymelaeaceae) // Amer. J. Bot. 2001. V. 88, No. 6. P. 1016–1024.
- Ashman T.-L., Penet L. Direct and indirect effects of a sex-biased antagonist on male and female fertility: consequences for reproductive trait evolution in a gender-dimorphic plant // Amer. Natur. 2007. V. 169, No. 5. P. 595–608.
- Caruso C.M., Case A.L. Sex ratio variation in gynodioecious *Lobelia siphilitica*: effects of population size and geographic location // J. Evol. Biol. 2007. V. 20, No. 4. P. 1396–1405.

- Charlesworth D.** Theories on the evolution of dioecy // Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin, 1999. P. 33–56.
- Darwin C.** The different forms of flowers on plants of the same species. L., 1877. 307 p.
- Delph L.F.** Sex-ratio variation in the gynodioecious shrub *Hebe strictissima* (Scrophulariaceae) // Evolution. 1990. V. 44, No. 1. P. 134–142.
- Lloyd D.G.** Theoretical sex ratios of dioecious and gynodioecious angiosperms // Heredity. 1974. V. 32, No. 1. P. 11–34.
- Loew E.** Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart, 1894. 424 S.
- Sakai A.K., Weller S.G.** Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches // Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin, 1999. P. 1–31.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.** Biometry. N.Y., 1995. 859 p.