

На правах рукописи

ГОДИН Владимир Николаевич

**ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ КАК ФАКТОР АДАПТАЦИИ
PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA (L.) O. SCHWARZ
В АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ**

03.00.05 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук



Новосибирск – 2009

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН, г. Новосибирск

Научный консультант доктор биологических наук, профессор
Черёмушкина Вера Алексеевна

Научные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Демьянова Евгения Ивановна
 доктор биологических наук, профессор
Шорина Нина Ивановна
 доктор биологических наук, гл. н. с.
Лашинский Николай Николаевич

Ведущая организация **Учреждение Российской академии наук
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН**

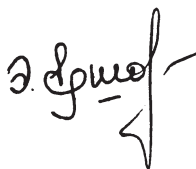
Защита состоится 27 октября 2009 г. в 10⁰⁰ ч на заседании совета Д 003.058.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: 630090, г. Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.

Факс: 8(383)330-19-86

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

Автореферат разослан 24 сентября 2009 г.

Ученый секретарь совета,
доктор биологических наук



Э. А. Ершова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Изучение популяционно-демографической структуры видов – одна из кардинальных проблем современной эволюционной биологии. Ключевым, но наиболее слабо изученным является сопоставление структуры изменчивости вида с эколого-географической структурой его ареала. Крайне мало данных о популяционно-демографической структуре видов растений с половой дифференциацией особенно в горных странах (Санников, Петрова, 2003). Анализу полового полиморфизма в антэкологическом, популяционном и филогенетическом аспектах посвящена обширная и многогранная литература. Изучено географическое распространение и определена систематическая принадлежность растений разных половых форм (С. Yampolsky, Н. Yampolsky, 1922; Демьянова, 1985), предложены теории происхождения дизии и описаны механизмы поддержания полового полиморфизма (Ross, 1978, 1982; Lloyd, 1980a), исследованы вторичные половые признаки (Lloyd, Webb, 1977; Delph et al., 1996) и т. д. Однако, несмотря на достигнутые успехи, остаются нерешенными ещё много вопросов, касающихся полового полиморфизма. До настоящего времени не установлено четкой зависимости между половой структурой ценопопуляций (ЦП) и эколого-географической структурой ареала вида. Поэтому особого внимания заслуживает ботанико-географическое исследование половой структуры ЦП растений в разных типах растительности.

В качестве модельного вида взят *Pentaphylloides fruticosus*, который широко распространен в лесостепном, лесном и высокогорном поясах Алтае-Саянской горной области. *P. fruticosus* доминирует в кустарниковых группировках на обнаженном субстрате, кустарниковых тундрах и кустарниковых луговых степях, подлеске лиственничных и долинных еловых лесов (Куминова, 1960). Выбор данного вида обусловлен ещё и удобством в методическом отношении: цветки разных половых типов встречаются на разных особях (Годин, 2000).

Цель работы: на основе морфологического, антэкологического и популяционного анализа выявление адаптивной роли полового полиморфизма на примере *P. fruticosus*.

Для выполнения поставленной цели решали следующие задачи:

1. Выявление степени половой дифференциации *P. fruticosus* в разных эколого-географических условиях.
2. Сравнительный анализ структуры изменчивости и системы взаимосвязей морфологических признаков цветка разных половых форм *P. fruticosus* на эндогенном, внутри- и межпопуляционном уровнях.
3. Изучение антэкологических особенностей разных половых форм *P. fruticosus* и их влияния на семенную продуктивность в условиях интродукционного

эксперимента.

4. Сопоставление половой структуры ЦП *P. fruticosa* с ландшафтно-географической структурой ареала вида в пределах Алтае-Саянской горной области.

5. Рассмотрение особенностей половой дифференциации *P. fruticosa* для объяснения его эволюционной истории в Алтае-Саянской горной области.

Защищаемые положения.

1. Соотношение амплитуд эндогенной, внутри- и межпопуляционной изменчивости и структура корреляций морфологических признаков цветка *P. fruticosa* стабильны и не зависят от эколого-географических условий произрастания.

2. Изменение половой дифференциации у *P. fruticosa* в разных условиях произрастания обеспечивает стабильное семенное возобновление, что необходимо для существования и поддержания его ценопопуляций и освоения новых мест обитания.

3. Соотношение моно- и гетероморфных ценопопуляций и половой спектр гетероморфных ценопопуляций у *P. fruticosa* зависят от физико-географического положения и истории формирования растительности конкретного района Алтае-Саянской горной области.

Научная новизна работы. Результаты исследования углубляют представления о половом полиморфизме у цветковых растений. Выявлена лабильность полового состояния у *P. fruticosa* и её значение для существования и поддержания его ценопопуляций и освоения видом новых мест произрастания. Впервые на примере *P. fruticosa* показано, что на поясно-высотном градиенте при увеличении высоты над уровнем моря и в направлении с севера на юг в Алтае-Саянской горной области отмечается усиление полового полиморфизма. Впервые на большом фактическом материале детально изучена степень изменчивости морфологических признаков цветка разных половых форм *P. fruticosa* и проведен сравнительный анализ структуры корреляций между признаками в ряду особь – популяция – вид. Впервые показано, что в условиях интродукционного эксперимента у *P. fruticosa* отсутствует апомиктический способ образования семян, основным типом опыления служит ксеногамия, а резервным – идиогамия. Выделены три этапа эволюции *P. fruticosa*: позднетретичный, плейстоценовый и голоценовый.

Теоретическая и практическая значимость. Изучение внутривидовой изменчивости, заключающееся в количественной оценке сходства и различия корреляционных матриц и анализе связей между изменениями степени варьирования признаков и их скоррелированностью, представляется перспективным для внедрения в практику системных исследований биологических объектов. Систематизирован терминологический аппарат, рассмотрены объем и использование ряда понятий в области половой дифференциации у цветковых растений, что

представляет интерес для филогении, систематики и популяционной биологии. Проведенное исследование важно для решения общебиологических вопросов, касающихся адаптивного значения полового полиморфизма, особенностей цветения, опыления, семенной продуктивности и всхожести семян у разных половых форм в пределах вида. Результаты исследования представляют интерес для антэкологии и популяционной биологии. Используемый в диссертации методологический подход к исследованию изменчивости признаков, структуры их корреляций и половой дифференциации может служить базой для изучения видов растений с половым полиморфизмом.

Теоретические положения, касающиеся полового полиморфизма, могут быть использованы при чтении спецкурсов по популяционной экологии растений, общей экологии, фенологии и эмбриологии. Данные о характере цветения и семенной продуктивности разных половых форм могут найти применение в работах по интродукции и селекции растений.

Апробация работы. Основные положения работы доложены и обсуждены на II Всероссийской конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 2000), III Всероссийском семинаре «Онтогенез и популяция» (Йошкар-Ола, 2000), международной конференции «Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии» (Новосибирск, 2000), I, II и III Молодежных конференциях «Исследования молодых ботаников Сибири» (Новосибирск, 2001, 2004, 2007), V Всероссийском популяционном семинаре «Популяция, сообщество, эволюция» (Казань, 2001), III и IV конференциях молодых ученых, посвященных памяти М. А. Лаврентьева (Новосибирск, 2003, 2004), Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2004), VI Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2007), научно-отчетной сессии научных сотрудников ЦСБС СО РАН (Новосибирск, 2007).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 40 работ. В автореферате приведено 27 основных публикаций, в т. ч. 11 – в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка цитируемой литературы (492 наименования, в том числе 222 на иностранных языках) и шести приложений. Материал работы изложен на 447 страницах машинописного текста, содержит 30 рисунков и 23 таблицы.

ГЛАВА 1. ПОЛОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

1.1. Современная терминология и подходы к изучению пола у растений.

Рассмотрено два методологических подхода к изучению пола у растений: описа-

тельно-морфологический и количественный. Первый базируется исключительно на внешнеморфологических особенностях генеративных органов цветка, второй – строго на функционировании особей как родителей следующего поколения. По степени разделения мужской и женской функции существует два типа ЦП: моноклинные (только обоеполые цветки) и диклинные (тычиночные и пестичные цветки). По характеру распределения цветков разных половых типов выделяют мономорфные (все особи образуют сходные типы цветков) и гетероморфные ЦП (особи имеют разные типы цветков). К мономорфным ЦП относят моноклинные, моноэцичные, гиномоноэцичные, андромоноэцичные и полигамомоноэцичные. К гетероморфным ЦП относят диэцичные, гинодиэцичные, андродиэцичные, полигамодиэцичные, субдиэцичные, парадиэцичные и триэцичные. Обсуждается объем и использование таких терминов как «gender», «фенотипический гендер» и «функциональный гендер» (Годин, 2007).

1.2. Теории происхождения полового диморфизма и его поддержание в природных популяциях растений. Описано 5 возможных путей происхождения полового диморфизма: 1) коэксуальность → гинодиэция или диэция; 2) моноэция → парадиэция или диэция; 3) коэксуальность → андродиэция → диэция; 4) гетеростилия → диэция; 5) дуодихогамия или гетеродихогамия → диэция (Lewis, 1942; Ross, 1978, 1982; Lloyd, 1980a; Charlesworth, 1999, и др.).

1.3. Половая структура и механизмы, влияющие на соотношение половых форм в популяциях растений. Половая структура ЦП растений служит одной из биологических характеристик вида (Пономарев, Демьянова, 1975а; Волкович, 1984; Демьянова, 1990; Тихонова, 2003, и др.). Первоначально это понятие определяли как численное соотношение особей разных половых форм в ЦП (Демьянова, Пономарев, 1979), а позднее расширили до рамок вида (Демьянова, 1990, 2000). Некоторые авторы предлагают выделять первичное (при возникновении зигот), вторичное (у семян или проростков) и третичное (к моменту наступления половой зрелости) соотношение половых форм (Джапаридзе, 1963; Яблоков, 1987). Приводятся примеры первичного, вторичного и третичного соотношения полов у разных видов цветковых растений (Mulcahy, 1967a, b; Zarzycki, Rychlewski, 1972; Jong, Klinkhamer, 2002, и др.). Обсуждается распространенная в литературе теория пространственного разделения полов и влияние этого явления на соотношение половых форм в популяциях растений (Lloyd, Webb, 1977; Bierzychudek, Eckhart, 1988, и др.).

В литературе показано, что соотношение половых форм в ЦП изменяется с высотой над уровнем моря (Hoffmann, Allende, 1984), с влагообеспеченностью местообитаний (Freeman et al., 1976; Dawson, Ehleringer, 1993), с обеспеченностью питательными веществами (Cox, 1981), со световым режимом (Doust, Cavers, 1982), в условиях экологического стресса (Vitale, Freeman, 1986).

В литературе, посвященной половой структуре популяций семенных растений, отмечается множество факторов, которые вызывают неравное соотношение половых форм в популяциях. Все эти факторы можно подразделить на четыре группы: 1) пре- и постзиготическая селекция, благоприятствующая одному полу (цертация, инбредная депрессия, гибридная несовместимость и т. д.); 2) механизм обратной связи (Геодакян, 1977, 1998); 3) апомиксис и другие формы неполового размножения; 4) влияние вторичных половых признаков (Lloyd, Webb, 1977; Волкович, 1980; Delph, 1999). Приводятся примеры влияния данных факторов на соотношение особей разных половых форм в популяциях растений.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ, МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Систематическое положение *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz со времен К. Линнея и до настоящего времени остается спорным. Одна часть исследователей относят данный вид к роду *Potentilla* L. (Wolf, 1908; Elkington, 1969; Klackenbergh, 1983; Sojak, 1987, Камелин, 1998, и др.). По мнению таких исследователей, как С. S. Rafinesque (1838), Р. А. Rydberg (1908), С. В. Юзепчук (1941) и т. д., *P. fruticosa* следует рассматривать в составе рода *Dasiphora* Rafin. Третьей точки зрения придерживаются М. Н. L. Duhamel (1755), А. Löve (1954), В. И. Курбатский (1984) и другие, которые относят этот вид к роду *Pentaphylloides* Duhamel. В своей работе мы придерживаемся последней сводки С. К. Черепанова (1995), который кустарниковые виды лапчаток включает в род *Pentaphylloides*. Вид *Pentaphylloides fruticosa* рассматривается нами *sensu stricta* в объеме, приведенном во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1941) для *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.

2.2. Ареал, экология и фитоценотическая приуроченность *Pentaphylloides fruticosa*. *P. fruticosa* широко распространен в северном полушарии. Его дизъюнктивный ареал охватывает Северную, Центральную, Среднюю Азию, Северную Америку и Европу. *P. fruticosa* – типичный мезофит, холодоустойчив и способен произрастать в условиях вечной мерзлоты. Обладает слабой конкурентной способностью: на обнаженном субстрате прогрессивный, частично антропогенно-прогрессивный (вырубка леса, выпас скота и т. д.), позднее (при вытеснении более конкурентоспособными видами) регрессивный вид.

2.3. Материал и методы исследования. Исследования проводили с 1995 по 2008 год в естественных условиях Горного Алтая, Хакасии и Тувы и на экспериментальном участке ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск). Половую структуру ЦП изучали с помощью двух популяционных методов: метода учетных площадок (Ценопопуляции растений, 1988) и метода ходовых линий (Демьянова, 1990). Изучено 184 ЦП *P. fruticosa*. В каждой ЦП изучено от 100 до 300 особей.

ЦП *P. fruticosa* изучены в разных растительных сообществах на территории пяти геоботанических провинций: Центрального Алтая и Юго-Восточного Алтая (Куминова, 1960), Кузнецкого нагорья, Западно-Саянской горной таежной и Убсунурской равнинной опустыненно-степной (Растительный покров..., 1976, 1985) (рис. 1). **Центральный Алтай.** Лесостепной пояс (№ 1–25). Лесной пояс (26–50). Высокогорный пояс (51–61). **Провинция Кузнецкого нагорья.** Лесостепной пояс (62–78). Лесной пояс (79–88). **Западно-Саянская горная таежная провинция.** Лесостепной пояс (89–98). Лесной пояс (99–113). Высокогорный пояс (114–119). **Убсунурская равнинная опустыненно-степная провинция.** Лесостепной пояс (120–125). Высокогорный пояс (126–131). **Юго-Восточный Алтай.** Лесостепной пояс (132–146). Высокогорный пояс (147–184).

Камеральная обработка материала включала морфологические, палинологические исследования, изучение всхожести семян. Морфология цветков изучена у растений 18 мономорфных и 19 гетероморфных ЦП. Производили промеры следующих частей цветка: диаметр венчика (А); длина и ширина лепестка (В, С); диаметр чашечки (D); длина и ширина наружного чашелистика (Е, F); длина и ширина внутреннего чашелистика (G, H); длина и ширина пыльника (J, K); длина тычиночных нитей наружного и внутреннего круга (L, M); длина стилодия (O); диаметр рыльца (P); длина и ширина завязи (Q, R). Подсчитывали число тычинок (I) и пестиков (N).

Для определения качества пыльцы использовали 2 метода: окрашивание ацетокармином и проращивание на искусственной питательной среде (Паушева, 1974). В каждой из 18 мономорфных и 19 гетероморфных ЦП исследовали 10–15 особей, с которых собирали по 10 цветков и изучали пыльцу по 5 признакам: диаметр фертильных пыльцевых зерен; экваториальный диаметр и полярная ось стерильных пыльцевых зерен; отношение экваториального диаметра к полярной оси; фертильность пыльцы. Свежесобранную пыльцу проращивали на искусственной питательной среде во влажной камере (Голубинский, 1974). Качество пыльцы изучено в 4-х мономорфных и 3-х гетероморфных популяциях в условиях культуры. В каждой популяции анализировали по 5 мужских и 5 обоеполых особей. В качестве питательной среды использовался 1%-ный раствор агар-агара с добавлением сахарозы (15%-ный раствор).

Все биометрические данные обработаны методами вариационной статистики (Зайцев, 1984; Шмидт, 1984) с помощью пакета прикладных статистических программ «Statistica 8.0». Для каждого изучаемого параметра определяли пределы варьирования признака (min–max), среднее арифметическое значение (M), ошибку репрезентативности среднего (m), коэффициент вариации (CV, %). При статистической обработке материала использовали иерархический дисперсионный анализ и метод главных компонент. При сравнении матриц корреляций ис-

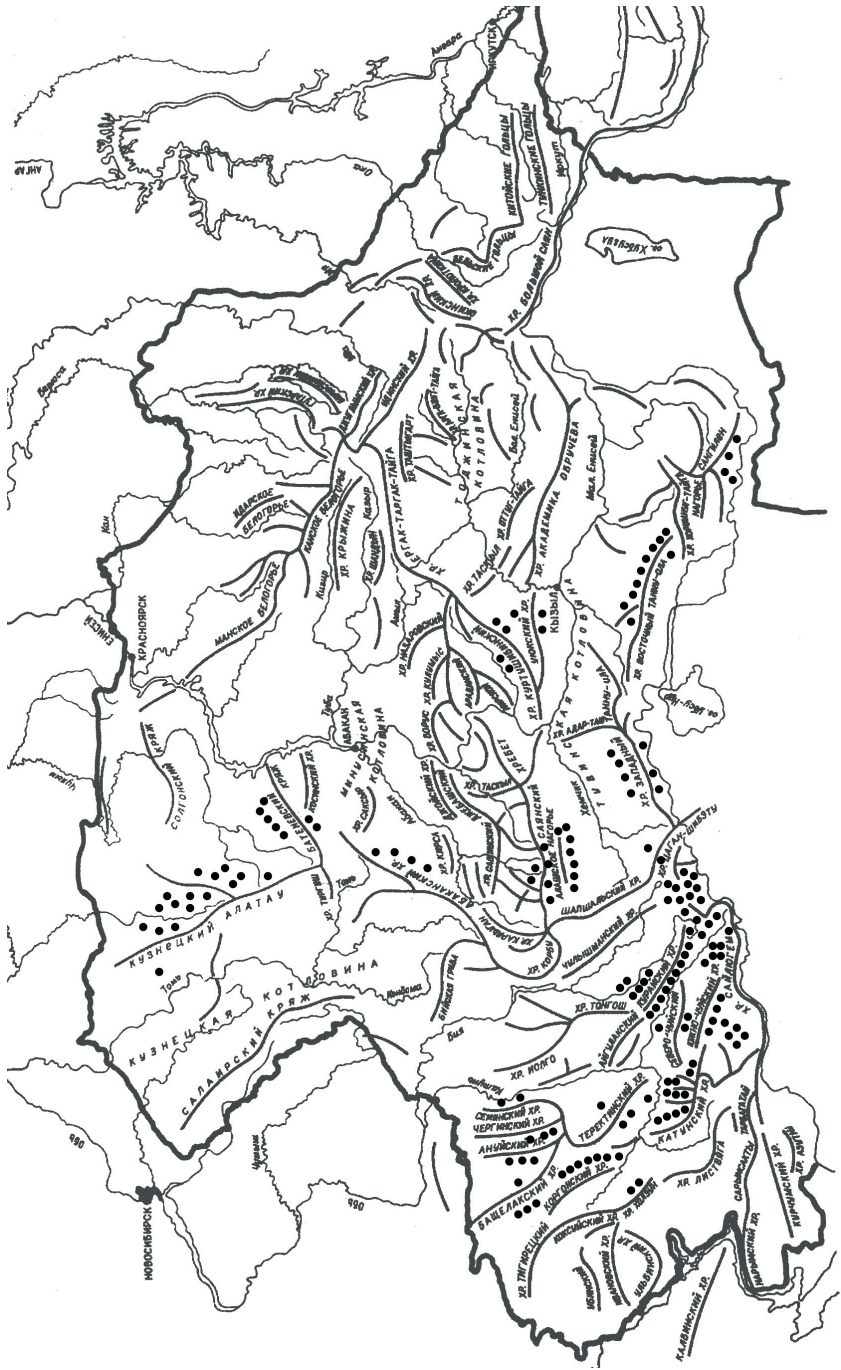


Рис. 1. Карта-схема размещения изученных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosus* (обозначены точками).

пользован подход, разработанный Н. С. Ростово́й (2002).

Цветение и опыление растений изучали по методике А. Н. Пономарева (1960). Сбор насекомых производили по методу В. В. Попова (1950). Для каждой половой формы отлов насекомых осуществлялся отдельно – с 7.00 до 19.00 ч. Семенная продуктивность исследована по методике И. В. Вайнагия (1974) с учетом замечаний Р. Е. Левиной (1981). Определяли потенциальную семенную продуктивность (ПСП), реальную семенную продуктивность (РСП) и процент семенификации (ПС).

Для выявления типов опыления использовали разные половые формы особей *P. fruticosa*, выращиваемые на интродукционном участке. Скрещивания осуществляли во всех возможных комбинациях (ксеногамия, идиогамия).

2.4. Характеристика растительного покрова районов исследования. По совокупности основных климатических параметров и геоморфологических особенностей в пределах Алтае-Саянской горной области выделяют четыре сектора: избыточно влажный, влажный, умеренно влажный и недостаточно влажный. В двух первых секторах выделяют два пояса – лесной (пихтовые, кедрово-пихтовые и светлохвойные леса) и высокогорный (альпинотипно-луговая растительность). В секторе с умеренно влажным климатом описывают четыре пояса растительности: степной, лесостепной (умеренно теплая или умеренно холодная лесостепь), лесной (лиственничные и кедровые леса) и высокогорный (гольцово-тундровая растительность). Для сектора с недостаточно влажным климатом характерна следующая поясная структура: степной, лесостепной пояс (криофитная лесостепь), высокогорный пояс (нагорно-степная растительность) (Поликарпов и др., 1986; Седельников, 1988; Макунина, Мальцева, Паршутина, 2007).

В диссертации дана характеристика растительности степного, лесостепного, лесного и высокогорного поясов Алтае-Саянской горной области.

ГЛАВА 3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ПРИЗНАКОВ ЦВЕТКА РАЗНЫХ ПОЛОВЫХ ФОРМ У *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA*

3.1. Морфология цветков разных половых типов. У *P. fruticosa* встречаются цветки трех типов – тычиночные, пестичные и обоеполые (Elkington, 1969; Klackenberd, 1983). Нами уточнены морфологические особенности строения цветков *P. fruticosa* и впервые показаны различия в размерах частей цветков разных половых типов (рис. 2).

Цветки симметричные, актиноморфные, пентамерные (редко 4– или 6–мерные). Части околоцветника и андроея располагаются циклически, а плодолисточки – ациклически, по спирали. Число кругов изменяется от 5 до 8 за счет

появления новых кругов лепестков или изменения числа кругов в андроэе. Андроэей свободный, полимерный, число тычинок варьирует от 20 до 35. Гинецей апокарпный, многопестиковый. Число пестиков варьирует от 25 до 95. В тычиночных цветках отмечается полная редукция женской генеративной сферы, а в пестичных цветках тычинки превратились в стаминодии. Три типа цветков различаются по размерам частей околоцветника, андроэя и гинецея. Обсуждаются гипотезы, объясняющие различия по размерам околоцветника у цветков разных половых типов: «мужской конкуренции», «коррелятивного развития», «женской конкуренции» и «защитной функции».

3.2. Общая и согласованная изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa*. Рассматриваются подходы к изучению внутривидовой изменчивости и популяционно-хорологической структуры популяций древесных растений (Мамаев, 1972; Семериков, 1986; Ростова, 2002, и др.).

3.2.1. Эндогенная изменчивость и структура корреляций признаков. Эндогенная или внутрикروновая изменчивость признаков обусловлена фенотипически: ее размах зависит от положения цветка в системе соцветия и соцветия в системе кроны, а также от разного влияния факторов среды в период заложения и роста того или иного цветка или соцветия.

Эндогенная изменчивость признаков *P. fruticosa* наиболее детально изучена в двух модельных ЦП: мономорфной и гетероморфной. Признаки цветков модельной мономорфной ЦП имеют разную степень изменчивости и по величине коэффициента вариации подразделены на три группы (табл. 1). К первой из них отнесены наиболее изменчивые признаки ($CV > 12\%$): размеры наружного чашелистика (E, F) и число пестиков (N). Ко второй группе принадлежат наименее изменчивые признаки ($CV < 7\%$): A, B, G, H, I, J, K, O, P и Q, среди которых наиболее стабильны число тычинок (I) и длина стилодия (O). Остальные признаки ($7 < CV < 12\%$) обладают средней степенью изменчивости и составляют третью группу (C, D, L, M, R). Эндогенная изменчивость большинства морфологиче-

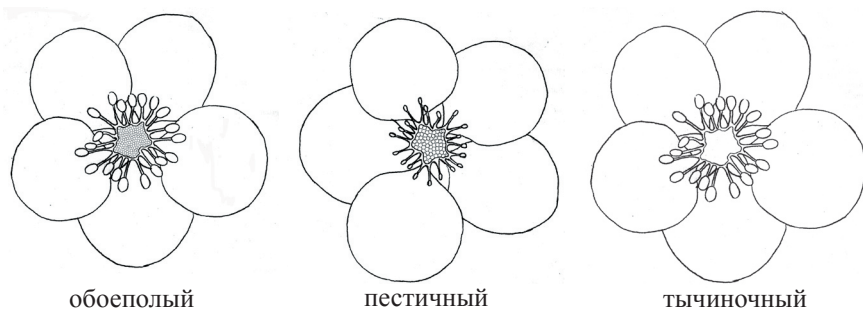


Рис. 2. Схема строения цветков разных половых типов у *P. fruticosa*.

Таблица 1

Эндогенная (I), внутритрипуляционная (II) и межтрипуляционная (III) относительная изменчивость (CV) признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* моно- и гетероморфных ценопопуляций

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	
Мономорфные ценопопуляции																			
I	№2*	6.1	6.8	7.7	8.5	16.3	17.0	6.5	6.6	3.5	5.1	5.5	9.0	8.4	16.3	4.0	5.9	6.9	7.7
II	все ЦП	9.0	10.7	11.2	9.7	14.8	21.4	9.9	9.6	4.3	8.8	8.7	8.1	8.4	20.3	7.4	9.3	7.9	7.8
III	все ЦП	8.1	10.7	11.2	7.3	15.2	25.7	5.6	8.5	4.9	6.5	7.7	14.7	15.7	17.4	8.2	11.8	6.7	6.6
Гетероморфные ценопопуляции																			
Пестичные цветки																			
I	№54*	7.0	8.1	8.4	7.8	12.4	16.7	8.0	8.1	6.4	8.8	9.7	12.4	11.3	16.0	5.5	9.5	7.6	8.8
II	все ЦП	7.4	9.2	9.0	8.6	17.1	23.3	9.1	7.4	6.8	10.5	10.7	16.2	17.1	18.7	7.0	9.6	7.0	6.4
III	все ЦП	9.6	11.3	11.3	9.5	15.8	25.7	10.6	10.6	9.0	9.6	11.3	29.4	16.1	18.5	9.9	10.6	8.0	7.0
Обоеполые цветки																			
I	№54	9.1	10.2	10.6	11.0	19.7	22.7	9.0	7.7	4.6	6.5	5.1	7.4	8.2	17.5	3.5	7.9	5.3	5.8
II	все ЦП	8.7	10.0	9.9	8.2	11.5	25.1	8.5	8.9	6.6	9.4	8.0	7.4	8.9	20.3	9.3	11.0	8.0	7.3
III	все ЦП	5.8	7.2	7.3	5.8	11.2	19.2	5.2	8.4	9.0	7.4	6.4	12.5	14.9	9.1	8.1	9.3	6.4	6.6
Тычиночные цветки																			
I	№54	7.3	8.3	8.6	7.6	12.2	18.0	8.7	8.3	6.0	7.2	7.2	9.4	8.5	**	-	-	-	-
II	все ЦП	7.4	9.0	7.6	6.8	11.8	17.0	8.5	7.4	7.6	7.8	6.8	9.2	8.4	-	-	-	-	-
III	все ЦП	9.6	11.1	11.4	10.1	18.0	24.9	11.1	10.5	10.7	10.4	9.8	17.7	9.9	-	-	-	-	-

Примечание. Коэффициенты вариации в эндогенной изменчивости – средние для 30 исследованных особей в модельных ценопопуляциях; во внутритрипуляционной – средние для всех исследованных ценопопуляций. * – модельные ценопопуляции, ** – отсутствие данных признаков у тычиночных цветков. Расшифровка условных обозначений признаков (A–R) приведена в § 2.3.

ских признаков цветков модельной гетероморфной ЦП *P. fruticosa* несколько выше, чем в мономорфной ЦП. Амплитуда эндогенной изменчивости признако-специфична: она зависит от признака и, в меньшей степени, от половой формы *P. fruticosa*.

Для сравнения между собой «поведения» отдельных признаков использован средний коэффициент детерминации (R^2_{ch}), вычисленный для каждого признака, и стабильность структуры связей (FD_1) признаков (табл. 2). У цветков модельной мономорфной ЦП *P. fruticosa* по общей (CV) и согласованной (R^2_{ch}) изменчивости выделяются 4 группы признаков. К первой из них мы отнесли наиболее согласованные в своей изменчивости с другими – размеры венчика и внутренних чашелистиков, диаметр чашечки (A–D, G, H). У признаков данной группы наиболее стабильная структура связей ($FD_1=48.5–62.8\%$). Ко второй группе принадлежат наиболее изменчивые и высоко детерминированные признаки – размеры наружного чашелистика и число пестиков (E, F и N), обладающие стабильной структурой связей ($FD_1=42.4–60.5\%$). Третью группу составляет наиболее стабильный и слабо связанный с другими – признак «число тычинок» (I), обладающий самой изменчивой структурой связей ($FD_1=29.1\%$). Остальные признаки (J–M, O–R), занимающие промежуточное положение по общей и согласованной изменчивости, составляют четвертую группу и обладают изменчивой структурой связей ($FD_1=30.2–42.3\%$).

Наиболее сходное разделение признаков на группы по общей и согласованной изменчивости отмечается у обоеполых цветков моно- и гетероморфной ЦП, что связано с их одинаковым строением. Значительно отличается распределение признаков на группы у однополых цветков модельной гетероморфной ЦП, что объясняется процессами редукции андроеца в пестичных цветках и гинецея в тычиночных цветках.

Для обоеполых цветков модельной мономорфной ЦП *P. fruticosa* характерно наличие четырех корреляционных плеяд признаков на уровне $r = 0.6$: «околоцветник» (A–H), «пыльники» (J, K), «пестик» (O, P) и «завязи» (Q, R) (рис. 3). Коррелятивные связи между признаками цветка *P. fruticosa* мы относим к морфогенетическим корреляциям (по классификации Шмальгаузена, 1939). Морфогенетические корреляции представляют собой взаимозависимости частей или органов в онтогенетическом развитии организма. Образование плеяд связано с аллометрическим ростом соответствующих частей цветка относительно друг друга: лепестков венчика, чашелистиков в составе чашечки, пыльников, пестиков и завязей. Разное время остановки роста одних частей, в то время как другие продолжают расти, причина отсутствия тесных межплеядных связей между признаками цветка *P. fruticosa*.

Объединение признаков в корреляционные плеяды у цветков модельной ге-

Таблица 2

Эндогенная (I), внутритиполовая (II) и межпопуляционная (III) детерминированность (R^2_{ch}) признаков цветка *Pentaplylloides fruticosa* моно- и гетероморфных ценопопуляций

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R
Мономорфные ценопопуляции																		
I №2*	0.286	0.312	0.313	0.355	0.302	0.264	0.366	0.359	0.009	0.204	0.103	0.069	0.125	0.209	0.229	0.147	0.103	0.070
II все ЦП	0.318	0.301	0.297	0.394	0.342	0.231	0.353	0.329	0.033	0.137	0.152	0.171	0.233	0.110	0.187	0.090	0.142	0.107
III все ЦП	0.262	0.251	0.180	0.295	0.221	0.251	0.194	0.322	0.022	0.123	0.157	0.117	0.092	0.190	0.134	0.180	0.223	0.190
Гетероморфные ценопопуляции																		
Пестичные цветки																		
I №54*	0.346	0.308	0.308	0.369	0.296	0.189	0.342	0.316	0.012	0.240	0.202	0.187	0.179	0.104	0.244	0.118	0.116	0.065
II все ЦП	0.271	0.242	0.169	0.344	0.269	0.194	0.356	0.285	0.065	0.192	0.123	0.223	0.241	0.158	0.042	0.058	0.219	0.143
III все ЦП	0.418	0.409	0.380	0.431	0.227	0.213	0.455	0.413	0.028	0.228	0.196	0.274	0.206	0.036	0.327	0.198	0.277	0.280
Обоеполые цветки																		
I №54	0.314	0.249	0.253	0.333	0.284	0.213	0.290	0.265	0.100	0.131	0.091	0.144	0.174	0.228	0.114	0.059	0.117	0.085
II все ЦП	0.244	0.278	0.241	0.285	0.175	0.096	0.247	0.285	0.067	0.122	0.107	0.205	0.170	0.071	0.129	0.156	0.077	0.140
III все ЦП	0.216	0.252	0.279	0.342	0.202	0.194	0.323	0.245	0.137	0.221	0.174	0.214	0.114	0.102	0.367	0.196	0.232	0.337
Тычиночные цветки																		
I №54	0.349	0.304	0.315	0.354	0.260	0.220	0.349	0.312	0.009	0.095	0.049	0.204	0.209	-**	-	-	-	-
II все ЦП	0.345	0.330	0.259	0.318	0.241	0.154	0.337	0.240	0.028	0.092	0.132	0.175	0.167	-	-	-	-	-
III все ЦП	0.466	0.451	0.441	0.523	0.379	0.276	0.514	0.384	0.039	0.286	0.226	0.357	0.257	-	-	-	-	-

Примечание. Коэффициенты детерминации в эндогенной изменчивости – средние для 30 исследованных особей в модельных ценопопуляциях; во внутритиполовой – средние для всех исследованных ценопопуляций. * – модельные ценопопуляции, ** – отсутствие данных признаков у тычиночных цветков. Расшифровка условных обозначений признаков (A–R) приведена в § 2.3.

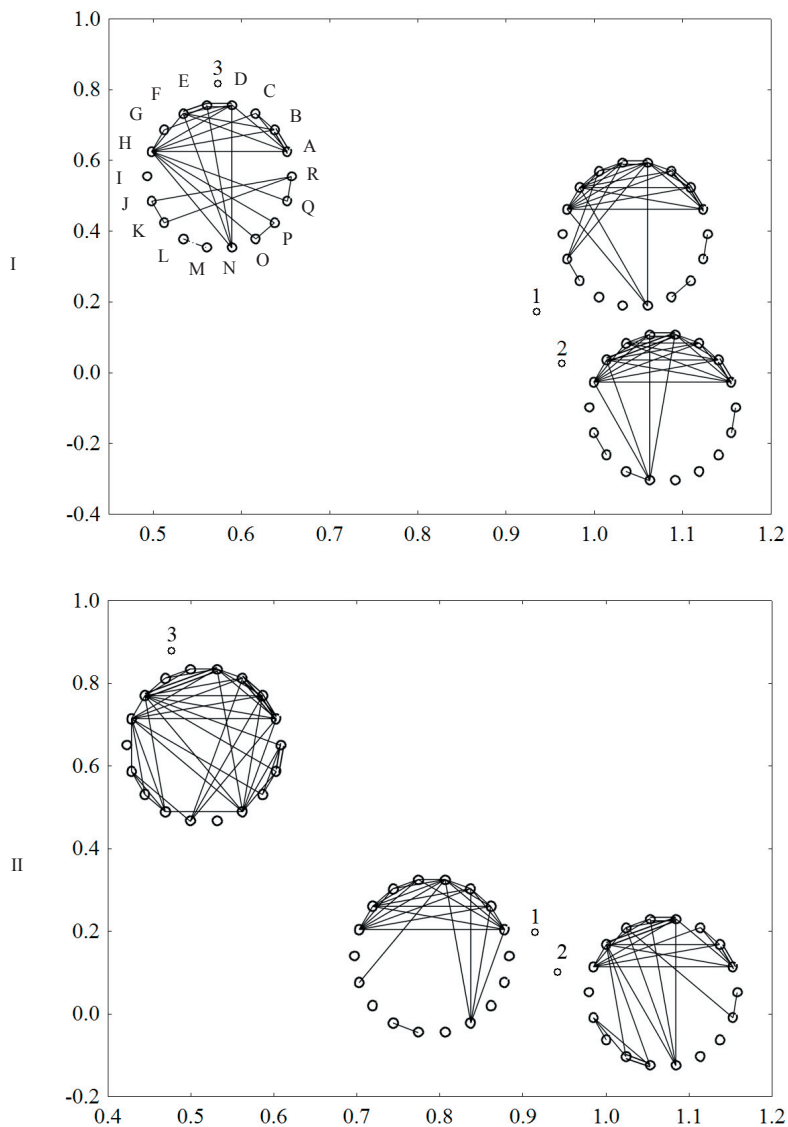
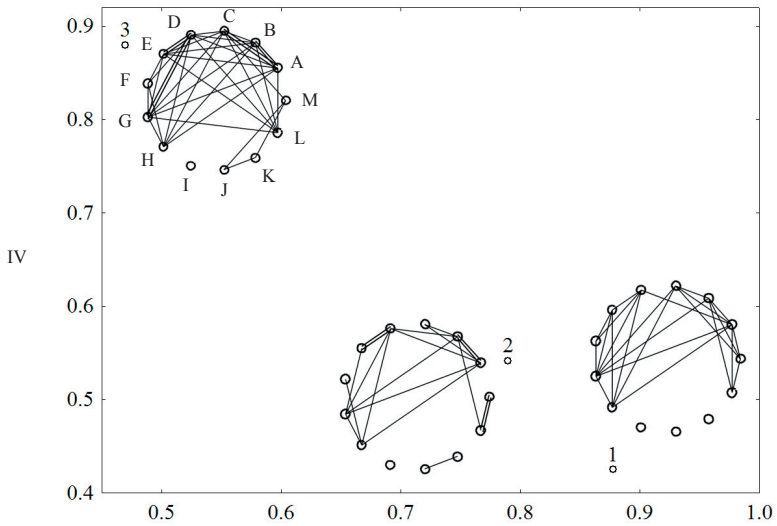
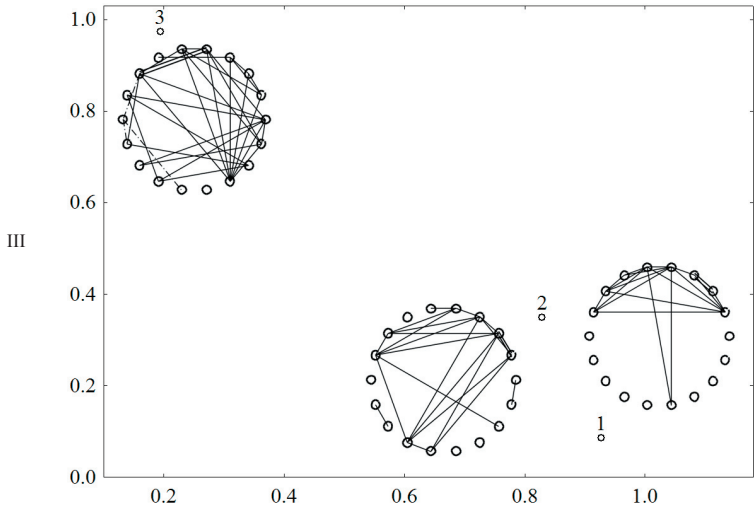


Рис. 3. Сравнение матриц корреляции в эндогенной (1), внутри- (2) и межпопуляционной (3) изменчивости признаков цветка *P. fruticosa*. По оси X – фактор общности матриц, по оси Y – фактор специфичности матриц. I – мономорфные ЦП; II, III и IV – пестичные, обоеполые и тычиночные цветки гетероморфных ЦП. Расшифровка условных обозначений признаков (A–R) приведена в § 2.3. Градации корреляций: $r > 0.8$ – жирная двойная линия, $0.8 > r > 0.6$ – тонкая линия, $r < 0$ – пунктирная линия.



Продолжение рис. 3.

тероморфной ЦП зависит от изменений, связанных с редукцией генеративных органов у однополых цветков (рис. 3). Признаки пестичного цветка объединяются в две корреляционные плеяды: «околоцветник» и «стаминодии» (L, M), за счет снижения уровня связей соответствующих признаков ниже $r = 0.6$ не выделяются плеяды «пестики», «завязи» и «пыльники (редуцированные)». Для обоеполых цветков характерно образование только одной плеяды – «околоцветник». У тычиночных цветков признаки образуют две корреляционные плеяды: «околоцветник» и «тычиночные нити». Следовательно, часть плеяд является общей для всех цветков и должна быть отнесена в разряд видовых, а другая часть характеризует специфику отдельных половых форм. Для всех цветков характерно выделение общей плеяды «околоцветник», признаки цветков мономорфной ЦП и тычиночных и пестичных цветков образуют общую плеяду «тычиночные нити». Специфика корреляционных плеяд объясняется явлением редукции генеративных органов у однополых цветков.

Наименьшей степенью сходства характеризуются соответствующие матрицы корреляций признаков обоеполых цветков моно- и гетероморфных ЦП (44.7–53.3%), наибольшей – пестичных и тычиночных цветков (73.9–83.6%). Связано это с разным соотношением внутрикрупной и внутривидовой изменчивости средних значений признаков цветков разных форм. У большинства признаков обоеполых цветков моно- и гетероморфных ЦП преобладает внутривидовая изменчивость, в то время как у большей части признаков пестичных и тычиночных цветков – эндогенная изменчивость.

Анализ эндогенной изменчивости морфологических признаков разных половых типов цветков *P. fruticosa* показал, что величина амплитуды эндогенной изменчивости исследованных признаков цветка колеблется от очень низкой до высокой. Она зависит, в первую очередь, от признака и в меньшей степени от половой формы *P. fruticosa*. Эндогенная изменчивость большинства изученных признаков цветка в гетероморфных ЦП несколько выше, чем в мономорфных. Коррелятивные связи между признаками цветка *P. fruticosa* относятся к морфогенетическим корреляциям. Признаки цветков *P. fruticosa* объединяются в 5 корреляционных плеяд: «околоцветник», «пыльники», тычиночные нити», «пестики» и «завязи». Образование корреляционных плеяд связано с аллометрическим ростом частей цветка относительно друг друга. Наличие или отсутствие некоторых корреляционных плеяд обусловлено редукцией андроеца в пестичных цветках и гинецея в тычиночных цветках. Сравнение матриц корреляций показало соответствие между степенью сходства половых типов цветков и структурой связей исследованных признаков.

3.2.2. Внутривидовая изменчивость и структура корреляций признаков. В ЦП между особями существуют различия по многим признакам,

обусловленные как фенотипически, так и генотипически.

Распределение признаков на группы по степени варьирования средних значений признаков внутри кроны и между разными особями у обоеполых цветков моно- и гетероморфных ЦП совпадает: почти у половины признаков различия между особями перекрывают различия между цветками одной особи. У пестичных и тычиночных цветков, наоборот, большая часть признаков демонстрирует преобладание внутрикроновой изменчивости над внутривопуляционной. В этом заключается специфика реагирования комплекса признаков разных половых форм на сходные условия роста и развития в пределах ЦП.

Разделение признаков на группы по общей и согласованной изменчивости и степени стабильности структуры их связей сохраняется за небольшими исключениями для каждого типа цветка модельных моно- и гетероморфной ЦП (табл. 1, 2). У подавляющего большинства признаков цветков разных половых типов отмечается снижение стабильности структуры их связей при переходе на внутривопуляционный уровень. Наиболее изменчивые признаки еще больше увеличивают размах своего варьирования. Автономные в своем развитии признаки снижают свою согласованную изменчивость с другими признаками цветка. У обоеполых цветков моно- и гетероморфных ЦП и пестичных цветков наблюдается увеличение размаха варьирования средних значений большинства признаков, в то время как у тычиночных цветков большая часть признаков сужает свой размах варьирования. С другой стороны, у большей части признаков обоеполых и тычиночных цветков гетероморфных ЦП наблюдается согласованное изменение размаха варьирования и уровня взаимосвязей, но направление этого изменения признакоспецифично. У цветков мономорфных ЦП и пестичных цветков меньшая часть изученных признаков демонстрирует аналогичную зависимость. Все эти изменения не могли не сказаться на системе взаимосвязей между признаками цветка и их объединении в корреляционные плеяды. У всех типов цветков при переходе с эндогенного уровня на внутривопуляционный отмечается последовательное увеличение силы внутривопуляционных взаимосвязей и снижение межплеядных связей признаков.

У цветков мономорфной ЦП на внутривопуляционном уровне выделяется новая плеяда «тычиночные нити» и отсутствует плеяда «пестики» за счет снижения уровня связей между признаками О и Р ниже $r = 0.6$ (рис. 3). В гетероморфной ЦП у пестичных цветков выделяются новые плеяды «редуцированные пыльники» и «завязи», у обоеполых цветков – «пыльники», «тычиночные нити» и «завязи», у тычиночных цветков – «пыльники».

Корреляционная и факторная структуры признаков внутри ЦП обнаруживают большое сходство: совпадение большей части факторных и корреляционных плеяд. В то же время есть и различия. У всех цветков признаки, тесно связан-

ные с одним фактором, образуют разные корреляционные плеяды. Так, у цветков мономорфной ЦП признаки околоцветника (А–Н) и длина тычиночных нитей наружного и внутреннего кругов (L, М) связаны с первым фактором, в то время как они образуют две разные корреляционные плеяды: «околоцветник» и «тычиночные нити» (рис. 3).

Приведенные материалы свидетельствуют о том, что при переходе с эндогенного уровня на внутрипопуляционный у половины признаков цветка обоеполюх особей моно- и гетероморфных ЦП *P. fruticosa* размах варьирования увеличивается, а у большей части признаков цветка однополюх особей гетероморфных ЦП – снижается. Параллельно у всех половых типов цветков отмечается последовательное увеличение силы внутриплеядных взаимосвязей и снижение межплеядных связей признаков. Наблюдающиеся различия особей одной половой формы и разных половых форм *P. fruticosa* друг от друга по значениям морфологических признаков и структуре их изменчивости определяются, прежде всего, генотипическими особенностями особей в ЦП, а также воздействием факторов, контролирующих формирование признаков в ходе онтогенетического развития.

3.2.3. Межпопуляционная изменчивость и структура корреляций признаков. Различия между ЦП вида обусловлены воздействием географических и экологических факторов.

Ординация ЦП по средним значениям признаков и соответствующих им корреляционных матриц цветков разных половых форм показала, что матрицы корреляций разных ЦП группируются без соответствия с общими размерами цветков и их частей и географическим положением ЦП. Наиболее значительные изменения в структуре связей отмечаются у пестичных и тычиночных цветков при переходе на межпопуляционный уровень. Так, степень сходства структуры связей внутри ЦП составила соответственно 73.9 и 83.6%, а между разными ЦП – 24.5 и 35.9%, соответственно. Различия между ЦП из разных местообитаний сильнее отразились на растениях с однополюхими цветками и в меньшей степени затронули растения с обоеполюхими цветками.

Для оценки существенности различий между выборками проведен иерархический дисперсионный анализ. Различия между значениями признаков цветков с разных побегов в пределах особи достоверны ($P < 0.05$) и варьируют в моно- и гетероморфных ЦП от 11.9 до 57.5%. Разнообразие значений признаков на одном кусте вполне понятно и обусловлено несколькими причинами: пластичностью процессов онтогенеза; влиянием на морфогенез флуктуаций светового, температурного и водного режимов внутри кроны куста; различным возрастом ветвей и взаимодействием всех перечисленных причин.

Различия между растениями в ЦП по признакам цветков моно- и гетероморфных ЦП достоверны ($P < 0.05$) и составляют от 16.9 до 44.0% общей измен-

чивости. Именно вследствие высокой внутривидовой изменчивости признаков *P. fruticosa* способен адаптироваться к гетерогенным условиям и занимать большое число биотопов.

Различия между ЦП в общей изменчивости варьируют от 4.5 до 51.5% у цветков моно- и гетероморфных ЦП и достоверны. Доля межпопуляционной изменчивости ниже или равна внутривидовым различиям.

Между группами ЦП разных геоботанических провинций отмечаются достоверные различия по признакам венчика и чашечки тычиночных цветков. Их доля составляет от 19.7 до 26.8% от общей изменчивости. Обнаруженные различия являются доказательством существования географической изменчивости части признаков околоцветника тычиночных цветков *P. fruticosa*.

Разделение признаков на группы по общей и согласованной изменчивости и степени стабильности структуры их связей сохраняется за небольшими исключениями для каждого типа цветка моно- и гетероморфных ЦП (табл. 1, 2). Специфика реагирования признаков проявляется в том, что у цветков мономорфных ЦП только половина признаков, а у цветков гетероморфных ЦП большинство признаков (у тычиночных цветков все признаки) увеличивают свой размах варьирования. При этом в обоеполых цветках моно- и гетероморфных ЦП у небольшого числа признаков отмечается согласованное изменение размаха варьирования и уровня связей признаков. Напротив, у подавляющего большинства признаков пестичных и тычиночных цветков наблюдается четкое согласованное изменение коэффициентов вариации и детерминации при переходе на межпопуляционный уровень. У тычиночных цветков отмечается увеличение согласованной изменчивости всех изученных признаков.

Корреляционная и факторная структуры признаков в межпопуляционной изменчивости обнаруживают большое сходство. В то же время есть и различия. У всех цветков признаки, тесно связанные с одним фактором, образуют разные корреляционные плеяды. При сравнении корреляционной и факторной структуры признаков внутри ЦП с корреляционной и факторной структурой признаков между ЦП обнаруживается большое сходство. Однако, имеются и различия. У цветков мономорфных ЦП отмечается снижение общей детерминированности признаков за счет уменьшения значений коэффициентов корреляции между большинством признаков, входящих в разные корреляционные плеяды. У цветков гетероморфных ЦП наблюдается, наоборот, усиление общей детерминированности признаков за счет увеличения значений внутри- и межплеядных связей.

У цветков мономорфных ЦП выделяется вновь плеяда «пестики». В гетероморфных ЦП за счет снижения уровня связей между соответствующими признаками ниже $r = 0.6$ отсутствует плеяда «стаминодии» у пестичных цветков, «пыльники», «тычиночные нити» у обоеполых цветков и «тычиночные нити» у

тычиночных цветков (рис. 3).

Сравнение матриц корреляций, полученных для разных уровней организации и половых форм моно- и гетероморфных ЦП, показывает довольно высокую степень сходства (от 64.7 до 88.6%). Наиболее стабильна структура связей у тычиночных цветков на разных уровнях организации (88.6%). Самая изменчивая структура связей отмечается у обоеполых цветков гетероморфных ЦП (64.7%). У всех типов цветков сильнее всего различаются матрицы корреляций внутрикроновой и межпопуляционной изменчивости (рис. 3).

При переходе с внутривидового уровня на межвидовой уровень в мономорфных ЦП только половина признаков цветка, а в гетероморфных ЦП большинство изученных признаков цветка увеличивают свой размах варьирования. При этом отмечается снижение значений коэффициентов корреляций между большинством признаков цветка мономорфных ЦП и увеличение значений внутри- и межплеядных связей у всех половых типов цветков в гетероморфных ЦП. Практически у всех изученных признаков цветка *P. fruticosa* разных половых типов наблюдается изменчивость, не соответствующая пространственно-зональному географическому распределению экологических факторов в Алтае-Саянской горной области. Варьирование признаков цветка характеризуется отсутствием клинальности, образованием разрывов единого градиента, возникновением зон специфического распределения признаков, не связанных с определенными физико-географическими и климатическими условиями мест произрастания *P. fruticosa*.

3.3. Половой диморфизм цветков *Pentaphylloides fruticosa* четко выражен: абсолютные размерные показатели всех признаков околоцветника тычиночных цветков всегда больше, чем у пестичных. Хотя в разных поясах растительности степень различия по средним значениям признаков у цветков разных половых типов варьирует, но это изменение не носит закономерного характера.

Из приведенных данных видно, что в гетероморфных ЦП *P. fruticosa* особи разных половых форм имеют четко очерченные морфологические различия. Разный уровень изменчивости и скоррелированности признаков выступает как следствие таких различий. Описанная дифференциация ЦП повышает ее пластичность и целостность. Полиморфизм указанного типа называется адаптационным (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

ГЛАВА 4. АНТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗНЫХ ПОЛОВЫХ ФОРМ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA*

4.1. Экология цветения и опыления, завязывание семян и семенная продуктивность. Приводятся литературные данные об антэкологических осо-

бенностях видов родов *Potentilla* и *Pentaphylloides* (Tornblom, 1911; Антонова, 1978; Новожилова, 1982, 1987; Мандрик, 1990; Триль и др., 2008, и др.).

4.2. Экология цветения и опыления в условиях интродукционного эксперимента.

4.2.1. Суточная ритмика цветения. Для *P. fruticosa* характерна однократность распускания цветков разных половых типов. Продолжительность цветения отдельного цветка колеблется от 6 часов до 2 дней и зависит от температуры и влажности воздуха. Различий в продолжительности жизни цветков разных половых типов не обнаружено. Суточный ритм цветения особей *P. fruticosa* разных половых форм выражается одновершинной кривой с максимумом в 7 часов утра. Цветки мужских, женских и обоеполюх особей раскрываются синхронно.

4.2.2. Особенности функционирования цветков. Обоеполые цветки *P. fruticosa* развиваются адихогамно, т. е. отсутствует временное разобщение в функционировании мужских и женских генеративных органов. В тычиночных цветках выделение нектара приурочено к началу вскрытия пыльников и резко сокращается по окончании процесса пыления. В пестичных цветках начало выделения нектара совпадает с созреванием рылец и продолжается на протяжении всего периода цветения пестичного цветка. Различия в размерах органов цветков на разных стадиях раскрытия наблюдаются только в околоцветнике, в длине тычиночных нитей и размерах завязей.

4.2.3. Морфологические особенности и фертильность пыльцы. Стерильные и фертильные пыльцевые зерна *P. fruticosa* различаются по морфологии, хотя в полярной проекции и те и другие округло-3-лопастные. Фертильные пыльцевые зерна в очертании с экватора почти округлой формы, диаметром от 18.6 до 25.4 мкм у цветков моно- и гетероморфных ЦП. Стерильные пыльцевые зерна в экваториальной проекции – продолговатой или эллиптической формы (отношение полярного диаметра к экваториальному от 1.30 до 1.52). У обоеполюх и тычиночных цветков разных ЦП экваториальный диаметр стерильных пыльцевых зерен варьирует от 11.3 до 15.3 мкм, а полярная ось от 15.4 до 21.1 мкм, соответственно. Фертильность пыльцы колеблется у цветков разных ЦП от 56.5 до 96.5%. Самая высокая стерильность пыльцы (33.4–43.5%) обнаружена у обоеполюх цветков триэцичных ЦП с преобладанием обоеполюх растений в половом спектре. Размеры пыльцевых зерен *P. fruticosa* последовательно уменьшаются в следующем ряду: тычиночные цветки – обоеполые цветки (гетероморфные ЦП) – обоеполые цветки (мономорфные ЦП), что связано с образованием большего количества пыльцевых зерен в расчете на пыльник в цветках мономорфных ЦП.

Иерархический дисперсионный анализ показал, что основной вклад в общую изменчивость размерных показателей пыльцы вносит изменчивость признаков в цветке (41.7–69.8%). Максимальное варьирование степени фертильно-

сти пыльцы *P. fruticosa* отмечено в пределах особи (15.2–44.9%) и внутри ЦП (35.9–47.2%), а у тычиночных цветков – между разными ЦП (35.9%). Физико-географические и климатические отличия разных геоботанических провинций Алтае-Саянской горной области привели к различиям групп ЦП по всем изученным параметрам пыльцевых зерен. По большинству признаков не наблюдается различий в межпопуляционной, индивидуальной и эндогенной изменчивости обоеполюх и тычиночных цветков моно- и гетероморфных ЦП *P. fruticosa*.

4.2.4. Биологические особенности пыльцы. Сравнительное изучение биологических особенностей пыльцы *P. fruticosa* в условиях интродукции (г. Новосибирск) показало, что наиболее оптимальной средой для прорастивания пыльцы *P. fruticosa* является питательная среда, содержащая 15% сахарозы и 1% агар-агара. Длина пыльцевых трубок варьирует от 40 до 798 мкм у обоеполюх и тычиночных цветков и не зависит от типа ЦП. Жизнеспособность пыльцы этого вида не зависит от типа ЦП и колеблется от 41 до 70% у обоеполюх и тычиночных цветков. Фертильность пыльцы также не зависит от типа ЦП, но характеризуется более высоким уровнем окрашивания ацетокармином (83–93%). Прорастание пыльцы *P. fruticosa* начинается через 30–40 минут после посева и продолжается 8–9 часов. При этом пыльца разных типов ЦП прорастает и растет синхронно.

4.3. Опылители и посетители цветков разных половых типов. *P. fruticosa* относится к энтомофилам: его цветки посещаются 52 видами насекомых, принадлежащих к 5 отрядам – перепончатокрылые (15 видов), двукрылые (27 видов), полужесткокрылые (2 вида), жесткокрылые (6 видов) и сетчатокрылые (2 вида). 39 видов отнесены к опылителям, 13 видов – к насекомым-посетителям. Среди группы опылителей выделено 10 видов главных опылителей и 29 видов второстепенных. Насекомые-опылители посещают цветки *P. fruticosa* все светлое время суток, начиная с 7–8 и до 19–20 часов. Ночные опылители и посетители цветков нами не обнаружены. Качественных различий в составе насекомых-опылителей и посетителей цветков разных половых типов не выявлено. Однако, пестичные цветки *P. fruticosa* посещает меньшее число насекомых. Объясняется это тем, что пестичные цветки не образуют пыльцу, которой питаются насекомые. Приспособлениями к ксеногамному опылению насекомыми у *P. fruticosa* являются желтая окраска лепестков, делающая их хорошо заметными даже под пологом леса, триэция, одновременное зацветание цветков у особей разных половых форм, чем достигается совпадение активной фазы пыления тычиночными и обоеполюхими цветками и восприимчивости рылец к пыльце у пестичных цветков, а также приуроченность выделения нектара в обоеполюх и тычиночных цветках к периоду высыпания пыльцы из пыльников, а у пестичных цветков к периоду, когда рыльца восприимчивы к пыльце. К причинам, снижающим эффективность опыления, относятся метеорологические факторы, прежде всего пониженная температура

воздуха в период цветения, задерживающая прорастание пыльцы и резко снижающая посещение цветков насекомыми.

4.4. Особенности завязывания семян пестичными и обоеполыми цветками. В условиях интродукционного эксперимента показано, что при искусственном опылении (автогамном и гейтоногамном) обоеполые цветки в мономорфных ЦП не образовывали полноценных семян. После опыления гинецей увядал, и завязывание семян не наблюдали. Отмечено образование иногда немногочисленных очень мелких ссохшихся «семян», которые никогда не прорастали. Напротив, обоеполые особи гетероморфных ЦП при автогамии и гейтоногамии завязывали семена и классифицированы как самосовместимые. В последнем случае все опыления были успешными, и формировались полноценные выполненные семена, которые прорастали (22.1%) и давали всходы. Отмечено образование небольшого числа мелких ссохшихся «семян», которые не прорастали.

Обоеполые и женские особи гетероморфных ЦП не образуют семян при опылении их пыльцой растений мономорфных ЦП. Наиболее успешным было ксеногамное опыление в пределах гетероморфных ЦП обоеполых и пестичных цветков пыльцой обоеполых и тычиночных цветков. При этом завязывались полноценные выполненные семена, которые успешно прорастали (30.4–58.9%) и давали всходы. Изредка наблюдали образование немногочисленных мелких ссохшихся «семян», которые не прорастали.

У видов рода *Potentilla* наиболее часто встречающейся формой апомиксиса является псевдогамия (Аскер, 1980; Мандрик, 1990). При псевдогамии завязывание семян может иметь место только при опылении пыльцой других видов (Петров, 1988). Не подтверждено наличие апомиктического способа образования семян обоеполыми и пестичными цветками моно- и гетероморфных ЦП *P. fruticosa*: не отмечено завязывания семян при удалении тычинок у обоеполых цветков и их изоляции цветков, а также при опылении пыльцой *Rosa majalis* Негтм.

4.5. Семенная продуктивность и биологические особенности семян женских и обоеполых особей. Плод *P. fruticosa* – апокарпный полимерный односемянный многоорешек. Семена довольно мелкие – длина семян варьирует от 1.14 до 1.34 мм в мономорфных ЦП и от 1.42 до 1.60 мм у женских особей гетероморфных ЦП. Обоеполые цветки гетероморфных ЦП образуют семена, размеры которых занимают промежуточное положение между указанными выше типами цветков (длина семян варьирует от 1.20 до 1.49 мм). Семена женских особей, как правило, более полновесные и характеризуются лучшей выполненностью. Так, масса 1000 семян у особей мономорфных ЦП варьирует от 130.4 до 201.6 мг, а у женских особей гетероморфных ЦП – от 217.4 до 255.8 мг.

Потенциальная и реальная семенная продуктивность пестичных цветков выше, чем обоеполых. Так, число семязачатков в цветке у женских особей варьи-

рует от 53 до 62, а у особой мономорфных ЦП от 48 до 58. В моно- и гетероморфных ЦП процент семенификации у женских и обоеполюх особей колеблется от 59.1 до 92.1%. Однако, в триэцичных ЦП с доминированием обоеполюх особей отмечаются низкие показатели как реальной, так и потенциальной семенной продуктивности и качества семян. Так, в триэцичных ЦП с преобладанием обоеполюх особей в половом спектре семенификация плодов, полученных из обоеполюх цветков, варьирует от 59.1 до 66.8%, а в других ЦП – от 73.8 до 91.8%. Схожесть семян, соответственно, составила 49.1–52.3% и 63.4–74.3%.

ГЛАВА 5. ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* В АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

5.1. Литературные данные о половой структуре популяций *P. fruticosa* касаются сведений о соотношении мужских и женских особей на севере Европы – Северной Англии, Западной Ирландии, о-вах Балтийского моря. Популяции *P. fruticosa* могут быть диэцичными с преобладанием мужских или женских растений, или мономорфными, состоящими только из обоеполюх растений (Torndblom, 1911; Elkington, Woodell, 1963; Richards, 1975).

5.2. Половая структура ЦП *P. fruticosa* в разных эколого-фитоценологических условиях Алтае-Саянской горной области.

5.2.1. Типы и группы ЦП по половому спектру. ЦП *P. fruticosa* отнесены к двум типам: мономорфные и гетероморфные. Мономорфные ЦП состоят только из особей с обоеполюми цветками. В состав гетероморфных ЦП входят либо только мужские и женские (диэцичные ЦП), либо мужские, женские и обоеполюе особи (триэцичные ЦП). **Мономорфные** ЦП встречаются во всех поясах пяти провинций, но преобладают только в лесостепном поясе Центрального Алтая. **Гетероморфные** ЦП описаны во всех поясах растительности пяти провинций.

Диэцичные ЦП встречаются в лесостепном, лесном и высокогорном поясах в разных растительных сообществах за исключением высокогорий Кузнецкого нагорья. У *P. fruticosa* выделяются две группы диэцичных ЦП: 1. С равным соотношением мужских и женских особей. 2. С преобладанием женских особей (60.2–81.5%). ЦП с преобладанием мужских особей не выявлено.

Триэцичные ЦП встречаются в лесостепном, лесном и высокогорном поясах в разных растительных сообществах за исключением высокогорий Кузнецкого нагорья. Доля женских, мужских и обоеполюх особей в этих ЦП чрезвычайно изменчива. В зависимости от преобладания в половом спектре особей разных половых форм выделено три группы триэцичных ЦП: 1. С преобладанием обоеполюх особей (59.7–90.8%). 2. С равным соотношением обоеполюх и отдельно-

полых особей. 3. С преобладанием раздельнополых особей.

5.2.2. Флюктуации половой структуры ценопопуляций. Исследования в условиях культуры (10 лет) показали, что у *P. fruticosa* не отмечается изменения пола цветков и особей. Соотношение особей разных половых форм в пределах отдельной ЦП не претерпевало заметных изменений во времени (10 лет наблюдений). Половая структура ЦП *P. fruticosa* достаточно стабильна и, следовательно, может служить одним из маркеров, характеризующих данный вид на популяционном уровне.

5.2.3. Распространение ЦП с разным половым спектром в секторах с умеренным и недостаточным увлажнением. В 4-х провинциях (Центральный Алтай, Юго-Восточный Алтай, Западно-Саянская горно-таежная и Убсунурская опустыненно-степная) при увеличении высоты над уровнем моря на поясно-высотном градиенте наблюдается последовательная смена половых форм в ЦП: от доминирования обоеполых особей в низкогорных сообществах к преобладанию женских особей в условиях среднегорий и высокогорий (рис. 4). В провинции Кузнецкого нагорья на поясно-высотном градиенте при увеличении высоты над уровнем моря происходит ослабление половой дифференциации ЦП: доля мономорфных ЦП увеличивается.

5.2.4. Распространение ЦП с разным половым спектром в лесостепном, лесном и высокогорном поясах. В условиях лесостепного пояса Алтае-Саянской горной области доля мономорфных ЦП составляет 65.1% от числа всех изученных. Каждый тип лесостепи (умеренно теплая, умеренно холодная и криофитная) характеризуется своим спектром разнообразия половой структуры ЦП *P. fruticosa* (рис. 4). По мере уменьшения теплообеспеченности горной лесостепи при продвижении на юг Алтае-Саянской горной области наблюдается последовательное увеличение доли гетероморфных ЦП. В наиболее благоприятных условиях горной лесостепи (умеренно теплая) доля мономорфных ЦП *P. fruticosa* максимальная (80.0%), в наиболее дискомфортных условиях (криофитная лесостепь) – минимальная (20.0%).

P. fruticosa очень редко встречается в **лесном поясе** избыточно влажных и влажных регионов Алтае-Саянской горной области. Данный вид в силу своих эколого-биологических особенностей не в состоянии произрастать в составе подлеска темнохвойных лесов (Горчаковский, 1960; Ganchev и др., 1982). Высокотравные луга, широко распространенные в таких районах, также препятствуют расселению и возобновлению *P. fruticosa*, неспособного выдержать высокой конкуренции со стороны других видов. В лесном поясе умеренно влажного региона доля мономорфных ЦП по сравнению с лесостепным поясом уменьшается и составляет в среднем 36.6%. По мере уменьшения количества выпадаемых осадков в пределах лесного пояса провинций Центрального Алтая и Западно-Саянской

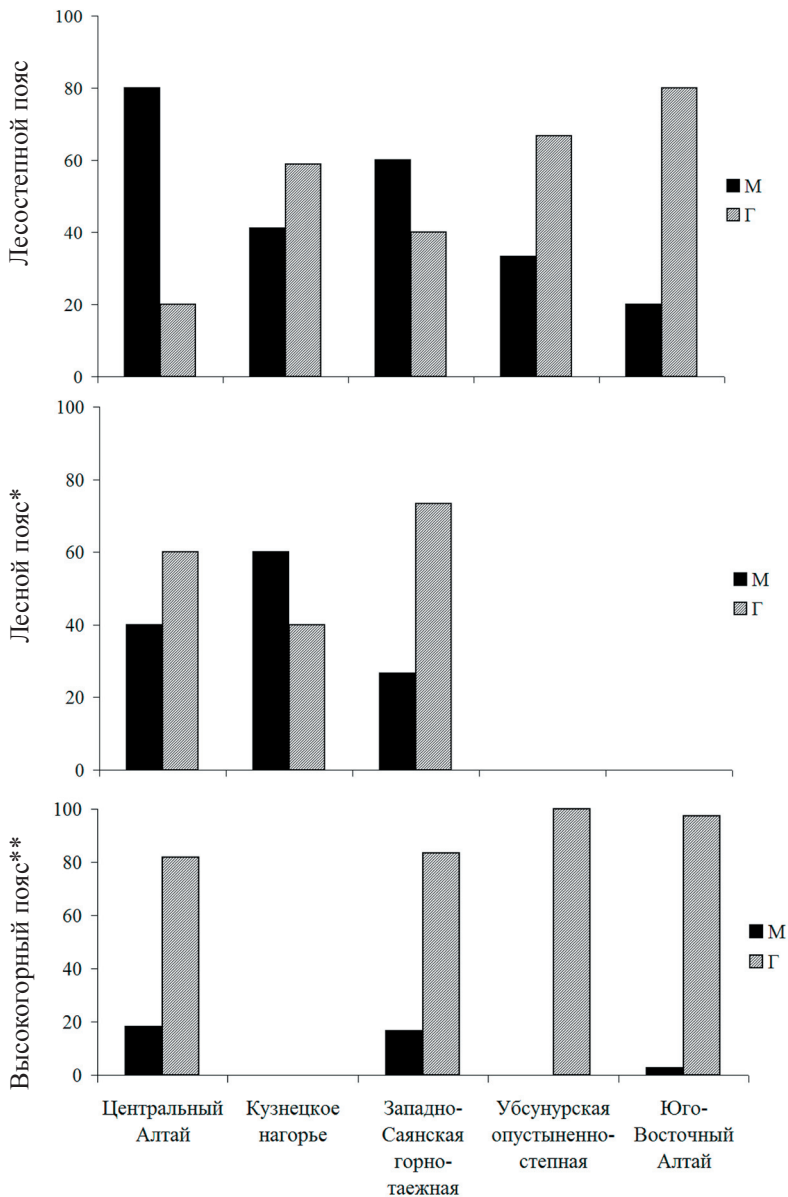


Рис. 4. Поясно-высотное распределение моно- (М) и гетероморфных (Г) ЦП *P. fruticosa* с разным половым спектром в Алтае-Саянской горной области.

По оси X – геоботанические провинции, по оси Y – доля (в %) моно- и гетероморфных ЦП. * – в провинциях Убсунурской опустыненно-степной и Юго-Восточный Алтай отсутствует лесной пояс. ** – в провинции Кузнецкое нагорье *P. fruticosa* не отмечен нами в высокогорном поясе.

горно-таежной отмечается усиление половой дифференциации *P. fruticosa*: увеличивается доля гетероморфных ЦП. Исключение из данной закономерности составляет половая дифференциация *P. fruticosa* в провинции Кузнецкое нагорье: доля мономорфных ЦП в лесном поясе выше (60%), чем в лесостепном (41.2%).

P. fruticosa крайне редко встречается в альпинотипно-луговом типе **высокогорий**. Распространению *P. fruticosa* в районах с таким типом высокогорных сообществ препятствует хорошо развитый подпояс субальпийских лугов и расположенных ниже подпояс темнохвойной тайги и связанных с ним высокотравных лугов. *P. fruticosa* единично отмечается в высокогорном поясе Кузнецкого Алатау (Седельников, 1979). В пределах гольцово-тундрового типа высокогорий (провинции Центрального Алтая и Западно-Саянской горно-таежной) доля мономорфных ЦП *P. fruticosa* примерно одинакова и составляет в среднем 18.7%. По мере снижения влагообеспеченности высокогорий доля мономорфных ЦП *P. fruticosa* уменьшается и в условиях нагорно-степного варианта высокогорного пояса (Юго-Восточный Алтай) встречаются практически только гетероморфные ЦП (рис. 4). Среди гетероморфных преобладают ЦП с доминированием женских особей в половом спектре.

ГЛАВА 6. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ИСТОРИИ РАССЕЛЕНИЯ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA*

6.1. Гипотеза о центре происхождения. В Юго-Западном Китае находится центр современного разнообразия рода *Pentaphylloides* (Камелин, 1969). *P. fruticosa* морфологически и кариологически удивительно разнообразен именно в горных районах Центральной и Юго-Восточной Азии (Elkington, 1969, 1984; Klakenberg, 1983). В азиатской части своего ареала *P. fruticosa* отличается наибольшей высотной амплитудой распространения (от подножия гор до высокогорий включительно) и наибольшим размахом приспособленности к разным условиям среды (Горчаковский, 1960, 1963). По представлениям Т. Т. Elkington (1969), именно в горных районах Центральной и Юго-Восточной Азии *P. fruticosa* сформировался как вид, а затем стал расселяться в разных направлениях. В этом регионе первичные популяции *P. fruticosa*, вероятнее всего, возникли в конце миоцена – начале плиоцена (Kalkman, 1988; Камелин, 2006а).

6.2. Формирование современного ареала *P. fruticosa* и распространение разных половых типов его ценопопуляций. На основе анализа изменений палеогеографических и экологических условий в Северной Евразии выделено 3 этапа эволюции *P. fruticosa*. 1. **Позднетретичный** – *P. fruticosa* произрастал в составе подлеска лиственных лесов, эволюционируя в направлении криофитности и психрофитности при похолодании климата. 2. **Плейстоценовый**

– *P. fruticosa* в межледниковые эпохи заселял обнаженные моренные и флювиогляциальные отложения, эволюционируя в направлении дальнейшей морозо- и засухоустойчивости. 3. **Голоценовый** – за счет широкого распространения лесных и кустарниковых фитоценозов *P. fruticosa* исчез на большей части своего первоначального ареала, сохранившись в местах, где конкуренция других видов ослаблена.

Разный характер оледенения территории Алтае-Саянской горной области обусловил специфические особенности втягивания перигляциального комплекса видов, в частности, и *P. fruticosa*, в горы при отступлении ледников. В Кузнецком нагорье в связи со слабым оледенением обнаженного субстрата было недостаточно для широкого распространения *P. fruticosa*. Именно с этим мы связываем небольшое число мест произрастания этого вида в высокогорном поясе Кузнецкого нагорья и отсутствие закономерной смены мономорфных ценопопуляций на гетероморфные при увеличении высоты над уровнем моря. Напротив, на Алтае и в горах Тувы наблюдалось более интенсивное оледенение, и при отступлении ледников шло активное заселение освобождающихся мест перигляциальным комплексом видов и *P. fruticosa*, в частности. На наш взгляд с этим связано широкое распространение *P. fruticosa* особенно на южных макросклонах Юго-Восточного Алтая и преобладание гетероморфных ЦП, наиболее адаптированных к условиям высокогорий.

ВЫВОДЫ

1. Разработан методологический подход к анализу полового полиморфизма семенных растений, основанный на изучении структуры изменчивости организменных и популяционных параметров вида в изучаемом регионе и сопоставлении этой изменчивости с ландшафтно-географической структурой этого региона. Данный подход может быть применен при исследовании видов семенных растений с половой дифференциацией.

2. Половой полиморфизм *Pentaphylloides fruticosa* проявляется в наличии тычиночных, пестичных и обоеполых цветков, мужских, женских и обоеполых особей, моно- и гетероморфных ценопопуляций. Половой полиморфизм *P. fruticosa* усиливается с уменьшением тепло- и влагообеспеченности в пределах каждого пояса растительности, что отчетливо проявляется в Алтае-Саянской горной области.

3. Морфологические признаки цветка *P. fruticosa* характеризуются низкой степенью вариабельности, стабильностью и не обнаруживают клинальной географической изменчивости. Внутривидовая изменчивость размерных признаков цветка *P. fruticosa* обусловлена различиями побегов в кроне, особями в ценопопу-

ляции и разными ценопопуляциями в пределах одной провинции. Изменчивость частей цветка *P. fruticosa* зависит от их функциональной роли в обеспечении семенного возобновления. Наблюдается уменьшение степени внутривидовой изменчивости размерных признаков цветка в ряду: чашечка, венчик, андроцей, гинецей, семена, пыльца. Каждая половая форма *P. fruticosa* отличается специфическим характером соотношения амплитуд разных форм изменчивости признаков цветка.

4. Коррелятивные связи между признаками цветка *P. fruticosa* относятся к морфогенетическим корреляциям и отражают морфогенетическую программу развития органов цветка у этого вида. У каждого типа цветка на эндогенном, внутри- и межпопуляционном уровнях структура связей между морфологическими признаками сходна и не зависит от эколого-географических условий. При переходе с эндогенного уровня на межпопуляционный скоррелированность признаков цветка в мономорфных ценопопуляциях снижается, в гетероморфных – увеличивается. Специфика корреляционной структуры признаков цветка разных половых форм обусловлена процессами редукции андроеца и гинецея и аллометрическим ростом частей цветка, которые изменяют программу их морфогенетического развития.

5. На органном уровне у *P. fruticosa* адаптивную роль играют появление трех типов цветков, жесткая детерминация морфогенеза цветков разных половых типов, высокая стабильность и независимость признаков цветка от влияния эколого-географических факторов, что способствует успешному семенному возобновлению этого вида.

6. Успешная реализация потенциальных возможностей семенной продуктивности у этого вида в условиях интродукционного эксперимента обеспечивается большой продолжительностью цветения каждой половой формы (май–сентябрь), синхронным суточным ритмом цветения разных половых форм, высокой степенью фертильности пыльцы (56.5–96.5%), широким кругом (52 вида) насекомых, активно посещающих с одинаковой вероятностью все типы цветков.

7. У *P. fruticosa* отсутствует апомиктический способ формирования семян. Для *P. fruticosa* характерна высокая степень завязываемости семян (59.1–92.1%) обоими и женскими особями при ксеногамном опылении. Только обоеполые цветки гетероморфных ценопопуляций образуют семена за счет автогамии. Лабильность полового состояния ценопопуляций и возможность совмещения обоими особями триэичных ценопопуляций ксеногамии и идиогамии определяют устойчивое семенное возобновление *P. fruticosa* и способствуют самоподдержанию его ценопопуляций особенно в неблагоприятных условиях окружающей среды.

8. Образование на особи одного типа цветка и отсутствие смены пола цвет-

ков в онтогенезе особи относятся к адаптациям на организменном уровне у *P. fruticosa*, обеспечивающим ксеногамиию. Соотношение половых форм в ценопопуляциях *P. fruticosa* не претерпевает заметных изменений во времени, что в совокупности с разнообразием вариантов полового спектра ценопопуляций в разных эколого-географических условиях показывает несомненное адаптивное значение этого признака для выживания и сохранения вида.

9. Адаптивное значение полового полиморфизма в разных условиях произрастания у *P. fruticosa* на популяционном уровне выражается в пластичности соотношения моно- и гетероморфных ценопопуляций, варьировании частот разных половых форм в гетероморфных ценопопуляциях на базе консерватизма и константности признаков генеративной сферы на органном и организменном уровнях.

10. В Алтае-Саянской горной области половая дифференциация *P. fruticosa* усиливается на поясно-высотном градиенте и в направлении с севера на юг: от преобладания обоеполых особей в низкогорных сообществах к преобладанию женских особей в условиях среднегорий и высокогорий. Исключение составляет провинция Кузнецкое нагорье, в которой на поясно-высотном градиенте не наблюдается закономерной смены мономорфных ценопопуляций на гетероморфные при увеличении высоты над уровнем моря, что связано с особенностями истории формирования растительности.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах, рекомендуемых ВАК РФ

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в естественных условиях Горного Алтая // Бот. журн. 2002. Т. 87, № 9. С. 92–98.

Годин В. Н. Антэкологические особенности половых форм *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, выращиваемого в Новосибирске // Раст. ресурсы. 2003. Вып. 4. С. 68–76.

Годин В. Н. Морфология цветков *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 3. С. 123–130.

Годин В. Н. Биологические особенности пыльцы *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией в условиях культуры // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 4. С. 631–638.

Годин В. Н. Корреляционные связи признаков цветков *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) // Успехи соврем. биол. 2004. Т. 124, № 5. С. 457–460.

Годин В. Н. Структура и изменчивость системы связей морфологических признаков цветков *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в различных условиях Горного Алтая // Сиб. экол. журн. 2004. № 6. С. 885–892.

Годин В. Н. Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* в Центральном и Юго-Восточном Алтае. 1. Мономорфные ценопопуляции // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 4. С. 563–575.

Годин В. Н. Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* в Центральном и Юго-Восточном Алтае. 2. Гетероморфные ценопопуляции // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 5. С. 655–668.

Годин В. Н. Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* в Центральном и Юго-Восточном Алтае. 3. Сравнительный анализ мономорфных и гетероморфных ценопопуляций // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 6. С. 865–874.

Годин В. Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Potentilla fruticosa* (*Rosaceae*) в Алтае-Саянской горной области // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 9. С. 1423–1444.

Статьи в других журналах

Годин В. Н., Рябикова Т. П. Видовой состав опылителей и посетителей *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz (*Rosaceae*) в условиях интродукционного эксперимента // Сиб. бот. вест.: электр. журн. 2007. Т. 2, Вып. 1. С. 85–90. (<http://journal.csbg.ru/>).

Годин В. Н. Изменчивость морфологических признаков пыльцевых зерен и фертильности пыльцы в ценопопуляциях *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в Алтае-Саянской горной области // Растительный мир Азиатской России. 2008. № 2. С. 47–53.

Материалы конференций

Годин В. Н. Морфологический полиморфизм цветков *Potentilla fruticosa* L. // International meeting of young scientists in horticulture. Lednice, 1999. P. 306–310.

Годин В. Н. Морфологическая эволюция цветков *Potentilla fruticosa* в связи с триэцией // Матер. X моск. совещ. по филогении растений. М., 2000. С. 58–60.

Godin V. N., Schkel N. M. Sexual differentiation of *Potentilla fruticosa* L. in the conditions of the mountaineous Altai // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk, 2000. Vol. 2. P. 76–78.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Potentilla fruticosa* // Онтогенез и популяция: Матер. III Всеросс. семинара. Йошкар-Ола, 2001. С. 70–72.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в Юго-Западном Алтае // Популяция, сообщество, эволюция: V Всеросс. популяционный семинар. Казань, 2001. Ч. 1. С. 21–23.

Годин В. Н. Морфология цветков трех видов рода *Pentaphylloides* (*Rosaceae*) // Труды II Межд. конф. по анатомии и морфологии. СПб., 2002. С. 136–137.

Годин В. Н. Популяционное разнообразие половой структуры *Pentaphylloides fruticosa* в условиях Горного Алтая // Сохранение и устойчивое исполь-

зование растительных ресурсов: Матер. Межд. симпозиума. Бишкек, 2003. С. 77–81.

Годин В. Н. Антэкологические особенности *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в связи с половой дифференциацией в условиях интродукционного эксперимента // Ботанические исследования в Азиатской России: Матер. XI съезда Рус. ботан. о-ва. Барнаул, 2003. Т. 3. С. 159–160.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в Горном Алтае и Республике Тыва // Матер. IV конф. молодых ученых, посвящ. памяти М. А. Лаврентьева. Новосибирск, 2004. С. 79–82.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* в условиях Горного Алтая и Республики Тыва // Методы популяционной биологии: VII Всеросс. популяц. семинар. Сыктывкар, 2004. С. 41–45.

Годин В. Н. Структура изменчивости пыльцы мономорфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz Центрального и Юго-Восточного Алтая // Популяции в пространстве и во времени: Сб. матер. VIII Всеросс. популяц. семинара. Н. Новгород, 2005. С. 64–67.

Годин В. Н. Новый подход в изучении пола у цветковых растений // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: Матер. Всеросс. конф., посвящ. 60-летию ЦСБС. Новосибирск, 2006. С. 77–79.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в лесостепном поясе Алтае-Саянской горной области // Особь и популяция – стратегии жизни: Матер. докл. IX Всеросс. популяционного семинара. Уфа, 2006. Ч. 2. С. 88–93.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в разных вариантах высотной поясности Алтае-Саянской горной области // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. VI Межд. научно-практ. конф. Барнаул, 2007. С. 129–130.

Подписано в печать 11.09.09. Формат 60x84^{1/32}.
Объем 2.0 п.л. Тираж 100 экз. Заказ № 10.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН.
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101