

СООБЩЕНИЯ

АНДРОДИЭЦИЯ У *RANUNCULUS FICARIA* SSP. *FICARIA*
(*RANUNCULACEAE*)

© 2024 г. В. Н. Годин

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия
*e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 01.12.2023 г.
Получена после доработки 12.12.2023 г.
Принята к публикации 21.12.2023 г.

Впервые детально изучена андродиэция у кистекорневого травянистого эфемероидного поликарпического растения *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в Московской области в течение 2019–2023 гг. Установлено, что у этого подвида образуется два типа цветков: обоеполые и тычиночные (сохраняются остатки плодolistиков с редуцированными нефункционирующими рыльцами). Обоеполые цветки и их части всегда крупнее, чем у тычиночных цветков. Популяции состоят из трех типов особей: с исключительно обоеполыми цветками, с обоеполыми и тычиночными цветками и только с тычиночными цветками. Синфлоресценция *R. ficaria* ssp. *ficaria* представляет закрытый тирс, субъединицами которого являются дихазии. У андромоноэичных особей обоеполые цветки располагаются на верхушке оси тирса и занимают терминальное положение в дихазиях паракладиев, а тычиночные цветки формируются исключительно на боковых осях дихазиев. В половом спектре изученных пяти ценопопуляций преобладают особи с обоеполыми цветками (от 86.3 до 93.7%). За пятилетний период наблюдений особи разных половых форм не меняли пол цветков, а половая структура ценопопуляций оставалась стабильной без резких флуктуаций.

Ключевые слова: *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria*, *Ranunculaceae*, андродиэция, андромоноэция, половая структура популяций

DOI: 10.31857/S0006813624020058, EDN: RLEUNB

Ranunculus ficaria L. s.l. (*Ficaria verna* Huds.) – кистекорневое травянистое эфемероидное поликарпическое растение, геофит, гигромезофит (Metcalfе, 1938; Barykina, 1995). Ареал вида охватывает почти всю территорию Европы, кроме Крайнего Севера, Северный Кавказ и Западное Закавказье, Южный Урал, Казахстан, Северную Африку, занесен или интродуцирован в Исландию и Северную Америку (Ovchinnikov, 1937; Benson, 1948; Tzvelev, 2001; Nesom, 2008). Часто встречается в лиственных лесах на участках с разреженным травяным покровом: приствольные круги деревьев, сырые лесные тропинки, крутые склоны оврагов, берега, иногда русла лесных ручьев, прогалины (Taylor, Markham, 1978). В широколиственных лесах европейской части России этот вид входит в состав следующих ассоциаций:

Carpineto-Nemoretum ucrainicum s.l. (*Carpineto-Nemoretum polessicum*), *Mixto-Nemoretum tanaiticum* s.l., *Tilieto-Nemoretum Okense* (Клеоров, 1990). Вопрос о систематическом положении рода *Ficaria* Guett. до сих пор остается спорным: некоторые авторы признают его родовую самостоятельность, другие придерживаются противоположной точки зрения и рассматривают этот таксон в составе рода *Ranunculus* L. (Tzvelev, 2001; Nikel et al., 2020). Недостаточно ясна систематическая структура вида *Ranunculus ficaria* s.l. Одни исследователи (Sell, 1994; Tzvelev, 2001) выделяют в нем пять подвигов, которые признаются в настоящее время (<https://powo.science.kew.org/>). Однако более детальное изучение выявляет наличие как минимум восьми разных подвигов в его составе (Zonneveld, 2015). Такая неоднозначность в понимании объема

таксонов привела к довольно противоречивым сведениям по целому ряду таких особенностей, как способность формировать почко-корневые клубни в пазухах листьев, завязывать полноценные семена, а также размеру цветков, структуре полурозеточного генеративного побега, уровню плоидности и др. (Metcalfе, 1938, 1939; Taylor, Markham, 1978; Sell, 1994; Barykina, 1995; Popelka et al., 2019). Уже давно *R. ficaria* привлекал исследователей как ранневесеннее эфемероидное растение (Goryshina, 1973), характеризующееся высокой степенью варьирования мерности частей цветка. Ряд авторов пытались найти зависимость между взаимным изменением числа элементов чашечки, венчика, андрогнея и гинецея и факторами окружающей среды (Ludwig, 1901; Weldon, 1901; Lee, 1902; Macdonell, 1903; Harris, 1918; Salisbury, 1919; Markov, 1929).

В гораздо меньшей степени исследователи уделяли внимание половой дифференциации цветков и особей *R. ficaria* s.l. Тем не менее у этого вида к настоящему времени выявлены следующие варианты половых форм: гиномоноэция и гинодиэция (Delpino, 1897; Knuth, 1898; Andreas, 1954), гиномоноэция и триэция (Marsden-Jones, 1935), андродиэция (Marsden-Jones, Turrill, 1952). В литературе приведены сведения об особенностях строения обоеполых и однополых цветков *R. ficaria*. Показано, что обоеполые цветки имеют более крупный околоцветник ярко желтой окраски, тогда как пестичные цветки обладают более мелкими и тусклыми лепестками (Delpino, 1897; Knuth, 1898; Andreas, 1954). Пестичные цветки образуются на тех же особях, что и обоеполые цветки (гиномоноэция) или на отдельных растениях (гинодиэция). Тычиночные цветки также довольно крупные, имеют лепестковидные чашелистики, их нектарные ямки неразвиты, плодолистники меньших размеров или полностью отсутствуют (Marsden-Jones, Turrill, 1952; Taylor, Markham, 1978). Кроме того, изредка встречаются так называемые “переходные” цветки, одни из которых сочетают признаки обоеполых и пестичных цветков, а другие — обоеполых и тычиночных цветков. К сожалению, авторы не дают точной количественной представленности цветков или особей с однополыми цветками, отмечая, что такие варианты встречаются редко (Delpino, 1897; Marsden-Jones, Turrill, 1952; Andreas, 1954). К тому же иногда довольно

сложно понять из работ процитированных авторов, о каком подвиде (или подвидах) идет речь при выявлении у них однополых цветков. Дело в том, что на территории Англии и Италии, где в основном проводились исследования по половой дифференциации, встречаются одновременно четыре подвида, признаваемые в настоящее время: *Ranunculus ficaria* ssp. *chrysocephalus* P. D. Sell, *R. ficaria* ssp. *fertilis* A. R. Clapham ex Laegaard, *R. ficaria* ssp. *ficaria* и *R. ficaria* ssp. *ficariiformis* Rouy et Foucaud (Sell, 1994). В связи с этим цель данной работы — выявление половой экспрессии *Ranunculus ficaria* в Московской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. В Московской обл. встречаются два подвида — *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* и *Ranunculus ficaria* ssp. *calthifolius* (Rchb.) Arcang. — четко различающиеся морфологически и экологически (Sell, 1994; Tzvelev, 2001). В данной работе речь пойдет о *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* — более широко распространенном подвиде, который, согласно данным литературы (Barykina, 1995), образует надземные почко-корневые клубни и редко завязывает семена.

Места сбора. Половая дифференциация *R. ficaria* ssp. *ficaria* изучена в пяти ценопопуляциях (ЦП) в 2019–2023 гг.

ЦП 1. Московская обл. (МО), Истринский р-н, окр. с. Павловская Слобода, 55°47'59.6"N 37°04'22.0"E. Сосно-ельник волосистоосоково-кисличный. Общее проективное покрытие (ОПП) — 80%, проективное покрытие вида (ППВ) — 0.5%. Доминанты: *Picea abies* (L.) H. Karst., *Pinus sylvestris* L., *Oxalis acetosella* L., *Carex pilosa* Scop., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Asarum europaeum* L.

ЦП 2. МО, Одинцовский р-н, окр. д. Подушкино, 55°42'36.6"N 37°15'12.8"E. Липо-дубняк папоротниково-волосистоосоковый. ОПП — 85%, ППВ — 1%. Доминанты: *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth, *Lamium galeobdolon* (L.) L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub, *Carex pilosa*, *Pulmonaria obscura* Dumort., *Galium mollugo* L.

ЦП 3. МО, Красногорский р-н, окр. г. Красногорск, 55°49'29.3"N 37°17'17.8"E. Кленовник

снитевый. ОПП — 70%, ППВ — 5%. Доминанты: *Acer platanoides* L., *Aegopodium podagraria* L., *Anemonoides ranunculoides*, *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Adoxa moschatellina* L., *R. ficaria* ssp. *ficaria*.

ЦП 4. МО, Подольский р-н, окр. г. Подольск, 55°24'48.3"N 37°31'05.6"E. Клено-липо-дубняк волосистоосоково-снитевый. ОПП — 90%, ППВ — 3%. Доминанты: *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Alnus incana* (L.) Moench, *Aegopodium podagraria*, *Anemonoides ranunculoides*, *Carex pilosa*, *Rabelera holostea* (L.) M. T. Sharples et E. A. Tripp, *Athyrium filix-femina*, *Lamium galeobdolon*, *Ranunculus cassubicus* L., *Geranium sylvaticum* L.

ЦП 5. МО, Пушкинский р-н, окр. д. Алешино, 56°07'57.6"N 37°45'24.4"E. Липняк кустарниково-пролесниково-снитевый. ОПП — 90%, ППВ — 5%. Доминанты: *Tilia cordata*, *Picea abies*, *Quercus robur*, *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis* L., *Milium effusum* L., *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus cassubicus*, *Carex pilosa*, *Equisetum sylvaticum* L., *Lamium galeobdolon*, *R. ficaria* ssp. *ficaria*.

Методика сбора и обработки материала. Каждый год в ЦП регулярным способом на трансекте закладывались учетные площадки размером 1.0×1.0 м. Общая площадь трансекты составляла 10 м². В каждой ЦП изучено от 200 до 500 особей средневозрастного генеративного онтогенетического состояния. В качестве счетных единиц использованы особи. На трансекте у всех особей *R. ficaria* ssp. *ficaria* каждые 3–5 дней в течение всего периода цветения анализировали половой статус раскрывающихся цветков.

Изучены морфологические параметры 30 обоеполюх и тычиночных цветков, собранных с 30 разных особей. С одного растения зафиксировано по 1–2 цветка. Морфология цветков описана согласно “Atlas...” (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L.P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветков измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40. Произведены измерения частей цветка, характеризующих чашечку, венчик, андроцей и гинецей.

Определение фертильности пыльцы проведено методом микроскопирования в ацетокармине. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все пыльники из каждого цветка.

Препарат изучен под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16 × 10. Подсчет пылевых зерен проведен в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пылевых зерен. Всего изучена пыльца 100 обоеполюх и 100 тычиночных цветков у 20-ти разных особей. С помощью окуляр-микрометра (увеличение 16 × 40) на тех же препаратах проводили измерения пылевых зерен. Изучена пыльца по трем признакам: экваториальный диаметр и полярная ось пылевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %. Степень рецептивности рылец проверяли по методике Робинсона (Robinson, 1924), когда поверхность зрелых, готовых воспринимать пыльцу рылец окрашивается слабым раствором перманганата калия в коричневый или бурый цвет, а не созревших — не окрашивается. Соотношение числа пылевых зерен и семязачатков в обоеполюх цветках определено согласно методике R.W. Cruden (1977).

Для выявления флюктуаций половой структуры в двух ЦП (№ 1, 3) проведен анализ полового спектра в течение пяти лет. Кроме того, поставлен опыт по выявлению возможности смены половой дифференциации цветков у особей разных половых форм. Для этого в ЦП 1 в 2019 г. этикетированы по пять особей разных половых форм и в дальнейшем каждый год проанализирован их тип цветков.

Статистическая обработка. Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены пределы его варьирования (min–max), среднее значение (M) и его ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t-критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

Оценка частот половых фенотипов проведена с учетом рекомендаций R.R. Sokal и F.J. Rohlf (2012). Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот половых фенотипов в ЦП использован критерий Г. Величина G распределена как хи-квадрат, а число степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k - 1) \times (m - 1)$, где k — число сравниваемых

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполых и тычиночных цветков *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в Московской областиTable 1. Values of morphological features of perfect and staminate flowers of *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* in Moscow Region

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
Диаметр чашечки, мм Calyx diameter, mm	p m	12.0–16.0 8.5–9.5	14.0 ± 0.22 9.0 ± 0.13	0.000
Число чашелистиков, шт. Number of sepals, pc.	p m	3–4 3–4	3.0 ± 0.08 3.0 ± 0.15	-
Длина чашелистика, мм Sepal length, mm	p m	5.0–8.0 4.0–4.4	6.1 ± 0.14 4.3 ± 0.05	0.000
Ширина чашелистика, мм Sepal width, mm	p m	4.3–6.0 4.3–4.5	5.1 ± 0.10 4.4 ± 0.03	0.000
Диаметр венчика, мм Corolla diameter, mm	p m	23.0–28.0 19.0–20.0	25.0 ± 0.23 19.5 ± 0.13	0.000
Число лепестков, шт. Number of petals, pc.	p m	8–10 8–9	8.5 ± 0.14 8.0 ± 0.15	0.017
Длина лепестка, мм Petal length, mm	p m	11.0–15.0 6.5–7.5	11.5 ± 0.22 7.0 ± 0.13	0.000
Ширина лепестка, мм Petal width, mm	p m	4.6–5.6 4.3–4.6	4.9 ± 0.05 4.5 ± 0.04	0.000
Число тычинок, шт. Number of stamens, pc.	p m	20–40 23–27	28.0 ± 1.09 25.0 ± 0.53	0.015
Длина тычиночной нити, мм Filament length, mm	p m	1.9–2.5 1.0–1.3	2.0 ± 0.04 1.2 ± 0.03	0.000
Длина пыльника, мм Anther length, mm	p m	2.3–3.0 2.2–2.4	2.6 ± 0.04 2.3 ± 0.03	0.000
Ширина пыльника, мм Anther width, mm	p m	0.95–1.55 0.85–1.00	1.23 ± 0.03 0.90 ± 0.02	0.000
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, µm	p m	32.5–36.3 30.0–35.0	34.6 ± 0.3 33.5 ± 0.6	0.106
Полярная ось пыльцевых зерен, мкм Polar axis of pollen grains, µm	p m	32.0–35.0 30.0–34.5	33.2 ± 0.2 32.8 ± 0.5	0.461
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	p m	95.2–98.7 75.2–80.4	97.5 ± 1.0 78.7 ± 1.2	0.000
Число плодолистиков, шт. Number of carpels, pc.	p m	10–32 22–25	15.5 ± 1.19 22.0 ± 0.46	0.000
Длина завязи, мм Ovary length, mm	p m	1.5–2.0 0.7–0.8	1.75 ± 0.03 0.75 ± 0.01	0.000
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	p m	0.9–1.4 0.3–0.4	0.98 ± 0.02 0.40 ± 0.01	0.000
Длина рыльца, мм Stigma length, mm	p	0.50–0.65	0.58 ± 0.01	-
Ширина рыльца, мм Stigma width, mm	p	0.25–0.40	0.30 ± 0.01	-

Примечание. Минимальное (Min) и максимальное (Max) значение признака, M – среднее арифметическое значение признака, m – его ошибка, P – достоверность различий, полужирным шрифтом выделены достоверные отличия, p – обоеполые и m – тычиночные цветки.

Note. Min–max – minimum and maximum values of feature; M – mean value; m – mean error, P – significance of differences, distinct differences are shown in **bold**, p – perfect and m – staminate flowers.

ЦП; m — число фенотипов. Результаты вычислений представлены в табл. 2 и 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение половой дифференциации *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в Московской области показало, что этот вид образует два типа цветков: обоеполые и тычиночные.

Обоеполые цветки. Цветки гемициклические, с двойным околоцветником, гетеромерные: тримерные в чашечке, полимерные в венчике, андроцей и гинецей.

Цветоложе сильно выпуклое, коническое, голое. Чашечка из 3 (реже 4) свободных чашелистиков, прижатых к венчику, бледно-зеленых, иногда с беловатым участком на верхушке или по краю, тонко пленчатых, яйцевидных или яйцевидно-ланцетных, вогнутых, на верхушке тупых, голых, гладких, опадающих (вскоре после раскрытия цветка). Венчик образован 8–10 лепестками. Они яркие, от бледных до золотисто-желтых, очень редко оранжевые, глянцевые внутри, матовые снаружи, иногда с пурпурным или зеленоватым оттенком, выцветающие до белых, удлинненно-эллиптические или продолговато-обратнояйцевидные,

цельные, горизонтальные, тупые на верхушке, постепенно суженные к основанию, голые и гладкие. В основании лепестков находятся нектарные ямки, каждая из которых прикрыта чешуйкой. Над ямкой расположено пятно — указатель нектара. Почкосложение элементов чашечки и венчика можно интерпретировать как полуприкрывающее с учетом их непентамерного строения. Один наружный чашелистик свободный, у второго прикрыт один край, у третьего прикрыты оба края. При самом распространенном варианте — октомерном венчике — три наружных лепестка свободные, у двух прикрыт один край, у трех — прикрыты оба края.

Андроцей полимерный, число тычинок варьирует от 20 до 40. Тычинки свободные, расположены по спирали, прикреплены основанием к цветоложу, дуговидно изогнуты к вертикальной оси цветка, почти равные (наружные немного длиннее внутренних), короче венчика, все фертильные. Пыльники 4-гнездные, продолговатые, желтые, сидячие, неподвижные, верхушечные, равные у всех тычинок, вскрываются экстрорзно продольной щелью. Тычиночные нити незначительно кверху утолщающиеся, длинные, тонкие. Связники слегка расширены в основании. Пыльцевые зерна 3-бороздные, 2-клеточные, одиночные, сфероидальные, в очертании с полюса округлые, с экватора — округлые или эллипсоидальные, желтые, образуются в большом числе. В обоеполых цветках соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков варьировало от 3653 до 10646, следовательно, согласно классификации Cruden (1977), *R. ficaria* ssp. *ficaria* относится к ксеногамным видам.

Гинецей полимерный, апокарпный. Плодолистики расположены по спирали, в головке, мелкие с очень коротким, почти прямым, тупым, сдвинутым носиком (стилодий). Завязи в очертании овальные или неравнобоко-обратнояйцевидные, сплюснутые с боков, покрыты редкими волосками. Рыльца верхушечные, простые, слегка выпуклые, низбегающие по брюшному шву, при созревании покрыты сопочками, имеющими маслянистый блеск. Созревшие рыльца окрашиваются слабым раствором перманганата калия в коричневый цвет.

Таблица 2. Половой спектр ценопопуляций *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в Московской области

Table 2. Sex ratio in populations of *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* in Moscow region

№ ЦП Num- ber of popu- lations	Число особей, экз. Num- ber of indi- viduals	Соотношение особей (в %) с Sex ratio of plants with, %		
		обое- полыми цветками perfect flowers	обоеполыми и тычино- чными цветками perfect and staminate flowers	тычино- чными цветками staminate flowers
1	500	92.0 ± 1.2	6.2 ± 1.1	1.8 ± 0.6
2	296	87.8 ± 1.9	10.2 ± 1.8	2.0 ± 0.8
3	360	93.0 ± 1.3	5.3 ± 1.2	1.7 ± 0.7
4	320	93.7 ± 1.4	4.7 ± 1.2	1.6 ± 0.7
5	278	86.3 ± 2.1	11.5 ± 1.9	2.2 ± 0.8

Примечание. Участие половых форм представлено в виде $M \pm m$, где M — среднее арифметическое значение признака; m — ошибка.

Note. M — mean value; m — mean error.

Таблица 3. Половая структура ценопопуляций *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в разные годы исследования

Table 3. Sex ratio in populations of *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* in different years

Год Year	Число особей Number of plants	Соотношение особей с, % Sex ratio of plants (%) with:			G	p
		обоеполыми цветками perfect flowers	обоеполыми и тычиночными цветками perfect and stami- nate flowers	тычиночными цветками staminate flowers		
ЦП 1 / Population 1						
2019	500	92.0 ± 1.2	6.2 ± 1.1	1.8 ± 0.6	0.796	0.672
2020	506	92.5 ± 1.2	5.9 ± 1.1	1.6 ± 0.6		
2021	502	91.6 ± 1.2	6.4 ± 1.1	2.0 ± 0.6		
2022	499	92.6 ± 1.2	5.8 ± 1.0	1.6 ± 0.6		
2023	497	92.6 ± 1.2	6.0 ± 1.1	1.4 ± 0.5		
ЦП 3 / Population 3						
2019	360	93.0 ± 1.3	5.3 ± 1.2	1.7 ± 0.7	3.826	0.148
2020	355	92.9 ± 1.4	5.6 ± 1.2	1.4 ± 0.6		
2021	364	93.4 ± 1.3	5.2 ± 1.2	1.4 ± 0.6		
2022	357	93.8 ± 1.3	5.1 ± 1.2	1.1 ± 0.6		
2023	342	93.6 ± 1.3	5.0 ± 1.2	1.4 ± 0.6		

Примечание. Участие половых форм представлено в виде $M \pm m$, где M – среднее арифметическое значение признака, m – ошибка; G – коэффициент достоверности различий соотношения половых форм; P – достоверность различий.

Note. Shares of sexual forms are presented as $M \pm m$, with M – mean value, m – mean error, G – G-test, P – significance of differences.

Тычиночные цветки. Различий в строении околоцветника и андроеца между обоеполыми и тычиночными цветками не выявлено. В тычиночных цветках наблюдается сильная степень редукции гинецея: плодолистки мелкие, рыльца практически не выражены. Реакция со слабым раствором перманганата калия не наблюдается. Фертильность пыльцы в тычиночных цветках достоверно ниже, чем в обоеполых (табл. 1).

Размерные различия обоеполых и тычиночных цветков. Тычиночные цветки по размерам многих исследованных признаков статистически меньше, чем аналогичные параметры обоеполых цветков (табл. 1). Исключение составляют только четыре признака – число плодолистиков, которых было достоверно больше у тычиночных цветков, число чашелистиков, экваториальный диаметр и полярная ось пыльников, по которым оба типа цветков статистически не различались.

Изредка встречались “переходные” цветки, частично совмещающие в себе признаки обоеполых и тычиночных цветков. Отмечались такие цветки преимущественно во второй половине цветения *R. ficaria* ssp. *ficaria*. Визуально они были достаточно легко заметны из-за нескольких (1–3) укороченных лепестков. При этом, более короткие лепестки всегда располагались рядом друг с другом. Изучение таких цветков показало, что элементы андроеца и гинецея, максимально близко расположенные к более коротким лепесткам, имели также черты редукции. Это выражалось в сокращении длины тычиночных нитей и уменьшении размеров завязей и рылец. Реакция со слабым раствором перманганата калия таких редуцированных рылец не наблюдалась. Таким образом, это были обоеполые цветки с функционирующими андроецем и гинецеем, у которых небольшая часть плодолистиков подверглась редукции.

Распределение разных типов цветков на особях. Анализ размещения двух типов цветков в пределах особей *R. ficaria* ssp. *ficaria* показал следующее. Изученные пять ЦП включали три варианта особей: 1) с исключительно обоеполыми цветками; 2) с обоеполыми и тычиночными цветками; 3) только с тычиночными цветками. Таким образом, с функциональной точки зрения в состав ценопопуляций этого подвида входят три типа особей: гермафродитные (вариант 1), андромоноэичные (вариант 2) и мужские (вариант 3). Следовательно, *R. ficaria* ssp. *ficaria* относится к андродиэичным видам, у которых андродиэия сопровождается андромоноэией.

Синфлоресценции. W. Troll (1969) синфлоресценции представителей *Ranunculus* отнес к монотелическим тирсам с разнообразными переходами и формированием в результате одноцветковых соцветий. Синфлоресценции *R. ficaria* ssp. *ficaria* представляют собой варианты закрытого тирса, субъединицы которого — дихазии, преимущественно редуцированные до одиночных цветков. Существует несколько особенностей строения дихазиев у *R. ficaria* ssp. *ficaria*, как и у других представителей рода *Ranunculus*. 1) Характерно очередное листорасположение, что накладывает отпечаток на локализацию как самих дихазиев, так и боковых осей дихазия. 2) Почти всегда наблюдается недоразвитие одного или даже обоих цветков на боковых осях дихазия, в результате чего он становится 2- или 1-цветковым, соответственно. Число паракладиев в синфлоресценциях сильно варьирует, что обуславливает высокую изменчивость числа цветков у особей: их число колеблется от 1 до 3. Иногда отмечаются мощные особи, образующие до 5 цветков.

Проанализирован пространственный характер расположения разных типов цветков в синфлоресценциях у андромоноэичных особей. Обоеполые цветки всегда располагаются на верхушке оси тирса и занимают терминальное положение в дихазиях паракладиев. Тычиночные цветки у таких особей формируются исключительно на боковых осях дихазиев. Поэтому тычиночные цветки обнаруживаются в ЦП только ближе к концу цветения вида.

Пространственная локализация обоеполых и тычиночных цветков в течение пяти лет

наблюдений за этикетированными андромоноэичными особями не менялась. Доля обоеполых и однополых цветков у таких особей варьировала в широких пределах за счет изменения общего числа цветков в синфлоресценциях. Например, у проанализированных особей в ЦП 1 доля тычиночных цветков варьировала от 25 до 50% от общего числа цветков в течение всех пяти лет наблюдений. У трех половых форм особей *R. ficaria* ssp. *ficaria* не зарегистрировано появление цветков противоположного пола, и смены, хотя бы частичной, половой дифференциации у них не отмечено.

Половая структура ценопопуляций. В половом спектре пяти изученных ЦП *R. ficaria* ssp. *ficaria* всегда доминируют гермафродитные особи (от 86.3 до 93.7%) (табл. 2). Все остальные варианты особей встречаются значительно реже. Самый редкий вариант — особи, образующие только тычиночные цветки (1.6–2.2%).

Соотношение особей с разными типами цветков в пределах двух отдельных ЦП (1 и 3) не претерпело заметных изменений во времени ($G = 0.796$ – 3.826 при $P > 0.852$) (табл. 3). Половая структура ЦП *R. ficaria* ssp. *ficaria* достаточно стабильна и может служить одним из маркеров биологических особенностей данного вида на популяционном уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в Московской области обладает половым полиморфизмом в форме андродиэии, которая сочетается с андромоноэией. К сожалению, в литературе крайне отрывочны сведения по этой форме половой дифференциации у данного вида.

Одновременное присутствие в популяциях андромоноэичных особей и растений только с тычиночными цветками выявлено и у других представителей семейства *Ranunculaceae*: *Caltha palustris* L. (Darwin, 1877), *Pulsatilla alpina* (L.) Delarbre, *P. montana* (Hoppe) Rechb., *P. pratensis* (L.) Mill., *P. vernalis* (L.) Mill., *P. vulgaris* Mill. (Loew, 1894; Knuth, 1898), *Ranunculus auricomus* L., *R. pedatus* ssp. *silvestreppaceus* (Dubovik) Elenovsky et Derv.-Sok. (Demyanova, 2013), *R. monophyllus* Ovcz. (Chugaynova, 1999). По мнению Е.И. Демьяновой (Demyanova, 2013), скорее всего, популяции

многих андродиэтических растений включают также андромоноэтические особи. Андродиэция некоторыми авторами рассматривается как крайне редкая форма половой дифференциации цветковых растений (Darwin, 1877; Charlesworth, 1984). К большому сожалению, в настоящее время отсутствуют крупные обобщения или обзоры по андродиэтическим видам растений и особенностям различий половых форм цветков и особей у них. Одна из вероятных причин этого — невозможность обнаружить общие закономерности, например, касающиеся размерной дифференциации покровов обоеполюх и тычиночных цветков. Если для гинодиэтических растений практически с самого начала описания этого явления целым рядом исследователей упоминалось наличие двух размерных стандартов цветков — крупных обоеполюх и мелких пестичных (Darwin, 1877; Knuth, 1898) — то для андродиэтических видов даже в имеющихся небольших сводках приводятся диаметрально противоположные сведения по этому вопросу (Charlesworth, 1984; Demyanova, 2013). Сходная ситуация наблюдается у триэтических растений, для которых не удалось выявить каких-либо общих закономерностей в дифференциации размеров околоцветников у обоеполюх, тычиночных и пестичных цветков (Godin, 2022).

Классификация листосмыкания покровов цветка в бутоне детально разработана для пентамерного околоцветника как наиболее широко распространенного у цветковых растений (Fedorov, Artyushenko, 1975). Поэтому варианты цветков с другой мерностью его частей иногда вызывают затруднения в определении типа почкосложения. Изучая количественный полиморфизм частей цветка *R. ficaria* ssp. *ficaria*, D. Clos (1852) удалось обнаружить довольно редкие варианты с пентамерной чашечкой, почкосложение элементов которой полностью соответствовало полуприкрывающему типу листосмыкания. На счет венчика данный автор исходит только из предположения, что при варьировании числа лепестков от 7 до 12, листосмыкание, скорее всего, также можно отнести к полуприкрывающему варианту.

Два описанных половых типа цветков у *R. ficaria* ssp. *ficaria* различаются как структурными (степенью развития гинецея), так и размерными

особенностями. Если про различия по степени выраженности гинецея обоеполюх и тычиночных цветков у этого подвида отмечали и предыдущие исследователи (Marsden-Jones, Turrill, 1952; Taylor, Markham, 1978), то с размерной дифференциацией венчика ситуация неоднозначная. В литературе отсутствуют морфометрические параметры тычиночных цветков *R. ficaria* ssp. *ficaria*, авторы лишь вскользь упоминают о “довольно крупных” околоцветниках этого типа цветков. Правда не совсем понятно, по сравнению с каким типом цветков (обоеполюх или пестичных) исследователи проводили сравнение. Пестичные цветки у этого вида, детально охарактеризованные Ch.Н. Andreas (1954), действительно меньших размеров, чем обоеполюе. В связи с чем данный автор при их описании использует термин “micrantha” (мелкоцветковая вариация). По данным Е.И. Демьяновой (Demyanova, 2013) у *Ranunculus auricomus* тычиночные цветки “едва заметно крупнее обоеполюх”.

Из всех многочисленных наблюдений, касающихся изменения мерности цветков *R. ficaria* ssp. *ficaria*, наиболее интересны исследования W.F.R. Weldon (1901). Ему удалось показать, что обоеполюе цветки этого подвида, развивающиеся в начале и в конце цветения на одних и тех же особях, различаются по числу элементов андроцея и гинецея. У цветков, которые зацветают первыми, число тычинок и плодolistиков достоверно больше, чем у цветков, появляющихся во второй половине цветения в одном вегетационном сезоне. “Поздние” цветки формируются на побегах более высоких порядков, когда “ранние” цветки на побегах предыдущих порядков ветвления уже завершили свое функционирование. По всей видимости, наблюдающееся уменьшение числа тычинок и плодolistиков у позже раскрывающихся цветков представляет собой общую тенденцию, продолжение которой приводит к формированию однополюх цветков. Проведенные исследования по пространственному расположению обоеполюх и тычиночных цветков в синфлоресценциях *R. ficaria* ssp. *ficaria* косвенно подтверждают результаты наблюдений W.F.R. Weldon (1901). К сожалению, другие авторы, выявившие наличие обоеполюх и однополюх цветков у данного подвида, не указывали их взаимную локализацию в пределах синфлоресценций. Точно так

же обстоит дело и с другими андродиэичными или андромоноэичными видами рода *Ranunculus*, для которых такие данные отсутствуют (Knuth, 1898; Demyanova, 2013).

Для *R. ficaria* ssp. *ficaria* в Западной Европе наиболее встречающейся формой половой дифференциации указывается гиномоноэция или гинодиэция (Delpino, 1897; Knuth, 1898; Andreas, 1954). Тем не менее, в Московской области не выявлено случаев образования пестичных цветков. По всей видимости, как минимум один фактор может быть причиной таких различий в половой экспрессии в разных частях непрерывного ареала этого подвида. У *R. ficaria* ssp. *ficaria* в Западной Европе выявлено участие как семенного, так и вегетативного размножения в поддержании его популяций (Irmisch, 1854; Metcalfe, 1939; Taylor, Markham, 1978). Однако, по данным Р.П. Барыкиной (Barykina, 1995) и личным наблюдениям, в Московской области у этого вида резко преобладает вегетативное размножение с помощью почко-корневых клубней. По нашим предварительным наблюдениям, примерно из 50% плодолистиков формируются семена, однако они не успевают полностью вызреть даже у зацветающих первыми цветков из-за быстрого отмирания всей надземной части особей сразу после окончания цветения. Поэтому можно предположить, что в течение длительного автохтонного развития и преобладания вегетативного размножения могли сформироваться разные географические группы популяций, в которых происходит воспроизведение специфических для данных регионов половых форм особей.

В целом, образование обоеполюх и однополюх цветков у *R. ficaria* ssp. *ficaria* укладывается в общие закономерности проявления полового полиморфизма, характерные для родов, имеющих широкое географическое распространение особенно в умеренных широтах Северного полушария и обладающих полиморфизмом качественных и количественных параметров вегетативных и генеративных органов (Demyanova, 2013). В настоящее время доля лютиков с однополюхими цветками во флоре Московской области, с учетом заносных видов, составляет 47.5% (11 видов из 23) (Godin, 2023a, b). Это с уверенностью позволяет предполагать существование разных форм половой дифференциации и

у других видов этого крупного и полиморфного рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ranunculus ficaria ssp. *ficaria* в Московской области образует два типа цветков: обоеполюе (с функционирующими тычинками и плодолистиками) и тычиночные (сохраняются остатки плодолистиков с редуцированными нефункционирующими рыльцами). Обоеполюе цветки и их части всегда крупнее, чем у тычиночных цветков. Изученные ценопопуляции включали три типа особей: 1) с исключительно обоеполюхими цветками; 2) с обоеполюхими и тычиночными цветками; 3) только с тычиночными цветками. Синфлоресценции этого вида представляют собой вариант закрытого тирса, субъединицы которого — дихазии. У андромоноэичных особей обоеполюе цветки всегда располагаются на верхушке оси тирса и занимают терминальное положение в дихазиях паракладиев, а тычиночные цветки формируются исключительно на боковых осях дихазиев. В половом спектре изученных пяти ценопопуляций преобладают особи с обоеполюхими цветками (от 86.3 до 93.7%). За пятилетний период наблюдений особи разных половых форм не меняли пол цветков, а половая структура ценопопуляций оставалась стабильной без резких флуктуаций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА–А21–121011290026–9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Andreas Ch.H. 1954. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. I. Introduction. Reductional trends as a possible interpretation of flower types. — Acta Bot. Neerl. 3(4): 446–453.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1954.tb00309.x>
- [Barykina] Барыкина Р.П. 1995. Чистяк весенний. — В кн.: Биологическая флора Московской области. М. Вып. 10. С. 75–82.
- Benson L. 1948. A treatise on the North American Ranunculi. — Amer. Midl. Natur. 40(1): 1–261.
<https://doi.org/10.2307/2421547>
- Charlesworth D. 1984. Androdioecy and evolution of dioecy. — Biol. J. Linn. Soc. 22(4): 333–348.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb01683.x>

- [Chugaynova] Чугайнова Е.Г. 1999. Род лютик (*Ranunculus* L.) Вятско-Камского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь. 16 с.
- Clos D. 1852. Étude organographique de la Ficaria. — Ann. Sci. Nat. Ser. 3. Bot. 17: 129–142.
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — Evolution. 31(1): 32–46.
<https://doi.org/10.2307/2407542>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delpino F. 1897. Dimorfismo del *Ranunculus ficaria*. — Memorie della Reale Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna. Classe di Scienze Fisiche. Ser. 5. 6: 685–710.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 2013. О половом полиморфизме некоторых андродиэцичных растений. — Бот. журн. 98(9): 1139–1146.
- [Fedorov, Artyushenko] Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- [Godin] Годин В.Н. 2022. Триэция у цветковых растений. — Бот. журн. 107(1): 4–17.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622010033>
- [Godin] Годин В.Н. 2023a. Половой полиморфизм *Ranunculus acris* в Московской области. — Бот. журн. 108(1): 66–75.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- [Godin] Годин В.Н. 2023b. Половой полиморфизм *Ranunculus cassubicus* (Ranunculaceae) в Московской области. — Бот. журн. 108(3): 272–284.
<https://doi.org/10.31857/S0006813623030043>
- [Goryshina] Горышина Т.К. 1973. Сравнительный анализ осенне-зимнего покоя у чистяка *Ficaria verna* Huds. разного географического происхождения. — Бот. журн. 58(3): 416–421.
- Harris J.A. 1918. The interrelationship of the number of stamens and pistils in the flowers of *Ficaria*. — Biol. Bull. 34(1): 7–17. <https://doi.org/10.2307/1536245>
- Irmisch Th. 1854. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. I. *Ranunculus ficaria* L. — Abh. Naturf. Ges. Halle. 2: 31–80.
- [Клеоров] Клеоров Ю.Д. 1990. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев. 352 с.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Lee A. 1902. Dr. Ludwig on variation and correlation in plants. — Biometrika. 1(3): 316.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.3.316>
- Loew E. 1894. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart. 424 S.
- Ludwig F. 1901. Variationsstatistische Probleme und Materialien. — Biometrika. 1(1): 11–29.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.1.11>
- Macdonell W.R. 1903. Cooperative investigations on plants. II. Variation and correlation in lesser celandine from divers localities. — Biometrika. 2(2): 145–164.
<https://doi.org/10.1093/biomet/2.2.145>
- [Markov] Марков М.В. 1929. Биометрические наблюдения над *Ficaria ranunculoides*. — Уч. зап. Казанск. гос. унив. 89(2): 273–286.
- Marsden-Jones E.M. 1935. *Ranunculus ficaria* L.: life history and pollination. — J. Linn. Soc. Bot. 50(332): 39–55.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1935.tb01501.x>
- Marsden-Jones E.M., Turrill W. B. 1952. Studies on *Ranunculus ficaria*. — J. Genetics. 50(3): 522–534.
<https://doi.org/10.1007/BF02986847>
- Metcalfe C.R. 1938. The morphology and mode of development of the axillary tubercles and root tubers of *Ranunculus ficaria*. — Ann. Bot. 2(1): 145–157.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083991>
- Metcalfe C.R. 1939. The sexual reproduction of *Ranunculus ficaria*. — Ann. Bot. 3(1): 91–103.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a085059>
- Nesom G.L. 2008. *Ranunculus ficaria* (Ranunculaceae), naturalized in Texas. — J. Bot. Res. Inst. Texas. 2(1): 743–744.
- Nikel A., Paul W., Musiał L., Paszko B. 2020. Typifications, a new synonym and new distribution data in *Ficaria* (Ranunculaceae). — Phytotaxa. 432(2): 144–154. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.432.2.4>
- [Ovchinnikov] Овчинников П.Н. 1937. Род 535. Чистяк — *Ficaria* Dill. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. С. 332–335.
- Popelka O., Sochor M., Duchoslav M. 2019. Reciprocal hybridization between diploid *Ficaria calthifolia* and tetraploid *Ficaria verna* subsp. *verna*: evidence from experimental crossing, genome size and molecular markers. — Bot. J. Linn. Soc. 189(3): 293–310.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy085>
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. — Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133(7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- Salisbury E.J. 1919. Variation in *Eranthis hyemalis*, *Ficaria verna*, and other members of the Ranunculaceae, with special reference to trimery and the origin of the perianth. — Ann. Bot. 33(129): 47–79.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089702>
- Sell P.D. 1994. *Ranunculus ficaria* L. sensu lato. — Watsonia. 20: 41–50.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Taylor K., Markham B. 1978. *Ranunculus ficaria* L. (*Ficaria verna* Huds.; *F. ranunculoides* Moench). — J. Ecol. 66(3): 1011–1031.
<https://doi.org/10.2307/2259310>

- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2001. Род 29. Чистяк — *Ficaria* Guett. — В кн.: Флора Восточной Европы. СПб. Т. 10. С. 176–178.
- Weldon W.F.R. 1901. Change in organic correlation of *Ficaria ranunculoides* during the flowering season. — *Biometrika*. 1(1): 125–128.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.1.125>
- Zonneveld B. 2015. De verschillende genoomgewichten van Europese *Ficaria* Huds. (Ranunculaceae) duiden op acht soorten. — *Gorteria*. 37(3): 118–139.

ANDRODIOECY IN *RANUNCULUS FICARIA* SSP. *FICARIA* (RANUNCULACEAE)

V. N. Godin

Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia
e-mail: vn.godin@mpgu.su

Androdioecy was for the first time studied in detail in the fibrous-rooted herbaceous ephemeroid polycarpic plant *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* in the Moscow Region during 2019–2023. It has been established that this subspecies produces two types of flowers: perfect and staminate (remains of carpels with reduced non-functioning stigmas are preserved). Perfect flowers and their component parts are always larger than those of staminate flowers. Populations consist of three types of individuals: with perfect flowers exclusively, with perfect and staminate flowers, and with staminate flowers only. Synflorescence of *R. ficaria* ssp. *ficaria* is a closed thyrus, the subunits of which are dichasia. In andromonoecious plants, perfect flowers are located on the top of the thyrus axis and take a terminal position in paracladial dichasia, while staminate flowers are formed exclusively on the lateral axes of dichasia. In the five studied populations, plants with perfect flowers predominate (from 86.3 to 93.7%). Over a five-year observation period, individuals of different sexual forms did not change the sex of flowers, and the sex ratio in populations remained stable without sharp fluctuations.

Keywords: *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria*, Ranunculaceae, androdioecy, andromonoecy, sex ratio

ACKNOWLEDGEMENTS

The work is carried out in the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS No. AAAA–A21–121011290026–9.

REFERENCES

- Andreas Ch.H. 1954. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. I. Introduction. Reductional trends as a possible interpretation of flower types. — *Acta Bot. Neerl.* 3(4): 446–453.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1954.tb00309.x>
- Barykina R.P. 1995. *Ficaria verna* Huds. — In: Biological flora of the Moscow region. Vol. 10. Moscow. P. 75–82 (In Russ.).
- Benson L. 1948. A treatise on the North American Ranunculi. — *Amer. Midl. Natur.* 40(1): 1–261.
<https://doi.org/10.2307/2421547>
- Charlesworth D. 1984. Androdioecy and evolution of dioecy. — *Biol. J. Linn. Soc.* 22(4): 333–348.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb01683.x>
- Chugaynova E.G. 1999. Rod lyutik (*Ranunculus* L.) Vyatsko-Kamskogo kraya [The genus buttercup (*Ranunculus* L.) of the Vyatka-Kama region]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Perm. 16 p. (In Russ.).
- Clos D. 1852. Étude organographique de la Ficaire. — *Ann. Sci. Nat. Ser. 3. Bot.* 17: 129–142.
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — *Evolution*. 31(1): 32–46.
<https://doi.org/10.2307/2407542>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delpino F. 1897. Dimorfismo del *Ranunculus ficaria*. — *Memorie della Reale Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna. Classe di Scienze Fisiche*. Ser. 5. 6: 685–710.
- Demyanova E.I. 2013. On the sexual polymorphism of some androdioecious plants. — *Bot. Zhurn.* 98(9): 1139–1146.
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).

- Godin V.N. 2022. Trioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 107(1): 4–17 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622010033>
- Godin V.N. 2023a. Sexual polymorphism of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae) in the Moscow Region. — Bot. Zhurn. 108(1): 13–22 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- Godin V.N. 2023b. Sexual polymorphism of *Ranunculus cassubicus* (Ranunculaceae) in the Moscow Region. — Bot. Zhurn. 108(3): 272–284 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813623030043>
- Goryshina T.K. 1973. Comparative analysis of autumn-winter rest in *Ficaria verna* Huds. of different geographical origin. — Bot. Zhurn. 58(3): 416–421 (In Russ.).
- Harris J.A. 1918. The interrelationship of the number of stamens and pistils in the flowers of *Ficaria*. — Biol. Bull. 34(1): 7–17.
<https://doi.org/10.2307/1536245>
- Irmisch Th. 1854. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. I. *Ranunculus ficaria* L. — Abh. Naturf. Ges. Halle. 2: 31–80.
- Kleopov Yu.D. 1990. Analiz flory shirokolistvennykh lesov Yevropeyskoy chasti SSSR [Analysis of the flora of broad-leaved forests of the European part of the USSR]. Kiev. 352 p. (In Russ.).
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Lee A. 1902. Dr. Ludwig on variation and correlation in plants. — Biometrika. 1(3): 316.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.3.316>
- Loew E. 1894. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart. 424 S.
- Ludwig F. 1901. Variationsstatistische Probleme und Materialien. — Biometrika. 1(1): 11–29.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.1.11>
- Macdonell W.R. 1903. Cooperative investigations on plants. II. Variation and correlation in lesser celandine from divers localities. — Biometrika. 2(2): 145–164.
<https://doi.org/10.1093/biomet/2.2.145>
- Markov M.V. 1929. [Biometricheskie nablyudeniya nad *Ficaria ranunculoides*] Biometric surveillance of *Ficaria ranunculoides*. — Uch. zap. Kazansk. gos. univ. 89(2): 273–286 (In Russ.).
- Marsden-Jones E.M. 1935. *Ranunculus ficaria* L.: life history and pollination. — J. Linn. Soc. Bot. 50(332): 39–55.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1935.tb01501.x>
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1952. Studies on *Ranunculus ficaria*. — J. Genetics. 50(3): 522–534.
<https://doi.org/10.1007/BF02986847>
- Metcalf C.R. 1938. The morphology and mode of development of the axillary tubercles and root tubers of *Ranunculus ficaria*. — Ann. Bot. 2(1): 145–157.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083991>
- Metcalf C.R. 1939. The sexual reproduction of *Ranunculus ficaria*. — Ann. Bot. 3(1): 91–103.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a085059>
- Nesom G.L. 2008. *Ranunculus ficaria* (Ranunculaceae), naturalized in Texas. — J. Bot. Res. Inst. Texas. 2(1): 743–744.
- Nikel A., Paul W., Musiał L., Paszko B. 2020. Typifications, a new synonym and new distribution data in *Ficaria* (Ranunculaceae). — Phytotaxa. 432(2): 144–154.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.432.2.4>
- Ovchinnikov P.N. 1937. Genus 535. *Ficaria* Dill. — In: The flora of the USSR. Vol. 7. Moscow, Leningrad. P. 332–335 (In Russ.).
- Popelka O., Sochor M., Duchoslav M. 2019. Reciprocal hybridization between diploid *Ficaria calthifolia* and tetraploid *Ficaria verna* subsp. *verna*: evidence from experimental crossing, genome size and molecular markers. — Bot. J. Linn. Soc. 189(3): 293–310.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy085>
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. — Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133(7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- Salisbury E.J. 1919. Variation in *Eranthis hyemalis*, *Ficaria verna*, and other members of the Ranunculaceae, with special reference to trimery and the origin of the perianth. — Ann. Bot. 33(129): 47–79.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089702>
- Sell P.D. 1994. *Ranunculus ficaria* L. sensu lato. — Watsonia. 20: 41–50.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Taylor K., Markham B. 1978. *Ranunculus ficaria* L. (*Ficaria verna* Huds.; *F. ranunculoides* Moench). — J. Ecol. 66(3): 1011–1031.
<https://doi.org/10.2307/2259310>
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- Tzvelev N.N. 2001. Genus 29. *Ficaria* Guett. — In.: Flora of Eastern Europe. Vol. 10. Saint Petersburg. P. 176–178 (In Russ.).
- Weldon W.F.R. 1901. Change in organic correlation of *Ficaria ranunculoides* during the flowering season. — Biometrika. 1(1): 125–128.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.1.125>
- Zonneveld B. 2015. De verschillende genoomgewichten van Europese *Ficaria* Huds. (Ranunculaceae) duiden op acht soorten. — Gorteria. 37(3): 118–139.