
СООБЩЕНИЯ

АНДРОДИЭЦИЯ У *CALTHA PALUSTRIS* (RANUNCULACEAE)

© 2024 г. В. Н. Годин^{1, *}

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 16.02.2024 г.
Получена после доработки 19.02.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

Впервые детально описана андродиэция у *Caltha palustris* L. — короткокорневищного кистекорневого травянистого многолетника. Исследования проведены в Московской области с 2021 по 2023 г. Установлено образование двух типов цветков: обоеполых и тычиночных (сохраняются остатки плодolistиков с нефункционирующими рыльцами). Большинство изученных показателей обоеполых цветков и их структурных элементов всегда больше, чем у тычиночных цветков. Ценопопуляции включают три типа особей: только с обоеполыми цветками, с обоеполыми и тычиночными цветками и только с тычиночными цветками. Синфлоресценция *C. palustris* представляет собой закрытый тирс, субъединицами которого являются дихазии. У андромоноэичных особей обоеполые цветки занимают терминальное положение на оси тирса и в дихазиях паракладиев, а тычиночные цветки формируются исключительно на боковых осях дихазиев. В половом спектре изученных пяти ценопопуляций преобладают особи с обоеполыми цветками (от 87.3 до 95.0%). За трехлетний период наблюдений особи разных половых форм не меняли пол цветков, а половая структура ценопопуляций не менялась.

Ключевые слова: *Caltha palustris*, андродиэция, андромоноэция, цветок, половой спектр, ценопопуляция

DOI: 10.31857/S0006813624050034, EDN: QKFMYYK

Андродиэция, или мужская двудомность, — половая форма, при которой в популяциях вида существуют особи с обоеполыми цветками и особи с тычиночными цветками (Cruden, Lloyd, 1995). Впервые сам термин был введен Ч. Дарвином (Darwin, 1877). Существуют две взаимно противоположные точки зрения относительно этого варианта половой дифференциации. Одна часть исследователей (Darwin, 1877; Kordyum, Glushchenko, 1976) сомневается в существовании андродиэичных растений из-за высокой вероятности элиминации особей с тычиночными цветками под действием естественного отбора. Тогда как другие продолжают выявлять виды растений с мужской двудомностью и детально описывать качественные и количественные характеристики ее проявления (Demyanova, 2013; Sakio, Nirei, 2022; Godin, 2024; Han et al., 2023; Laugier et al., 2023).

Magnolianae и Ranunculanae относятся к таксонам, в которых часто встречаются виды с однополыми

цветками. По мнению Р. К. Endress (1994, 1995), это обусловлено тем, что в обеих группах отмечается низкий уровень тесной структурной связи андроеца и гинецея и отсутствуют сильные архитектурные ограничения на присутствие органов обоих полов. Предварительный анализ составляющей базы данных по андродиэции у цветковых растений показал, что в семействе Ranunculaceae описано 12 видов с этой половой формой из 5 родов: *Anemone* L. (1 вид), *Caltha* L. (1 вид), *Pulsatilla* Mill. (5 видов), *Ranunculus* L. (4 вида) и *Thalictrum* Tourn. ex L. (1 вид). Для подавляющего большинства указанных видов характерно сочетание андродиэции и андромоноэции (Knuth, 1898; Loew, 1894). Например, в популяциях *Ranunculus auricomus* L. встречаются три типа особей: с обоеполыми цветками (92%), с обоеполыми и тычиночными цветками (6.5%) и с тычиночными цветками (1.5%) (Demyanova, 2013).

Caltha L. — род семейства Ranunculaceae, насчитывающий в настоящее время 16 видов (POWO, 2023). Подавляющее большинство его представителей — локальные эндемики разных регионов Северного и Южного полушарий, произрастающие во влажных местообитаниях (Hill, 1918; Tamura, 1993). *Caltha palustris* L. (калужница болотная) — короткокорневищный кистекорневой травянистый многолетник (Barykina, Chubatova, 2000; Maltseva, Savinykh, 2008). Ареал этого лугоболотного или околотоводного бореального вида охватывает большинство районов европейской части России, Кавказ, Западную и Восточную Сибирь, Дальний Восток, Среднюю Азию, Скандинавскую, Атлантическую и Среднюю Европу, Средиземноморье, север Малой Азии и Ирана, Монголию, Японию, Китай и Северную Америку. Наиболее часто встречается по краю низинных болот, по берегам рек, озер и прудов, заросшим старицам, лесным лещинам и заболоченным низинам, на заболоченных лугах, в дренажных канавах, местами образуя сплошные заросли (Hegi, 1912; Woodell, Kootin-Sanwu, 1971; Sennikov, 2001). Входит в состав следующих ассоциаций: Montio-Cardaminea, Phragmito-Magnocaricetea, Molinio-Arrhenatheretea, Stellario nemorum-Geranietea sylvatici, Carici-Salicetea cinereae, Alnetea glutinosae и Carpino-Fagetea (Kleopov, 1990; Mucina et al., 2016). В горах поднимается по влажным лугам в Гималаях до 4500 м, в украинских Карпатах — до 2000 м (Ziman, 1980).

Многие авторы отмечают крайне высокий полиморфизм *C. palustris* по внешнему облику, эколого-фитоценотической приуроченности, строению и размерам листьев, окраске листочков околоцветника, мерности всех частей цветка и другим показателям (Burkill, 1895; Sukaczew, 1919; Dagaeva, 1929; Hagerup, 1950; Skipworth, 1970; Woodell, Kootin-Sanwu, 1971; Smit, 1973; Cieślak, 2004; Schuettpelz, Hoot, 2004). Например, число листочков околоцветника может варьировать от 4 до 12, иногда образуются махровые цветки (Gertz, 1913; Dagaeva, 1929; Smit, 1973). Такая высокая морфологическая изменчивость привела к выделению отдельных форм, вариаций, подвидов и даже самостоятельных видов. Согласно современным данным (POWO, 2023) признается наличие четырех разных вариаций этого таксона. L. Diels (1912) для Южно-Центрального Китая описал *Caltha palustris* var. *umbrosa* Diels, которая отличается от типовых образцов миниатюрными

размерами самих особей (15–30 см высотой), листочков околоцветника (от 0.7 до 1.0 см длиной), а также минимальными значениями числа плодolistиков (4–6 шт.).

Несмотря на длительную историю изучения морфологического полиморфизма видов рода *Caltha*, значительно меньше имеется сведений о половом полиморфизме его представителей. Согласно данным A. V. Hill (1918) в Южном полушарии *C. appendiculata* Pers. характеризуется диэцией, а *C. dionaeifolia* Hook.f. — субдиэцией. В Северном полушарии сведения о половом полиморфизме также крайне немногочисленны. Самое первое упоминание о наличии андродиэции у *C. palustris* приведено в работе Н. Лесоq (1855). Он сообщил, что встречаются тычиночные цветки, которые могут сочетаться с обоеполыми цветками на одной особи (андромоноэция) или формироваться самостоятельно на отдельных особях. Далее его цитирует Ч. Дарвин (Darwin, 1877), не добавляя какой-либо дополнительной информации. A. Schulz (1890), изучавший этот вид в южном Тироле, подтверждает данные Лесоq, добавив, что в тычиночных цветках элементы гинецея очень мелкие, или он вообще отсутствовал. Больше каких-либо сведений о строении тычиночных цветков и особенностях проявления андродиэции у *C. palustris* в разных литературных источниках не обнаружено. В связи с этим **цель** данной работы — выявление полового полиморфизма *Caltha palustris*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для изучения полового полиморфизма *C. palustris* собирался в 2021–2023 гг. в Московской области. Изучены морфологические особенности 50 обоеполых и 50 тычиночных цветков. С отдельной особи проанализировано по 3–5 цветков. Всего в ЦП 1 (Московская обл., Истринский р-н, окр. ст. Аникеевка, таволговый луг) изучено по 20 особей каждой половой формы. Морфология цветков описана согласно “Atlas...” (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L. P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветка измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40. Произведены измерения частей цветка, характеризующих околоцветник, андроцей и гинецей.

Определение качества пыльцы проводилось методом окрашивания в ацетокармине. Для

приготовления препаратов использованы все пыльники из цветка. Препарат изучался под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16×10 . Подсчет пыльцевых зерен проводился в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пыльцевых зерен. В результате изучена пыльца 50 обоеполюх и 50 тычиночных цветков 20 особей разных половых форм. Определение размеров пыльцевых зерен проводилось на тех же препаратах. Измерение произведено с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40 . Изучена пыльца по двум признакам: экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены пределы его варьирования (min–max), среднее

значение (M) и ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t -критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

С 2021 по 2023 г. изучена половая структура пяти ценопопуляций (ЦП) *C. palustris* в разных растительных сообществах Московской области.

ЦП 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. ст. Аникеевка. Таволговый луг. Общее проективное покрытие (ОПП) – 90%, проективное покрытие вида (ППВ) – 10%. Доминанты: *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lysimachia vulgaris* L., *Geranium palustre* L., *Carex cespitosa* L., *C. acuta* L.

ЦП 2. МО, городской округ Мытищи, окр. г. Мытищи. Заболоченный осоковый луг. ОПП – 95%, ППВ – 15%. Доминанты: *Carex rostrata* Stokes, *C. appropinquata* Schumach., *Equisetum fluviatile* L., *Comarum palustre* L., *Caltha palustris*.

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполюх и тычиночных цветков *Caltha palustris* в Московской области

Table 1. Values of *Caltha palustris* morphological features of perfect and staminate flowers

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	$M \pm m$	P
Диаметр околоцветника, мм Perianth diameter, mm	p s	37.0–42.0 24.0–28.0	40.0 ± 0.7 26.0 ± 0.6	0.000
Длина листочка околоцветника, мм Tepal length, mm	p s	16.0–20.0 9.0–14.0	17.4 ± 0.7 11.2 ± 0.9	0.000
Ширина листочка околоцветника, мм Tepal width, mm	p s	10.0–12.0 6.0–9.0	11.0 ± 0.4 7.8 ± 0.5	0.000
Число тычинок, шт. Number of stamens	p s	64–98 68–95	70.2 ± 1.4 71.8 ± 1.3	0.404
Длина тычиночной нити, мм Filament length, mm	p s	5.0–7.0 4.0–4.9	6.3 ± 0.3 4.4 ± 0.1	0.000
Длина пыльника, мм Anther length, mm	p s	2.1–2.2 1.3–1.5	2.1 ± 0.02 1.4 ± 0.02	0.000
Ширина пыльника, мм Anther width, mm	p s	0.9–1.3 0.8–1.0	1.1 ± 0.1 0.9 ± 0.1	0.000
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, μm	p s	23.8–28.8 25.0–27.5	25.6 ± 0.4 26.8 ± 0.3	0.022
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	p s	85.2–91.1 95.6–98.4	87.9 ± 0.6 96.5 ± 0.4	0.000
Число плодолистиков, шт. Number of carpels	p s	10–13 6–8	12.2 ± 0.4 6.8 ± 0.3	0.000

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (end)

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	$M \pm m$	P
Длина завязи, мм Ovary length, mm	p s	6.5–8.0 4.3–4.9	7.4 ± 0.2 4.5 ± 0.1	0.000
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	p s	1.9–2.3 1.2–1.5	2.0 ± 0.1 1.3 ± 0.1	0.000
Длина рыльца, мм Stigma length, mm	p	1.4–2.0 1.0–1.1	1.7 ± 0.1 1.0 ± 0.1	0.000

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

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

ЦП 3. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Березовый травяно-болотный лес. ОПП – 85%, ППВ – 2%. Доминанты: *Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth, *Carex elongata* L., *Geum rivale* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Filipendula ulmaria*.

ЦП 4. МО, городской округ Солнечногорск, окр. г. Солнечногорск. Влажный разнотравный луг. ОПП – 90%, ППВ – 5%. Доминанты: *Filipendula ulmaria*, *Scirpus sylvaticus* L., *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Carex cespitosa*, *C. vulpina* L., *Myosotis scorpioides* L.

ЦП 5. МО, городской округ Пушкинский, окр. г. Пушкино. Гигрофитный сероольховый лес. ОПП – 90%, ППВ – 10%. Доминанты: *Alnus incana* (L.) Moench, *Frangula alnus* Mill., *Urtica dioica* L., *Stellaria nemorum* L., *Filipendula ulmaria*, *Chaerophyllum aromaticum* L.

В исследованных ценопопуляциях регулярным способом на трансектах закладывались учетные площадки размером 1.0×1.0 м. Общая площадь трансекты составляла от 10 до 50 м^2 , что зависело от численности особей. В качестве счетной единицы использована особь. На трансекте проанализированы все встречающиеся генеративные особи во время массового цветения вида и определен их половой статус. В каждой ЦП изучено от 110 до 180 особей генеративного периода.

Для выявления флуктуаций половой структуры в двух ЦП (№ 1, 3) проведен анализ полового спектра в течение трех лет. Кроме того, поставлен

опыт по выявлению возможности смены половой дифференциации цветков у особей. Для этого в ЦП 1 в 2021 г. этикетированы по пять особей разных половых форм и в дальнейшем каждый год проанализирован их тип цветков.

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 ценопопуляции использован критерий G . Величина G распределена как хи-квадрат, а число степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k - 1)(m - 1)$, где k – число сравниваемых ЦП; m – число фенотипов. Результаты вычислений представлены в табл. 2 и 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение половой дифференциации *Caltha palustris* показало, что этот вид образует два типа цветков: обоеполые и тычиночные.

Обоеполые цветки. Обоеполые цветки полные, ациклические, пятичленные в околоцветнике и полимерные в андрее и гинеее. Цветоложе слегка выпуклое. Околоцветник простой, венчиковидный, подпестичный, из 5 (редко более) золотисто-желтых, ближе к основанию зеленоватых, глянцевитых снаружи и матовых внутри, свободных, обратнойцевидных или широкоэллиптических, ноготковых, тупых, горизонтально

Таблица 2. Половой спектр ценопопуляций *Caltha palustris* в Московской области

Table 2. Sex ratio in populations of *Caltha palustris* in Moscow Region

Номер ЦП Number of population	Число особей, шт. Number of plants	Соотношение особей (%) с Share of plants with (%)		
		обоеполами цветками perfect flowers	обоеполами и тычиночными цветками perfect and staminate flowers	тычиночными цветками staminate flowers
1	180	94.4 ± 1.7	3.9 ± 1.4	1.7 ± 0.9
2	110	90.9 ± 2.7	7.3 ± 2.5	1.8 ± 1.2
3	180	94.4 ± 1.7	4.4 ± 1.5	1.1 ± 0.8
4	158	95.0 ± 1.7	4.5 ± 1.6	0.5 ± 0.5
5	110	87.3 ± 3.2	9.1 ± 2.7	3.6 ± 1.8

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

Note. Shares of sex forms are presented as $M \pm m$, where M – mean value; m – mean error.

Таблица 3. Половая структура ценопопуляций *Caltha palustris* в разные годы исследования

Table 3. Sex ratio in populations of *Caltha palustris* in different years of study

Год Year	Число особей Number of plants	Соотношение особей с (%) Share of plants with (%)			<i>G</i>	<i>p</i>
		обоеполыми цветками perfect flowers	обоеполыми и тычиночными цветками perfect and staminate flowers	тычиночными цветками staminate flowers		
ЦП 1 / Population 1						
2021	180	94.4±1.7	3.9±1.4	1.7±0.9	0.170	0.919
2022	165	95.2±1.7	3.6±1.5	1.2±0.9		
2023	158	94.9±1.7	3.8±1.5	1.3±0.9		
ЦП 3 / Population 3						
2021	126	95.2±1.9	4.0±1.7	0.8±0.8	0.455	0.797
2022	129	95.3±1.8	3.9±1.7	0.8±0.8		
2023	136	94.1±2.0	4.4±1.8	1.5±1.0		

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 sex forms are presented as $M \pm m$, where M – mean value; m – mean error; G – G -test, p – significance of differences.

распростертых, голых и гладких, опадающих листочков. Ноготки очень короткие, клиновидные. Почкосложение околоцветника — пятерное полуприкрывающее, когда из пяти членов покрова два свободны, у третьего прикрыт один край, а у четвертого и пятого прикрыты оба края.

Андроцей полимерный, свободный. Тычинки прикреплены основанием к цветоносу, фертильные, свободные, подпестичные, спирально расположенные, загнутые внутрь, короче околоцветника. Тычиночные нити равные, изогнутые, слегка расширенные и уплощенные кверху, тонкие, длинные, голые и гладкие. В мужской стадии цветения тычиночные нити немного длиннее плодolistиков, в женской стадии, наоборот, плодolistики сильно разрастаются и слегка превышают тычинки. Связник треугольной формы, продолжает тычиночную нить. Пыльники 4-гнездные, неподвижные, расходящиеся, верхушечные, равные, однообразные, короче тычиночных нитей, продолговатые, ярко-желтые, голые, свободные, вскрывающиеся продольными щелями. Несмотря на боковое расположение борозды раскрытия пыльника, после его растрескивания наружу отворачивается только абаксиальная стенка пыльцевых мешков и при маргинальном положении пыльников вскрывание остается в известной степени экстрорзным.

Пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-бороздные, широкоэллиптические, сфероидальные, в очертании с полюса округлые. Фертильность варьирует от 85.2 до 91.1%.

Гинецей полимерный, апокарпный, спиральный, состоит из 10–13 звездообразно расположенных плодolistиков. Завязь верхняя, серповидно-изогнутая наружу, сплюснутая с боков, голая и гладкая, постепенно переходящая в стилодий. Стилодий терминальный, прямой или слегка изогнутый, очень короткий, тонкий, конической формы, голый, остающийся на завязи и сохраняющий свою форму. Рыльце верхушечное, низбегающее по брюшному шву, маленькое, простое, отогнутое, покрыто сосочками. Созревшие рыльца окрашиваются в бурый цвет при обработке слабым раствором перманганата калия.

Нектарники внутрицветковые, располагаются в средней части дорзальной или вентральной поверхности плодolistиков. Н. Н. Карташова (Kartashova, 1965) и Е. F. Smets, Е. М. Cresens (1988) относят нектарники *C. palustris* к морфологически

неоформленным, поскольку расположение нектароносной ткани непостоянно.

Тычиночные цветки. Не выявлено структурных отличий обоеполых и тычиночных цветков. Наблюдаются лишь размерные и количественные различия между ними (см. табл. 1). Почти по всем изученным морфологическим признакам тычиночные цветки мельче, чем обоеполые. Исключение составили два параметра — размеры пыльцевых зерен и фертильность пыльцы — значения которых достоверно выше у тычиночных цветков в сравнении с обоеполыми (см. табл. 1). По числу тычинок оба типа цветков не различаются. Несмотря на наличие плодolistиков в тычиночных цветках, их рыльца не окрашиваются слабым раствором перманганата калия и, следовательно, не функционируют. Тычиночные цветки довольно легко отличаются от обоеполых в полевых условиях крайне редуцированным гинецеем, который скрыт окружающими его тычинками. В обоеполых цветках, наоборот, длина тычинок и плодolistиков примерно одинаковая, поэтому гинецей хорошо заметен в цветке. Особенно ярко морфологические различия между двумя типами цветков проявляются во время разворачивания околоцветника. У раскрывающихся обоеполых цветков в центре хорошо заметен гинецей, плодolistики которого возвышаются над еще не удлинившимися тычинками. Напротив, в тычиночных цветках после разворачивания околоцветника гинецей не заметен, поскольку скрыт налегающими на него слегка изогнутыми многочисленными тычинками.

Распределение разных типов цветков на особях. В изученных ценопопуляциях обоеполые и тычиночные цветки встречались в разных комбинациях на трех типах особей: 1) только обоеполые цветки; 2) обоеполые и тычиночные цветки (андромоноэичные особи); 3) только тычиночные цветки. Следовательно, *C. palustris* в условиях Московской области относится к андродиэичным видам, у которых андродиэция сопровождается андромоноэцией.

Синфлоресценции. W. Troll (1969) синфлоресценции видов рода *Caltha* отнес к монотелическим тирсам. У *C. palustris* паракладии представлены дихазиями (многоярусными у мощно развитых особей), которые в акропетальном направлении очень часто редуцируются до одиночных цветков. Число паракладиев обычно варьирует от 2 до 3, число цветков — от 1 до 12.

Анализ пространственного расположения разных типов цветков в синфлоресценциях у андромоноэцичных особей показал следующее. Обоеполые цветки занимают терминальное положение на верхушке оси тирса и в дихазиях паракладиев. Тычиночные цветки у таких особей формируются исключительно на боковых осях дихазиев.

Пространственное расположение обоеполых и тычиночных цветков в течение трех лет наблюдений за этикетированными андромоноэцичными особями не менялось. 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 63% общего числа цветков в течение трех лет наблюдений. У трех половых форм особей *C. palustris* не зарегистрировано появление цветков противоположного пола и смены, хотя бы частичной, половой дифференциации не отмечено.

Половая структура ценопопуляций. В половом спектре пяти изученных ЦП преобладают гермафродитные особи (от 87.3 до 95.0%) (табл. 2). Все остальные варианты особей встречаются значительно реже.

Соотношение особей с разными типами цветков в пределах двух отдельных ЦП (1 и 3) не претерпело заметных изменений во времени ($G = 0.170–0.455$ при $P > 0.797$) (табл. 3). Половая структура ЦП *C. palustris* стабильна и может служить одним из маркеров биологических особенностей данного вида на популяционном уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что *Caltha palustris* в Московской области обладает половым полиморфизмом в форме андродиэции, которая сочетается с андромоноэцией. Таким образом, полученные данные подтвердили немногочисленные литературные сведения о наличии андродиэции у этого вида.

Размерные различия обоеполых и тычиночных цветков выявлены и у других видов с андродиэцией. Анализ литературы позволяет выделить две группы растений по характеру проявления вторичных половых признаков в цветках андродиэцичных видов. У представителей первой группы

обоеполые цветки крупнее, чем тычиночные: *Chionanthus retusus* Lindl. et Paxton (Song et al., 2016), *Gagea serotina* (L.) Ker Gawl. (Manicacci, Després, 2001), *Lilium apertum* Franch. (Zhang et al., 2014), *L. lankongense* Franch. (Shwe et al., 2020), *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (Godin, 2024) и др. Во вторую группу входит пока один вид, у которого тычиночные цветки крупнее обоеполых: *Ranunculus auricomus* L. (Demyanova, 2013). Можно предполагать, что у большинства андродиэцичных растений обоеполые цветки будут крупнее, чем тычиночные. Это согласуется с данными о наличии такой же закономерности у андромоноэцичных видов (Solomon, 1986; Emms, 1993; Godin, Perkova, 2017; Godin et al., 2021, 2022).

Для объяснения наблюдающихся размерных различий обоеполых и однополых цветков у разных половых форм существуют несколько гипотез. Согласно гипотезе “коррелятивного развития” между частями цветка наблюдается согласованный рост и/или генетическая корреляция (Bell, 1985; Delph et al., 1996). Взаимное влияние формирующихся элементов в цветке убедительно продемонстрировала ABC, а в дальнейшем ABCDE молекулярно-биологическая модель развития цветка (Haughn, Somerville, 1988; Theißen, 2001). Согласно этой модели развитие околоцветника и генеративных органов в цветках определяется генами, относящимися к пяти классам (A, B, C, D и E). При этом показано, что продукты генов A + B + E необходимы для образования частей околоцветника, а C + E — плодolistиков (Liu et al., 2018). Другими словами, существует одна общая группа генов (E), которая обуславливает развитие околоцветника и плодolistиков. Гипотеза “защитной функции” исходит из предположения, что размер покровов цветка напрямую связан со степенью развития генеративных органов, которые окружены околоцветником (Delph et al., 1996). В обоеполых цветках *C. palustris* простой околоцветник защищает полимерные функционирующие андроцей и гинецей, в то время как в тычиночных цветках — полимерный андроцей и редуцированный гинецей.

Существование трех типов особей в популяциях андродиэцичных видов — одна из особенностей этой половой формы у представителей целого ряда семейств: Apiaceae, Liliaceae, Melanthiaceae, Ranunculaceae, Rosaceae и др. (Knuth, 1898; Charlesworth, 1984; Demyanova, 2013). Происхождение

андродиэции — одна из возможных причин этого явления. Однако, в отличие от других половых форм (например, гинодиэции, моноэции и диэции), для которых предложены модели возникновения, поддержания и эволюции (Lloyd, 1975; Charlesworth, Charlesworth, 1978; Ross, 1982; Cronk, 2022), для андродиэции такие теоретические вклады отсутствуют. Некоторыми исследователями (Charlesworth, 1984; Pannell, 2002) показано, что для успешного поддержания мужских особей в популяциях андродиэчных растений необходимо, чтобы пыльцевая продуктивность и фертильность пыльцы тычиночных цветков была выше, чем у цветков обоеполюх особей. Для некоторых андродиэчных растений такие теоретические предположения подтверждены. Например, у *Datisca glomerata* (C. Presl) Baill. (Datisceae) в тычиночных цветках образуется в 3.8 раза больше фертильных тычинок, чем в обоеполюх (Liston et al., 1990), у *Osmanthus delavayi* Franch. (Oleaceae) в мужских цветках формируется в 1.2 раза больше пыльцевых зерен, чем в обоеполюх (Duan et al., 2019). Интересное предположение относительно наличия трех типов особей у андродиэчных растений высказала Е. И. Демьянова (Demyanova, 2013). Она считает, что андродиэция — логичное завершение начавшегося разделения полов у некоторых андромоноэчных растений. В связи с этим возможно присутствие особей с обоеполюми и тычиночными цветками в популяциях андродиэчных растений. Однако необходимы дальнейшие исследования этой половой формы у растений разных систематических групп, чтобы подтвердить или опровергнуть такое суждение.

Согласно данным разных авторов (Liston et al., 1990; Pannell, 2002; Demyanova, 2013) доля мужских особей в популяциях андродиэчных растений варьирует в широких пределах. Наиболее часто встречающийся вариант, когда мужских особей в популяциях значительно меньше, чем обоеполюх: *Datisca glomerata* (0–25%, Liston et al., 1990), *Mercurialis annua* L. (0–30%, Pannell, 1997), *Schizopepon bryoniaefolius* Maxim. (5.5–28.3%, Akimoto et al., 1999), *Chionanthus retusus* (28–43%, Song et al., 2016), *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (1.6–2.2%, Godin, 2024) и др. Тем не менее у некоторых видов выявлены популяции с равным соотношением обоеполюх и мужских особей или с преобладанием последних: *Cardamine amara* L. (Tedder et al., 2015), *Panax trifolius* L. (Philbrick, 1983), *Phillyrea angustifolia* (Vassiliadis et al., 2002). Согласно

имеющимся теоретическим моделям (Charlesworth, 1984; Pannell, 2002) поддержание мужских особей в популяциях андродиэчных растений возможно, если они будут иметь как минимум в два раза более высокую пыльцевую продуктивность, чем обоеполюе особи. Тем не менее, исходя из математических расчетов, мужских особей должно быть значительно меньше, чем обоеполюх. Однако наблюдающаяся у ряда видов высокая доля мужских особей позволила выявить механизмы, благоприятствующие этому: наличие системы несовместимости между обоеполюми особями в популяциях (Saumitou-Laprade et al., 2010; Husse et al., 2013); более высокая интенсивность вегетативного размножения мужских особей (Tedder et al., 2015); значительно более низкая пыльцевая продуктивность обоеполюх особей (Pannell et al., 2014). Можно полагать, что несмотря на относительно небольшую частоту встречаемости мужских и андромоноэчных особей в популяциях *C. palustris*, наличие андродиэции служит одним из факторов, благоприятствующим поддержанию наблюдающегося высокого полиморфизма и широкому географическому распространению этого таксона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Caltha palustris в Московской области характеризуется андродиэцией — образованием обоеполюх и тычиночных цветков на разных особях. В тычиночных цветках сохраняются остатки плодolistиков с нефункционирующими рыльцами. Обоеполюе цветки всегда крупнее, чем тычиночные. Два типа цветков распределены на трех типах особей: только обоеполюе цветки, обоеполюе и тычиночные цветки и только тычиночные цветки. Синфлоресценция *C. palustris* — монотелический тирс, субъединицами которого являются дихазии. Обоеполюе цветки у андромоноэчных особей располагаются на верхушке оси тирса и дихазиев, тычиночные цветки формируются на боковых осях дихазиев. В половом спектре пяти ценопопуляций преобладают особи с обоеполюми цветками (от 87.3 до 95.0%). В течение трех лет наблюдений особи разных половых форм не меняли пол цветков и половая структура ценопопуляций оставалась стабильной.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akimoto J., Fukuhara T., Kikuzawa K. 1999. Sex ratios and genetic variation in a functionally androdioecious species, *Schizopepon bryoniaefolius* (Cucurbitaceae). — Amer. J. Bot. 86(6): 880–886.
<https://doi.org/10.2307/2656708>
- [Barykina, Chubatova] Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. 2000. Калужница болотная. — В кн.: Биологическая флора Московской области. Вып. 14. М. С. 87–100.
- Bell G. 1985. On the function of flowers. — Proc. R. Soc. Lond. B. 224(1235): 223–265.
<http://doi.org/10.1098/rspb.1985.0031>
- Burkill I.H. 1895. On some variations in the number of stamens and carpels. — Bot. J. Linn. Soc. 31(214): 216–245.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1895.tb00805.x>
- Charlesworth B., Charlesworth D. 1978. Model for evolution of dioecy and gynodioecy. — Amer. Nat. 112(988): 975–997.
<https://doi.org/10.1086/283342>
- Charlesworth D. 1984. Androdioecy and the evolution of dioecy. — Biol. J. Linn. Soc. 22(4): 333–348.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb01683.x>
- Cieślak E. 2004. Morphological variability of the *Caltha palustris* L. complex (Ranunculaceae) in Poland. — Acta Soc. Bot. Poloniae. 73(3): 193–201.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2004.026>
- Cronk Q. 2022. The distribution of sexual function in the flowering plant: from monoecy to dioecy. — Phil. Trans. R. Soc. B 377: 20210486.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0486>
- Cruden R.W., Lloyd R.M. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? — Amer. J. Bot. 82(6): 816–825.
<https://doi.org/10.2307/2445622>
- [Dagaeva] Дагаева В.К. 1929. Об аномалии цветка у *Caltha palustris* L. — Изв. ГБС СССР. 28: 345–356.
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — Amer. Nat. 148(2): 299–320.
<https://doi.org/10.1086/285926>
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 2013. О половом полиморфизме некоторых андродиэцичных растений. — Бот. журн. 98(9): 1139–1146.
- Diels L. 1912. Plantae Chinenses Forrestianae. — Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 5(25): 161–308.
- Duan Y., Li W., Zheng S., Sylvester S.P., Li Y., Cai F., Zhang C., Wang X. 2019. Functional androdioecy in the ornamental shrub *Osmanthus delavayi* (Oleaceae). — PLoS ONE. 14(9): e0221898.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221898>
- Emms S.K. 1993. Andromonoecy in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae): spatial and temporal patterns of sex allocation. — Amer. J. Bot. 80(8): 914–923.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1993.tb15312.x>
- Endress P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge. 511 p.
- Endress P.K. 1995. Floral structure and evolution in Ranunculaceae. — In: Systematics and Evolution of the Ranunculiflorae. Springer. Vol. 9. P. 47–61.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6612-3_5
- [Fedorov, Artyushenko] Фёдоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- Gertz O. 1913. Om variationen i antalet kalkblad hos *Caltha palustris* L. — Bot. notis.: 281–289.
- [Godin] Годин В.Н. 2024. Андродиэция у *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (Ranunculaceae). — Бот. журн. 109(2): 176–187.
<https://doi.org/10.31857/S0006813624020058>
- [Godin, Perkova] Годин В.Н., Перкова Т.В. 2017. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Apiaceae (Московская область). — Бот. журн. 102(1): 35–47.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
- [Godin et al.] Годин В.Н., Архипова Т.В., Тагиева А.Н. 2021. Андромоноэция и ее проявление в соцветиях *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) в Московской области // Бот. журн. 106(4): 382–396.
<https://doi.org/10.31857/S0006813621040049>
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — Tomsk State University Journal of Biology. 58: 96–112.
<https://doi.org/10.17223/19988591/58/5>
- Hagerup O. 1950. Rain-pollination. — Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biol Medd. 18(5): 1–19.
- Han Y., He Y., Yue S., Guo B., Zhu Q., Zhang H., Hai X., Shang F. 2023. Floral bud differentiation and mechanism underlying androdioecy of *Osmanthus fragrans*. — Ornamental Plant Research. 3(1): 11.
<https://doi.org/10.48130/OPR-2023-0011>
- Haughn G.W., Somerville C.R. 1988. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. — Developmental Genet. 9(2): 73–89.
<https://doi.org/10.1002/dvg.1020090202>
- Hegi G. 1912. *Caltha* L. — In: G. Hegi (ed.) Illustrierte Flora von Mittel-Europa. B. 3. T. 1. München. P. 457–459.
- Hill A.W. 1918. The genus *Caltha* in the Southern Hemisphere. — Ann. Bot. 32(3): 421–435.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089683>
- Husse L., Billiard S., Lepart J., Vernet P., Saumitou-Laprade P. 2013. A one-locus model of androdioecy with two homomorphic self-incompatibility groups: expected vs. observed male frequencies. — J. Evol. Biol. 26(6): 1269–1280.
<https://doi.org/10.1111/jeb.12124>
- [Kartashova] Карташова Н.Н. 1965. Строение и функции нектарников цветка двудольных растений. Томск. 194 с.

- [Клеоров] Клеопов 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.
- [Kordyum, Glushchenko] Кордюм Е.Л., Глушенко Г.И. 1976. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев. 197 с.
- Laugier F., Saumitou-Laprade P., Vernet P., Lepart J., Cheptou P.-O., Dufay M. 2023. Male fertility advantage within and between seasons in the perennial androdioecious plant *Phillyrea angustifolia*. — *Ann. Bot.*: mcad169. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad169>
- Lecoq H. 1855. Étude sur la géographie botanique de l'Europe et, en particulier, sur la végétation du plateau central de la France. Paris. T. 4. 536 p.
- Liston A., Rieseberg L., Elias T. 1990. Functional androdioecy in the flowering plant *Datisca glomerata*. — *Nature*. 343: 641–642. <https://doi.org/10.1038/343641a0>
- Liu J., Li C.-Q., Dong Y., Yang X., Wang Y.-Z. 2018. Dosage imbalance of B- and C-class genes causes petaloid-stamen relating to F1 hybrid variation. — *BMC Plant Biol.* 18(1): 341. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1562-4>
- Lloyd D.G. 1975. The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. — *Genetica*. 45(3): 325–339. <https://doi.org/10.1007/BF01508307>
- 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.
- [Maltseva, Savinykh] Мальцева Т.А., Савиных Н.П. 2008. Биоморфология *Caltha palustris* L. — *Вестник Челябинского гос. педагогического ун-та*. 12: 257–271.
- Manicacci D., Després L. 2001. Male and hermaphrodite flowers in the alpine lily *Lloydia serotina*. — *Can. J. Bot.* 79(9): 1107–1114. <https://doi.org/10.1139/b01-087>
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P. et al. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. — *Appl. Veg. Sci.* 19(S1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Pannell J. 1997. Mixed genetic and environmental sex determination in an androdioecious population of *Mercurialis annua*. — *Heredity*. 78(1): 50–56. <https://doi.org/10.1038/hdy.1997.6>
- Pannell J.R. 2002. The evolution and maintenance of androdioecy. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33: 397–425. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150419>
- Pannell J.R., Eppley S.M., Dorken M.E., Berjano R. 2014. Regional variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. — *J. Evol. Biol.* 27(7): 1467–1477. <https://doi.org/10.1111/jeb.12352>
- Philbrick C.T. 1983. Contributions to the reproductive biology of *Panax trifolium* L. (Araliaceae). — *Rhodora*. 85(841): 97–113.
- POWO. 2023. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- Ross M.D. 1982. Five evolutionary pathways to subdioecy. — *Amer. Nat.* 119(3): 297–318. <https://doi.org/10.1086/283911>
- Sakio H., Nirei T. 2022. Is the high proportion of males in a population of the self-incompatible *Fraxinus platypoda* (Oleaceae) Indicative of true androdioecy or cryptic-dioecy? — *Plants*. 11(6): 753. <https://doi.org/10.3390/plants11060753>
- Saumitou-Laprade P., Vernet P., Vassiliadis C., Hoareau Y., Magny G., Dommée B., Lepart J. 2010. A self-incompatibility system explains high male frequencies in an androdioecious plant. — *Science*. 327(5973): 1648–1650. <https://doi.org/10.1126/science.1186687>
- Schuettpelz E., Hoot S.B. 2004. Phylogeny and biogeography of *Caltha* (Ranunculaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. — *Amer. J. Bot.* 91(2): 247–253. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.2.247>
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. II. — *Bibliotheca Botanica*. 17: 1–224.
- [Sennikov] Сенников А.Н. 2001. Род 2. Калужница — *Caltha* L. — В: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 43–44.
- Shwe E., Wu B., Huang S.Q. 2020. Both small and large plants are likely to produce staminate (male) flowers in a hermaphrodite lily. — *Plant Divers.* 42(3): 142–147. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2020.01.004>
- Skipworth J.P. 1970. Floral anatomy of *Helleborus niger* and *Caltha palustris* and its bearing on the gonophyll theory. — *Phytomorphology*. 20(3): 222–228.
- Smets E.F., Cresens E.M. 1988. Types of floral nectaries and the concepts 'character' and 'character-state' — a reconsideration. — *Acta Bot. Neerl.* 37(1): 121–128. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1988.tb01586.x>
- Smit P.G. 1973. A revision of *Caltha* (Ranunculaceae). — *Blumea*. 21(1): 119–150.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Solomon B.P. 1986. Sexual allocation and andromonoecy, resource investment in male and hermaphrodite flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). — *Amer. J. Bot.* 73(8): 1215–1221. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb08568.x>
- Song J.-H., Oak M.-K., Hong S.-P. 2016. Morphological traits in an androdioecious species, *Chionanthus retusus*

- (Oleaceae). — Flora. 223: 129–137.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.05.009>
- [Sukaczев] Сукачев В.Н. 1919. О *Caltha palustris* L. var. *Stebutiana* m. в связи с вопросом об изменчивости ее и типичной формы. — Журн. Русс. бот. о-ва. 4(1–4): 111–132.
- Tamura M. 1993. Ranunculaceae. — In: The families and genera of vascular plants. II. P. 563–583. Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_67
- Tedder A., Helling M., Pannell J.R., Shimizu-Inatsugi R., Kawagoe T., van Campen J., Sese J., Shimizu K.K. 2015. Female sterility associated with increased clonal propagation suggests a unique combination of androdioecy and asexual reproduction in populations of *Cardamine amara* (Brassicaceae). — Ann. Bot. 115(5): 763–776.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcv006>
- Theißen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. — Curr. Opin. Pl. Biol. 4(1): 75–85.
[https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)00139-4](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00139-4)
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- Vassiliadis C., Saumitou-Laprade P., Lepart J., Viard F. 2002. High male reproductive success of hermaphrodites in the androdioecious *Phillyrea angustifolia*. — Evolution. 56(7): 1362–1373.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01450.x>
- Woodell S.R., Kootin-Sanwu M. 1971. Intraspecific variation in *Caltha palustris* L. — New Phytol. 70(1): 173–186.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1971.tb02522.x>
- Zhang Z.-Q., Zhu X.-F., Sun H., Yang Y.-P., Barrett S.C.H. 2014. Size-dependent gender modification in *Lilium apertum* (Liliaceae): does this species exhibit gender diphasy? — Ann. Bot. 114(3): 441–453.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcu140>
- [Зиман] Зиман С.Н. 1980. Эколого-морфологический анализ семейства Ranunculaceae. — Бот. журн. 65(8): 1120–1130.

ANDRODIOECY IN *CALTHA PALUSTRIS* (RANUNCULACEAE)

V. N. Godin¹, *

¹Central Siberian Botanical Garden SB RAS
 Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

*e-mail: vn.godin@mpgu.su

The article contains the first detailed report on androdioecy in *Caltha palustris* L., a short-rhizomatous, fibrous-rooted herbaceous perennial, based on the studies conducted in the Moscow Region from 2021 to 2023. *C. palustris* produces flowers of two types: perfect and staminate (remains of carpels with non-functioning stigmas are preserved). Most of the studied individuals had larger perfect flowers, and their elements were always larger than those of staminate flowers. The studied populations consisted of three types of individuals: ones with perfect flowers only, ones with both perfect and staminate flowers, and ones bearing staminate flowers only. The synflorescence of *C. palustris* is a closed thyrus, its subunits are dichasia. In andromonoecious plants, perfect flowers take a terminal position on both the thyrus axis and in the dichasia of the paracladia, while staminate flowers are formed exclusively on the lateral axes of the dichasia. Most plants in the studied populations had perfect flowers (from 87.3 to 95.0%). Over a three-year observation period, the individuals of different sexual forms showed no evidence of sex change, and the ratio of different kinds of plants remained stable with only minor fluctuations.

Keywords: *Caltha palustris*, androdioecy, andromonoecy, flower, sex ratio, population

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out in the framework of the state assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS No. AAAA-A21-121011290026-9.

REFERENCES

- Akimoto J., Fukuhara T., Kikuzawa K. 1999. Sex ratios and genetic variation in a functionally androdioecious species, *Schizopepon bryoniaefolius* (Cucurbitaceae). — Amer. J. Bot. 86(6): 880–886.
<https://doi.org/10.2307/2656708>
- Barykina R.P., Chubatova N.V. *Caltha palustris*. — In: Biological flora of the Moscow region. Vol. 14. Moscow. P. 87–100 (In Russ.).
- Bell G. 1985. On the function of flowers. — Proc. R. Soc. Lond. B. 224(1235): 223–265.
<http://doi.org/10.1098/rspb.1985.0031>
- Burkill I.H. 1895. On some variations in the number of

- stamens and carpels. — Bot. J. Linn. Soc. 31(214): 216–245.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1895.tb00805.x
- Charlesworth B., Charlesworth D. 1978. Model for evolution of dioecy and gynodioecy. — Amer. Nat. 112(988): 975–997.
https://doi.org/10.1086/283342
- Charlesworth D. 1984. Androdioecy and the evolution of dioecy. — Biol. J. Linn. Soc. 22(4): 333–348.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb01683.x
- Cieślak E. 2004. Morphological variability of the *Caltha palustris* L. complex (Ranunculaceae) in Poland. — Acta Soc. Bot. Poloniae. 73(3): 193–201.
https://doi.org/10.5586/asbp.2004.026
- Cronk Q. 2022. The distribution of sexual function in the flowering plant: from monoecy to dioecy. — Phil. Trans. R. Soc. B 377: 20210486.
https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0486
- Cruden R.W., Lloyd R.M. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? — Amer. J. Bot. 82(6): 816–825.
https://doi.org/10.2307/2445622
- Dagaeva V.K. 1929. About a flower anomaly in *Caltha palustris* L. — Izv. GBS SSSR. 28: 345–356 (In Russ.).
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — Amer. Nat. 148(2): 299–320.
https://doi.org/10.1086/285926
- Demyanova E.I. 2013. On the sexual polymorphism of some androdioecious plants. — Bot. Zhurn. 98(9): 1139–1146 (In Russ.).
- Diels L. 1912. Plantae Chinenses Forrestianae. — Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 5(25): 161–308.
- Duan Y., Li W., Zheng S., Sylvester S.P., Li Y., Cai F., Zhang C., Wang X. 2019. Functional androdioecy in the ornamental shrub *Osmanthus delavayi* (Oleaceae). — PLoS ONE. 14(9): e0221898
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221898
- Emms S.K. 1993. Andromonoecy in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae): spatial and temporal patterns of sex allocation. — Amer. J. Bot. 80(8): 914–923.
https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1993.tb15312.x
- Endress P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge. 511 p.
- Endress P.K. 1995. Floral structure and evolution in Ranunculanae. — In: Systematics and Evolution of the Ranunculiflorae. Springer. Vol. 9. P. 47–61.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6612-3_5
- Fedorov A.I.A., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Gertz O. 1913. Om variationen i antalet kalkblad hos *Caltha palustris* L. — Bot. Notis. P. 281–289.
- Godin V.N., Perkova T.V. 2017. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species (Moscow region). — Bot. Zhurn. 102(1): 35–47 (In Russ.).
https://doi.org/10.1134/S0006813617010033
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Tagieva A.N. 2021. Andromonoecy and its manifestation in inflorescences of *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) in Moscow region. — Bot. Zhurn. 106(4): 382–396 (In Russ.).
https://doi.org/10.31857/S0006813621040049
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — Tomsk State University Journal of Biology. 58: 96–112.
https://doi.org/10.17223/19988591/58/5
- Godin V.N. 2024. Androdioecy in *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (Ranunculaceae). — Bot. Zhurn. 109(2): 176–187. (In Russ.).
https://doi.org/10.31857/S0006813624020058
- Hagerup O. 1950. Rain-pollination. — Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biol Medd. 18(5): 1–19.
- Han Y., He Y., Yue S., Guo B., Zhu Q., Zhang H., Hai X., Shang F. 2023. Floral bud differentiation and mechanism underlying androdioecy of *Osmanthus fragrans*. — Ornamental Plant Research. 3(1): 11.
https://doi.org/10.48130/OPR-2023-0011
- Haughn G.W., Somerville C.R. 1988. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. — Developmental Genet. 9(2): 73–89.
https://doi.org/10.1002/dvg.1020090202
- Hegi G. 1912. *Caltha* L. — In: Illustrierte Flora von Mittel-Europa. B. 3. T. 1. München. P. 457–459.
- Hill A.W. 1918. The Genus *Caltha* in the Southern Hemisphere. — Ann. Bot. 32(3): 421–435.
https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089683
- Husse L., Billiard S., Lepart J., Vernet P., Saumitou-Laprade P. 2013. A one-locus model of androdioecy with two homomorphic self-incompatibility groups: expected vs. observed male frequencies. — J. Evol. Biol. 26(6): 1269–1280.
https://doi.org/10.1111/jeb.12124
- Kartashova N.N. 1965. Stroenie i funktsii nektarnikov tsvetka dvudol'nykh rasteniy [Structure and functions of flower nectaries of dicotyledonous plants]. Tomsk. 194 p. (In Russ.).
- 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.
- Kordyum E.L., Glushchenko G.I. 1976. Tsitoembriologicheskie aspekty problemy pola pokrytosemennyykh [Cytoembryological aspects of the problem of sex of angiosperms]. Kiev. 197 p. (In Russ.).
- Laugier F., Saumitou-Laprade P., Vernet P., Lepart J., Cheptou P.-O., Dufay M. 2023. Male fertility advantage within

- and between seasons in the perennial androdioecious plant *Phillyrea angustifolia*. — Ann. Bot.: mcad169. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad169>
- Lecoq H. 1855. Étude sur la géographie botanique de l'Europe et, en particulier, sur la végétation du plateau central de la France. Paris. T. 4. 536 p.
- Liston A., Rieseberg L., Elias T. 1990. Functional androdioecy in the flowering plant *Datisca glomerata*. — Nature. 343: 641–642. <https://doi.org/10.1038/343641a0>
- Liu J., Li C.-Q., Dong Y., Yang X., Wang Y.-Z. 2018. Dosage imbalance of B- and C-class genes causes petaloid-stamen relating to F1 hybrid variation. — BMC Plant Biol. 18(1): 341. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1562-4>
- Lloyd D.G. 1975. The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. — Genetica. 45(3): 325–339. <https://doi.org/10.1007/BF01508307>
- 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.
- Maltseva T.A., Savinykh N.P. 2008. Biomorphology of *Caltha palustris* L. — Bulletin of Chelyabinsk State Pedagogical University. 12: 257–271 (In Russ.).
- Manicacci D., Després L. 2001. Male and hermaphrodite flowers in the alpine lily *Lloydia serotina*. — Can. J. Bot. 79(9): 1107–1114. <https://doi.org/10.1139/b01-087>
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P. et al. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. — Appl. Veg. Sci. 19(S1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Pannell J. 1997. Mixed genetic and environmental sex determination in an androdioecious population of *Mercurialis annua*. — Heredity. 78(1): 50–56. <https://doi.org/10.1038/hdy.1997.6>
- Pannell J.R. 2002. The evolution and maintenance of androdioecy. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 33: 397–425. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150419>
- Pannell J.R., Eppley S.M., Dorken M.E., Berjano R. 2014. Regional variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. — J. Evol. Biol. 27(7): 1467–1477. <https://doi.org/10.1111/jeb.12352>
- Philbrick C.T. 1983. Contributions to the reproductive biology of *Panax trifolium* L. (Araliaceae). — Rhodora. 85(841): 97–113.
- POWO. 2023. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- Ross M.D. 1982. Five evolutionary pathways to subdioecy. — Amer. Nat. 119(3): 297–318. <https://doi.org/10.1086/283911>
- Sakio H., Nirei T. 2022. Is the high proportion of males in a population of the self-incompatible *Fraxinus platypoda* (Oleaceae) Indicative of true androdioecy or cryptic-dioecy? — Plants. 11(6): 753. <https://doi.org/10.3390/plants11060753>
- Saumitou-Laprade P., Vernet P., Vassiliadis C., Hoareau Y., Magny G., Dommée B., Lepart J. 2010. A self-incompatibility system explains high male frequencies in an androdioecious plant. — Science. 327(5973): 1648–1650. <https://doi.org/10.1126/science.1186687>
- Schuettelpelz E., Hoot S.B. 2004. Phylogeny and biogeography of *Caltha* (Ranunculaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. — Amer. J. Bot. 91(2): 247–253. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.2.247>
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungsrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. II. — Bibliotheca Botanica. 17: 1–224.
- Sennikov A.N. 2001. Genus 2. *Caltha* L. — In: Flora of Eastern Europe. Vol. 10. Saint Petersburg. P. 43–44 (In Russ.).
- Shwe E., Wu B., Huang S.Q. 2020. Both small and large plants are likely to produce staminate (male) flowers in a hermaphrodite lily. — Plant Divers. 42(3): 142–147. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2020.01.004>
- Skipworth J.P. 1970. Floral anatomy of *Helleborus niger* and *Caltha palustris* and its bearing on the gonophyll theory. — Phytomorphology. 20(3): 222–228.
- Smets E.F., Cresens E.M. 1988. Types of floral nectaries and the concepts 'character' and 'character-state' — a reconsideration. — Acta Bot. Neerl. 37(1): 121–128. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1988.tb01586.x>
- Smit P.G. 1973. A revision of *Caltha* (Ranunculaceae). — Blumea. 21(1): 119–150.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Solomon B.P. 1986. Sexual allocation and andromonoecy, resource investment in male and hermaphrodite flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). — Amer. J. Bot. 73(8): 1215–1221. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb08568.x>
- Song J.-H., Oak M.-K., Hong S.-P. 2016. Morphological traits in an androdioecious species, *Chionanthus retusus* (Oleaceae). — Flora. 223: 129–137. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.05.009>
- Sukaczew V.N. 1919. About *Caltha palustris* L. var. *Stebutiana* m. in connection with the question of the variability of its and typical form. — J. Soc. Bot. Russ. 4(1–4): 111–132 (In Russ.).
- Tamura M. 1993. Ranunculaceae. — In: The families and genera of vascular plants. II. P. 563–583. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_67

- Tedder A., Helling M., Pannell J.R., Shimizu-Inatsugi R., Kawagoe T., van Campen J., Sese J., Shimizu K.K. 2015. Female sterility associated with increased clonal propagation suggests a unique combination of androdioecy and asexual reproduction in populations of *Cardamine amara* (Brassicaceae). — *Ann. Bot.* 115(5): 763–776. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv006>
- Theißen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. — *Curr. Opin. Pl. Biol.* 4(1): 75–85. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)00139-4](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00139-4)
- Troll W. 1969 Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- Vassiliadis C., Saumitou-Laprade P., Lepart J., Viard F. 2002. High male reproductive success of hermaphrodites in the androdioecious *Phillyrea angustifolia*. — *Evolution*. 56(7): 1362–1373. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01450.x>
- Woodell S.R., Kootin-Sanwu M. 1971. Intraspecific variation in *Caltha palustris* L. — *New Phytol.* 70(1): 173–186. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1971.tb02522.x>
- Zhang Z.-Q., Zhu X.-F., Sun H., Yang Y.-P., Barrett S.C.H. 2014. Size-dependent gender modification in *Lilium apertum* (Liliaceae): does this species exhibit gender diphasy? — *Ann. Bot.* 114(3): 441–453. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu140>
- Ziman S.N. Ecological and morphological analysis of the family Ranunculaceae. — *Bot. Zhurn.* 65(8): 1120–1130 (In Russ.).