

СООБЩЕНИЯ

ТРИЭЦИЯ *RANUNCULUS AURICOMUS* (RANUNCULACEAE)

© 2024 г. В. Н. Годин^{1, *}

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

*e-mail: vn.godin@ngsu.ru

Поступила в редакцию 29.03.2024 г.
Получена после доработки 15.04.2024 г.
Принята к публикации 14.05.2024 г.

Впервые описана триэция у кистекорневого многолетнего травянистого поликарпического растения *Ranunculus auricomus* L. в Московской области. Установлено, что *R. auricomus* образует три типа цветков, различающихся по строению андроеца и гинецея: обоеполые (с фертильными тычинками и плодолистиками), пестичные (полное отсутствие тычинок) и тычиночные (с фертильными тычинками и редуцированными нефункционирующими плодолистиками). Обоеполые цветки и их части крупнее, чем у тычиночных и пестичных. Изученные семь ценопопуляций включали пять типов особей, образующих: 1) обоеполые цветки (76.9–80.8% от общего числа генеративных особей); 2) тычиночные цветки (2.8–3.9%); 3) пестичные цветки (1.0–3.9%); 4) обоеполые и тычиночные цветки (10.8–15.9%); 5) обоеполые и пестичные цветки (1.0–3.0%). Установлено, что за пять лет наблюдений (2019–2023) особи разных половых форм не меняли пол цветков, и половая структура ценопопуляций оставалась стабильной, без резких колебаний.

Ключевые слова: *Ranunculus auricomus*, триэция, морфология цветка, половой спектр, ценопопуляция

DOI: 10.31857/S0006813624060058, **EDN:** PZRUUS

Изменение половой дифференциации вида на протяжении ареала — интересное, но мало изученное явление популяционной жизни растений. Существуют по крайней мере две основные причины этого — объективная и субъективная. Последняя связана с невнимательностью исследователей и неверным определением пола цветков или особей. Объективная причина основывается на лабильности половой дифференциации вида или совмещении половых форм у растений одного вида. В обзоре Н. Когрелайнен (1998) приведены сведения об изменении пола под действием факторов окружающей среды или искусственного воздействия у 105 видов растений. Однако все эти случаи относятся только к двум половым формам — диэции и моноэции. Тем не менее для растений с иными формами половой дифференциации (гинодиэция, андродиэция, субдиэция и др.) известны факты кардинального изменения в соотношении половых форм на популяционном уровне. И здесь необходимо четко разделять причины таких перестроек. С одной стороны, это связано с особенностями самой половой формы, обусловленными

ее происхождением, эволюцией и поддержанием. Например, для целого ряда гинодиэтических или андродиэтических видов характерно наличие в популяциях не только обоеполых, женских или мужских особей соответственно, но и гиномоноэтических или андромоноэтических особей соответственно (Knuth, 1898; Demyanova, 1985, 2011, 2013; Godin, 2019, 2020). С другой стороны, у некоторых видов действительно в разных частях ареала описаны разные половые формы. Например, *Silene acaulis* (L.) Jacq. (Caryophyllaceae) в Финляндии характеризуется триэцией (Alatalo, Molau, 2001), а на Аляске (Morris, Doak, 1998) — гинодиэцией. Популяции *Pachycereus pringlei* (Cactaceae) могут быть триэчными и гинодиэчными (Fleming et al., 1998). В обоих случаях переход между триэцией и гинодиэцией связан с “потерей” или “приобретением” мужских особей. Анализ литературы показывает, что совмещение разных половых форм у одного вида часто наблюдается в крупных и полиморфных родах (Knuth, 1898; Demyanova, 1985). *Ranunculus* L. принадлежит к одному из таких родов. Он насчитывает до 600 видов, встречающихся

во всех географических зонах — от арктических тундр до пустынь и от низкогорий до альпийских поясов (Tamura, 1995). Среди его представителей встречаются виды с разными формами половой дифференциации: андромоноэция (*Ranunculus alpestris* L., *R. glacialis* L.; Knuth, 1898), гиномоноэция (*R. arvensis* L., *R. hybridus* Biria, *R. trichophyllus* Chaix s.l.; Schulz, 1890; Knuth, 1898), гинодиэция (*R. acris* L., *R. bulbosus* L., *R. repens* L., *R. walo-kochii* Hörandl et Gutermann; Knuth, 1898; Demyanova, 2011; Godin, 2023a), андродиэция (*R. pedatus* subsp. *silvestripaceus* (Dubovik) Elenevsky et Derv.-Sok.; Demyanova, 2013; *R. ficaria* subsp. *ficaria*; Godin, 2024).

Ranunculus agg. *auricomus* L. (лютик золотистый) — кистекорневое поликарпическое растение с эпигеогенным коротким корневищем, гемикриптофит, мезофит (Rabotnov, Saurina, 1971). Его ареал простирается от Южной Европы на север до Гренландии и на восток через Северную Азию до полуострова Сьюард на Аляске (Tzvelev, 2001). Встречается на лугах, лесных полянах и опушках, окраинах болот, в болотистых лесах, среди кустарников. В европейской части России входит в состав травостоя следующих ассоциаций: *Deschampsio-Festucetum pratensis*, *Deschampsio-Agrostietum tenuis*, *Sedo acris-Agrostietum tenuis*, *Carici vulpinae-Deschampsietum cespitosae*, *Geranio pratense-Filipenduletum ulmariae*, *Lysimachio vulgaris-Filipenduletum ulmariae*, *Poo palustris-Alopecuretum pratensis*, *Anthoxantho-Agrostietum* (Vasilevich, Bibikova, 2007; Shchukina, 2008, 2009).

R. agg. auricomus представляет собой комплекс видов, обладающий высоким морфологическим полиморфизмом, многие представители которого полиплоиды (преимущественно аллополиплоиды от тетра- до октаплоидов), с широким распространением факультативного апомиксиса (Rozanova, 1922, 1925; Tzvelev, 1994; Hörandl, 2008; Karbstein et al., 2020). Сведения о половой дифференциации этого видового комплекса крайне немногочисленны. А. Schulz (1890) упоминает, что в Тюрингии (Германия) крайне редко встречаются пестичные цветки, которые располагаются на одной особи с обоеполыми цветками (гиномоноэцичные особи) или на отдельных особях (женские). Следовательно, в Тюрингии для этого видового комплекса характерна гинодиэция. В Кургурском лесном заказнике (Пермский край) у *R. auricomus* Е. И. Демьяновой (Demyanova, 1990) были впервые выявлены андродиэция и высокая вариабельность

частоты особей с тычиночными цветками — от 0.1 до 15.0%. Она показала, что популяции этого вида состоят из трех типов особей: с обоеполыми цветками (92%), с обоеполыми и тычиночными цветками (6.5%) и с тычиночными цветками (1.5%) (Demyanova, 2013). Неоднозначность, слабая изученность и противоречивость сведений о половой экспрессии этого видового комплекса предопределили **цель** данной работы — выявление половой дифференциации *R. agg. auricomus* в Московской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение половой дифференциации *Ranunculus* agg. *auricomus* проведено в течение пяти лет с 2019 по 2023 г. в Московской области. В связи с большим морфологическим полиморфизмом этого видового комплекса для сбора материала и дальнейшего анализа использовали только растения с сильно, но в разной степени рассеченными пластинками розеточных листьев (Tzvelev, 2001). Проанализированы морфологические особенности 50 обоеполых, 50 тычиночных и 50 пестичных цветков, собранных с 10 особей разных половых форм. 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 фертильности 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 15 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 200—300 пыльцевых зерен. В результате изучена пыльца 50 обоеполых и 50 тычиночных цветков 10 особей разных половых форм. Определение размеров пыльцевых зерен проводилось на тех же препаратах. Измерение осуществляли с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40. Изучена пыльца по двум признакам: экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %. Степень рецептивности рылец проверялась по методике Робинсона (Robinson, 1924): поверхность зрелых, готовых воспринимать пыльцу рылец окрашивается слабым раствором

перманганата калия в коричневый или бурый цвет, а не созревших — не окрашивается.

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.

Ординация обоеполых, тычиночных и пестичных цветков проведена с помощью метода главных компонент. Поскольку в пестичных цветках полностью отсутствует андроцей, то в анализ включены

только параметры цветков, характеризующие чашечку, венчик и гинецей. Значения параметров 50 обоеполых, 50 тычиночных и 50 пестичных цветков усреднены для каждой из 10 обоеполых, мужских и женских особей. Перед определением главных компонент проведена нормировка путем центрирования значений признаков к их средним арифметическим (Zhivotovskii, 1979).

С 2019 по 2023 г. изучена половая структура семи ценопопуляций (ЦП) *R. aggr. auricomus* в разных растительных сообществах Московской области.

ЦП 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. ст. Аникеевка. Лисохвостно-щучково-разнотравный луг. Общее проективное покрытие

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполых, тычиночных и пестичных цветков *Ranunculus aggr. auricomus* в Московской области

Table 1. Values of morphological characters of perfect, staminate and pistillate flowers of *Ranunculus aggr. auricomus* in Moscow Region

Признак Morphological character	Цветок Flower	Min–Max	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>p</i>
Диаметр чашечки, мм Calyx diameter, mm	b	11.0–13.0	11.8±0.3	0.000*
	s	8.0–10.0	9.2±0.3	0.000**
	p	9.0–10.0	9.4±0.2	0.618***
Длина чашелистиков, мм Sepal length, mm	b	4.6–5.0	4.8±0.1	0.180
	s	4.3–5.0	4.6±0.1	0.000
	p	3.3–4.3	3.8±0.2	0.000
Ширина чашелистиков, мм Sepal width, mm	b	2.8–4.5	3.6±0.3	0.019
	s	2.8–3.0	2.9±0.1	0.001
	p	2.2–2.9	2.5±0.1	0.001
Диаметр венчика, мм Corolla diameter, mm	b	14.0–16.0	15.0±0.4	0.000
	s	10.0–12.0	11.2±0.3	0.000
	p	11.0–13.0	12.0±0.3	0.071
Длина лепестков, мм Petal length, mm	b	6.6–6.8	6.7±0.1	0.000
	s	4.3–5.5	5.1±0.2	0.000
	p	5.3–5.6	5.4±0.1	0.143
Ширина лепестков, мм Petal width, mm	b	6.8–7.0	6.9±0.1	0.000
	s	3.8–5.3	4.8±0.2	0.000
	p	5.7–6.0	5.8±0.1	0.000
Число тычинок, шт. Number of stamens	b	5–38	27.6±1.0	0.379
	s	26–32	28.8±0.9	
Длина тычиночных нитей, мм Filament length, mm	b	1.3–2.5	1.9±0.2	0.070
	s	1.0–1.8	1.5±0.1	
Длина пыльников, мм Anther length, mm	b	1.0–1.2	1.1±0.04	0.000
	s	0.8–0.9	0.8±0.02	
Ширина пыльников, мм Anther width, mm	b	0.3–0.5	0.4±0.01	0.000
	s	0.3–0.4	0.3±0.01	
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, μm	b	28.8–32.5	31.1±0.4	0.113
	s	30.0–35.0	32.1±0.4	

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (end)

Признак Morphological character	Цветок Flower	Min-Max	$M \pm m$	p
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b s	58.3–64.8 76.2–89.7	61.3 ± 3.2 82.4 ± 3.6	0.000
Число плодолистиков, шт. Number of carpels	b s p	30–40 28–35 50–60	36.0 ± 1.7 32.6 ± 1.3 56.6 ± 1.7	0.116 0.000 0.000
Длина завязи, мм Ovary length, mm	b s p	1.1–1.5 0.6–0.8 1.1–1.3	1.3 ± 0.1 0.7 ± 0.1 1.1 ± 0.1	0.000 0.060 0.000
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	b s p	0.9–1.2 0.5–0.6 0.7–0.9	1.0 ± 0.1 0.5 ± 0.1 0.8 ± 0.1	0.000 0.000 0.000
Длина стилодия, мм Stylodium length, mm	b s p	0.5–0.6 0.3–0.5 0.5–0.7	0.6 ± 0.03 0.4 ± 0.03 0.6 ± 0.03	0.000 0.410 0.000
Диаметр рыльца, мм Stigma diameter, mm	b s p	0.13–0.15 0.08–0.10 0.15–0.18	0.14 ± 0.01 0.08 ± 0.01 0.17 ± 0.01	0.000 0.000 0.000

Примечание. Минимальное (Min) и максимальное (Max) значения признака; M – среднее арифметическое значение признака; m – его ошибка; **полужирным** шрифтом выделены значения критерия Стьюдента, показывающие наличие достоверных различий; b – обоеполые; s – тычиночные; p – пестичные цветки; * – различия между обоеполыми и тычиночными цветками, ** – обоеполыми и пестичными цветками; *** – тычиночными и пестичными цветками.

Note. Min-max – minimum and maximum values of character; M – mean value; m – mean error; **bold** font indicates the values of the Student's t-test showing significant differences; b – perfect; s – staminate, and p – pistillate flowers; * – differences between perfect and staminate flowers; ** – differences between perfect and pistillate flowers, *** – differences between staminate and pistillate flowers.

(ОПП) – 95%, проективное покрытие вида (ППВ) – 8%. Доминанты: *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Alopecurus pratensis* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Ranunculus acris* L., *Carex cespitosa* L., *C. acuta* L.

ЦП 2. МО, городской округ Мытищи, окр. пос. Нагорное. Овсяницево-разнотравный луг. ОПП – 95%, ППВ – 10%. Доминанты: *Festuca rubra* L., *Agrostis capillaris* L., *Phleum pratense* L., *Filipendula ulmaria*, *Ranunculus acris*, *Deschampsia cespitosa*, *Rumex acetosa* L., *Galium mollugo* L., *G. boreale* L.

ЦП 3. МО, Истринский р-н, окр. пос. Павловская Слобода. Щучково-лисохвостно-луговоовсянищевый луг. ОПП – 85%, ППВ – 5%. Доминанты: *Deschampsia cespitosa*, *Alopecurus pratensis*, *Festuca rubra*, *Geum rivale* L., *Stellaria graminea* L., *Silene flos-cuculi* (L.) Greuter et Burdet.

ЦП 4. МО, Истринский р-н, окр. пос. Павловская Слобода. Полевицево-разнотравный суходольный луг. ОПП – 90%, ППВ – 3%. Доминанты: *Agrostis capillaris*, *Anthoxanthum odoratum* L., *Centaurea jacea* L., *Phleum pratense*, *Festuca rubra*, *Leucanthemum vulgare* Lam., *Achillea millefolium* L., *Prunella vulgaris* L.

ЦП 5. МО, городской округ Долгопрудный, окр. г. Долгопрудный. Манжетково-щучковый луг. ОПП – 95%, ППВ – 3%. Доминанты: *Deschampsia cespitosa*, *Alchemilla acutiloba*, *Trifolium medium* L., *Achillea millefolium* L., *Festuca rubra*, *Phleum pratense*.

ЦП 6. МО, городской округ Красногорск, окр. дер. Путилково. Осоково-разнотравный заболоченный луг. ОПП – 95%, ППВ – 3%. Доминанты: *Carex cespitosa* L., *Scirpus sylvaticus* L., *Caltha palustris* L., *Bistorta officinalis* Delarbre, *Cirsium palustre* (L.) Scop., *Coronaria flos-cuculi*, *Cardamine pratensis* L.

ЦП 7. МО, городской округ Пушкинский, окр. г. Пушкино. Влажный разнотравный луг. ОПП – 95%, ППВ – 3%. Доминанты: *Centaurea phrygia* L., *Succisa pratensis* Moench, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Deschampsia cespitosa*, *Alchemilla acutiloba*.

В исследованных ЦП регулярным способом на трансектах закладывались учетные площадки размерами 1.0 × 1.0 м. Общая площадь трансекты составляла от 10 до 50 м². 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 202 до 217 особей генеративного периода.

Для выявления флуктуаций половой структуры в двух ЦП (№ 1, 2) проведен анализ полового спектра в течение пяти лет. Кроме того, поставлен опыт по выявлению возможности смены половой дифференциации цветков у особей. Для этого в ЦП 1 в 2019 г. этикетированы по пять особей разных половых форм и в дальнейшем каждый год проанализирован их тип цветков.

Оценка частот половых форм 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 форм в ЦП 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 половых форм. Результаты вычислений представлены в табл. 2 и 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение половой дифференциации *Ranunculus aggr. auricomus* показало, что этот видовой комплекс образует три типа цветков: обоеполые, тычиночные и пестичные.

Морфология цветков. Цветки гемициклические, с двойным околоцветником, гетеромерные: пентамерные в чашечке и венчике, полимерные в андроcee и гинеcee. Одна из отличительных особенностей венчика этого видового комплекса – его апеталия, когда до 80% особей в ценопопуляциях имеют недоразвитые лепестки. Ранее были подробно описаны цветки двух близкородственных видов (*Ranunculus acris* и *R. cassubicus* – Godin, 2023a, b), поэтому ограничусь лишь приведением данных о структурных и размерных отличиях трех типов цветков у *R. aggr. auricomus*.

В обоеполых цветках наблюдается высокая изменчивость числа тычинок (см. табл. 1): встречаются цветки с небольшим числом тычинок (до 5 шт.). Однако выделять еще один тип цветка (с частичной андростерильностью) скорее всего не целесообразно, поскольку они не образуются на отдельных особях (что, например, наблюдалось у *R. cassubicus*). С функциональной точки зрения это тоже обоеполые цветки, обладающие фертильными андроцеом и гинецеом.

Различий в строении околоцветника между обоеполыми, тычиночными и пестичными цветками не выявлено. В пестичных цветках полностью редуцирован андроцей, не осталось даже рудиментов тычинок. В тычиночных цветках гинецей

Таблица 2. Половой спектр ценопопуляций *Ranunculus aggr. auricomus* в Московской области

Table 2. Sex ratio in populations of *Ranunculus aggr. auricomus* in Moscow Region

Номер ЦП No of populations	Число особей, шт. Number of plants	Соотношение особей (%) с Sex ratio (%) of plants with				
		обоеполыми цветками perfect flowers	тычиночными цветками staminate flowers	пестичными цветками pistillate flowers	обоеполыми и пестичными цветками perfect and pistillate flowers	обоеполыми и тычиночными цветками perfect and staminate flowers
1	202	79.2±2.9	3.4±1.3	3.0±1.2	2.0±1.0	12.4±2.6
2	217	77.9±2.8	3.7±1.3	2.8±1.1	1.8±0.9	13.8±2.7
3	212	77.4±2.9	2.8±1.1	3.8±1.3	2.4±1.0	13.7±2.7
4	208	76.9±2.9	3.8±1.3	2.4±1.1	1.0±0.7	15.9±2.9
5	203	78.8±2.9	3.0±1.2	3.4±1.3	3.0±1.2	11.8±2.6
6	203	80.8±2.8	3.4±1.3	1.0±0.7	1.5±0.8	13.3±2.7
7	204	78.4±2.9	3.9±1.4	3.9±1.4	2.9±1.2	10.8±2.5

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

Note. The shares of sexual forms are presented as $M \pm m$; *M* – mean value; *m* – mean error.

Таблица 3. Половая структура ценопопуляций *Ranunculus aggr. auricomus* в разные годы исследования**Table 3.** Sex ratio in *Ranunculus aggr. auricomus* populations in different years

Год Year	Число особей Number of plants	Соотношение особей с, % Sex ratio (%) of plants with					<i>G</i>	<i>P</i>
		обоеполыми цветками perfect flowers	тычиночными цветками staminate flowers	пестичными цветками pistillate flowers	обоеполыми и пестичными цветками perfect and pistillate flowers	обоеполыми и тычиночными цветками perfect and staminate flowers		
ЦП 1 / Population 1								
2019	202	79.2±2.9	3.4±1.3	3.0±1.2	2.0±1.0	12.4±2.6	1.478	0.831
2020	190	80.1±2.8	3.0±1.3	2.9±1.2	1.9±1.0	12.1±2.6		
2021	200	78.7±2.9	2.8±1.3	3.1±1.2	1.8±1.0	13.6±2.6		
2022	198	79.6±2.9	3.1±1.3	3.2±1.2	2.1±1.0	12.0±2.6		
2023	204	80.4±2.9	3.3±1.2	2.8±1.2	2.0±1.0	11.5±2.6		
ЦП 2 / Population 2								
2019	217	77.9±2.8	3.7±1.3	2.8±1.1	1.8±0.9	13.8±2.7	2.636	0.620
2020	210	78.2±2.8	3.6±1.3	2.7±1.1	1.7±0.9	13.8±2.7		
2021	206	76.8±2.8	3.5±1.3	2.5±1.1	1.8±0.9	15.4±2.8		
2022	212	75.9±2.9	3.4±1.3	2.4±1.1	1.9±0.9	16.4±2.8		
2023	198	77.3±2.8	3.5±1.3	2.7±1.1	1.8±0.9	14.7±2.7		

Примечание. Участие половых форм представлено в виде *M*, где *M* — среднее арифметическое значение признака; *G* — коэффициент достоверности различий соотношения половых форм; *P* — достоверность различий.

Note. The shares of sexual forms are presented as *M* — mean value; *G* — *G*-test; *P* — significance of differences.

сильно редуцирован, представлен небольшими стерильными плодolistиками: практически незаметные рыльца не дают окрашивания со слабым раствором перманганата калия. Фертильность пыльцы в тычиночных цветках значимо выше, чем в обоеполых (см. табл. 1).

Размерные различия цветков. Выявлены статистически существенные различия по ряду параметров между обоеполыми, тычиночными и пестичными цветками (см. табл. 1).

Тычиночные цветки по размерам многих исследованных признаков статистически меньше, чем аналогичные параметры обоеполых цветков (см. табл. 1). Исключение составляют только четыре признака — длина чашелистиков, число тычинок и плодolistиков, экваториальный диаметр пыльцевых зерен, по которым оба типа цветков значимо не различались.

При сравнении обоеполых и пестичных цветков выделяется три группы признаков (см. табл. 1). В первую группу отнесены параметры, значения

которых значимо больше у обоеполых цветков в сравнении с пестичными: все характеристики чашечки и венчика, ширина завязи. Вторую группу составляют признаки, значения которых существенно выше у пестичных цветков: число плодolistиков и диаметр рыльца. К третьей группе принадлежат признаки, по значениям которых оба типа цветков значимо не различаются: длина завязи и стилодия.

Сравнение размерных показателей тычиночных и пестичных цветков позволило разбить их на три группы (см. табл. 1). Первую группу составляют признаки, по значениям которых эти типы цветков значимо не различаются: диаметр чашечки и венчика, длина лепестка. Во вторую группу отнесены два признака, значения которых существенно выше у тычиночных цветков: длина и ширина чашелистиков. Все параметры гинецея и ширина лепестков принадлежат к третьей группе признаков, значения которых значимо больше у пестичных цветков.

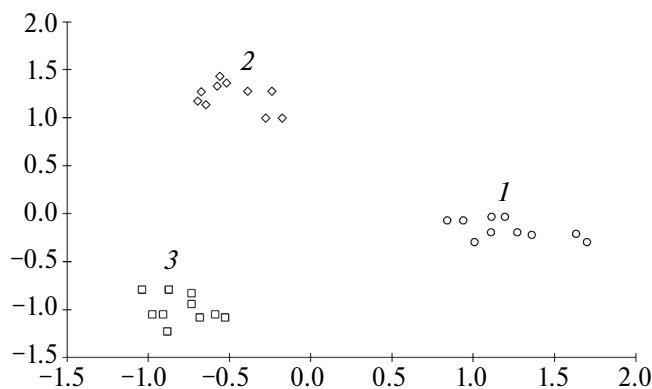


Рис. 1. Ординация обоеполых, пестичных и тычиночных цветков *Ranunculus aggr. auricomus* методом главных компонент.

По оси X – первая главная компонента, по оси Y – вторая главная компонента; 1 – обоеполые; 2 – пестичные; 3 – тычиночные цветки.

Fig. 1. Ordination of perfect, pistillate, and staminate flowers in *Ranunculus aggr. auricomus* by the principal component analysis (PCA).

X -axis – PCA 1, Y -axis – PCA 2; 1 – perfect; 2 – pistillate; 3 – staminate flowers.

Ординация цветков разных половых форм. По размерам околоцветника и гинецея обоеполые, тычиночные и пестичные цветки четко разделились на три группы в плоскости первых двух главных компонент, которые суммарно объясняют 86.2% дисперсии (рис. 1). С первой главной компонентой тесно связаны: диаметр чашечки ($r = 0.958$), диаметр венчика ($r = 0.958$), ширина чашелистика ($r = 0.741$), длина и ширина лепестков ($r = 0.946$ и 0.915 соответственно), длина и ширина завязи ($r = 0.751$ и 0.883 соответственно). Первую главную компоненту можно интерпретировать как “общие размеры цветка”. По перечисленным выше признакам обоеполые цветки крупнее, чем тычиночные и пестичные. Вторая главная компонента объясняет 32.3% дисперсии и положительно коррелирует с числом плодолистиков ($r = 0.876$), длиной стилодия ($r = 0.771$) и диаметром рыльца ($r = 0.927$), отрицательно – с длиной чашелистика ($r = -0.771$). Вторую главную компоненту можно охарактеризовать как “степень развития женских генеративных органов в цветке”. Уменьшение значений параметров гинецея происходит в следующем ряду: пестичные – обоеполые – тычиночные.

Распределение разных типов цветков на особях. В исследованных ценопопуляциях обоеполые,

тычиночные и пестичные цветки встречались в разных комбинациях на пяти типах особей, образующих: 1) только обоеполые цветки; 2) только тычиночные цветки; 3) только пестичные цветки; 4) обоеполые и тычиночные цветки; 5) обоеполые и пестичные цветки. Таким образом, в Московской области *R. aggr. auricomus* характеризуется триэцией, которая сопровождается гино- и андромоноэцией.

Синфлоресценции. Синфлоресценции *Ranunculus aggr. auricomus* представляют собой вариант закрытого тирса, субъединицы которого – дихазии с разными вариантами редукции. Довольно часто наблюдается недоразвитие одного или реже обоих цветков на боковых осях дихазия, в результате чего он становится 2- или 1-цветковым соответственно. Число дихазиев в синфлоресценциях сильно варьирует, что обуславливает высокую изменчивость числа цветков у особей: их число колеблется от 1 до 12.

Анализ пространственного расположения разных типов цветков в синфлоресценциях у гино- и андромоноэцичных особей показал следующее. Обоеполые цветки занимают терминальное положение на верхушке оси тирса и в дихазиях паракладиев. Тычиночные цветки у андромоноэцичных особей и пестичные цветки у гиномоноэцичных особей формируются всегда на боковых осях дихазиев, т.е. на побегах самых высоких порядков ветвления.

Пространственное расположение обоеполых и тычиночных цветков у андромоноэцичных особей и обоеполых и пестичных цветков у гиномоноэцичных особей в течение пяти лет наблюдений за этикетированными растениями не изменялось. 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 33 до 80% общего числа цветков в течение пяти лет наблюдений. У всех пяти половых форм особей *R. aggr. auricomus* не зарегистрировано появление цветков противоположного пола и смены, хотя бы частичной, половой дифференциации не отмечено.

Половая структура ценопопуляций. В половом спектре исследованных семи ценопопуляций всегда преобладали особи с обоеполыми цветками (от 76.9 до 80.8% от общего числа генеративных особей). Из других вариантов особей наиболее распространены андромоноэцичные растения,

частота которых варьировала от 10.8 до 15.9%. Все остальные половые формы особей встречались довольно редко (см. табл. 2).

Соотношение особей с разными типами цветков в пределах двух отдельных ЦП (1 и 2) не претерпело заметных изменений в разные года ($G = 1.478-2.636$ при $P > 0.620$) (см. табл. 3). Таким образом, половая структура ЦП *R. agg. auricomus* достаточно стабильна и может служить одним из маркеров биологических особенностей данного вида на популяционном уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что *Ranunculus agg. auricomus* в Московской области обладает половым полиморфизмом в форме триэции, которая сочетается с гино- и андромоноэцией.

Хотя триэция — довольно редко встречающаяся половая форма, с момента выхода обзора по ней (Godin, 2022) число триэчных видов увеличилось на два: *Idesia polycarpa* (Salicaceae) (Wang et al., 2021) и *Ranunculus agg. auricomus*. Обнаружение триэции у *Ranunculus agg. auricomus* не случайность. Дело в том, что этот видовой комплекс полностью соответствует описанному ранее эколого-морфологическому облику триэчных растений: гемикриптофит, травянистое поликарпическое растение, биотический способ опыления, сухие плоды, широкое распространение в умеренных широтах Бореального подцарства Голарктического царства, наличие популяций с разной половой дифференциацией особей, более высокая фертильность пыльцы тычиночных цветков в сравнении с обоеполами, наличие полиплоидии. Тем не менее это всего лишь второй триэчный вид в семействе Ranunculaceae и первый вид в роде *Ranunculus* L. (Godin, 2022). Вполне возможно предположить выявление других видов из этого семейства, обладающих триэцией.

Анализ данных литературы и собственные наблюдения показывают, что в разных частях ареала *R. agg. auricomus* половая дифференциация изменяется и встречаются гинодиэчные (Schulz, 1890), андродиэчные (Demyanova, 2013) и триэчные популяции. Нет никаких оснований сомневаться в результатах исследования полового полиморфизма указанными авторами, поэтому остается ответить на вопрос о причинах изменения половой структуры популяций.

Анализируя половой спектр триэчных ценопопуляций в Московской области и биологические особенности *R. agg. auricomus*, необходимо остановиться на трех фактах. Во-первых, во всех исследованных местообитаниях отмечается встречаемость *R. agg. auricomus* и *R. cassubicus* в смежных сообществах или даже наблюдается совместное произрастание обоих видов в одном фитоценозе (личные наблюдения). Кроме того, обнаруживается перекрывание времени цветения у этих двух видов: как правило пик цветения *R. cassubicus* совпадает с началом цветения *R. agg. auricomus*. Во-вторых, обращает на себя внимание некоторое сходство в половой экспрессии обоих видов: у *R. cassubicus* гинодиэция сопровождается гиномоноэцией и наличием частично андростерильных цветков (число тычинок сильно варьирует) (Godin, 2023b). Аналогичная ситуация встречается и у *R. agg. auricomus*. В-третьих, *R. agg. auricomus* в европейской части своего ареала представлен чрезвычайно сложным комплексом популяций самосовместимых растений, отличающихся друг от друга происхождением, плоидностью, соотношением степени амфимиксиса и апомиксиса при завязывании семян и способных гибридизировать между собой в разных комбинациях (Hörandl, 2008; Karbstein et al., 2020; Bradican et al., 2023). Учитывая все перечисленное, можно выдвинуть следующую гипотезу. Во время цветения пыльца *R. cassubicus* возможно неоднократно попадала на цветки *R. agg. auricomus*, что могло в конце концов привести к образованию пестичных цветков у последнего. Образование семян за счет амфимиксиса и апомиксиса “закрепило” участие женских особей в популяциях. Следовательно, наличие у *R. agg. auricomus* андромоноэчных особей можно рассматривать как наследие “андродиэчного состояния”, а гиномоноэчных особей — приобретение, связанное с появлением гинодиэции. Конечно же сходная ситуация взаимного расположения *R. agg. auricomus* и *R. cassubicus* и частичного совмещения их цветения характерна, наблюдается и в Пермском крае, однако у *R. cassubicus* в этом регионе половой полиморфизм не выявлен. Таким образом, в пределах европейской части ареала *R. agg. auricomus* с востока на запад наблюдается переход от андродиэции (Пермский край) через триэцию (Московская область) к гинодиэции (Германия) или наоборот. В настоящее время сложно понять и объяснить причины таких кардинальных перестроек в половой дифференциации.

Хотя можно предположить, что из-за широкого распространения факультативного апомиксиса в разных частях ареала возможно формирование и поддержание “локальных состояний” в половой экспрессии вида, когда популяции в разных регионах будут значительно отличаться друг от друга по составу и соотношению половых форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ranunculus aggr. auricomus в Московской области — триэичный вид, образующий три типа цветков: обоеполые (с фертильными тычинками и плодolistиками), пестичные (полное отсутствие тычинок) и тычиночные (с фертильными тычинками и редуцированными нефункционирующими плодolistиками). Околоцветник обоеполых цветков крупнее, чем у тычиночных и пестичных. Проанализированные семь ценопопуляций включали пять типов особей, образующих: 1) обоеполые цветки (76.9–80.8% от общего числа генеративных особей); 2) тычиночные цветки (2.8–3.9%); 3) пестичные цветки (1.0–3.9%); 4) обоеполые и тычиночные цветки (10.8–15.9%); 5) обоеполые и пестичные цветки (1.0–3.0%). В течение пяти лет наблюдений (2019–2023) особи разных половых форм не меняли пол цветков и половая структура ценопопуляций оставалась стабильной, без резких колебаний.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Alatalo J.M., Molau U. 2001. Pollen viability and limitation of seed production in a population of the circumpolar cushion plant, *Silene acaulis* (Caryophyllaceae). — Nord. J. Bot. 21(4): 365–372.
https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2001.tb00780.x
- Bradican J.P., Tomasello S., Boscutti F., Karbstein K., Hörandl E. 2023. Phylogenomics of Southern European taxa in the *Ranunculus auricomus* Species complex: the apple doesn't fall far from the tree. — Plants. 12(21): 3664.
https://doi.org/10.3390/plants12213664
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. Бот. журн. 70(10): 1289–1301.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 1990. Половой полиморфизм цветковых растений: Дис. ... докт. биол. наук. М. 299 с.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). — Бот. журн. 96(10): 1297–1315.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 2013. О половом полиморфизме некоторых андродиэичных растений. — Бот. журн. 98(9): 1139–1146.
- [Fedorov, Artyushenko] Фёдоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- Fleming T.H., Maurice S., Hamrick J.L. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). — Evol. Ecol. 12(3): 279–289.
https://doi.org/10.1023/a:1006548132606
- [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэзии в системе APG IV. — Бот. журн. 104(5): 669–683.
https://doi.org/10.1134/S0006813619050053
- [Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. — Бот. журн. 105(3): 236–252.
https://doi.org/10.31857/S0006813620030023
- [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. 2023а. Половой полиморфизм *Ranunculus acris* (Ranunculaceae) в Московской области. — Бот. журн. 108(1): 13–22.
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
- [Godin] Годин В.Н. 2024. Андродиэция у *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (Ranunculaceae). — Бот. журн. 109(2): 176–187.
https://doi.org/10.31857/S0006813624020058
- Hörandl E. 2008. Evolutionary Implications of self-compatibility and reproductive fitness in the apomictic *Ranunculus auricomus* polyploid complex (Ranunculaceae). — Int. J. Plant Sci. 169(9): 1219–1228.
https://doi.org/10.1086/591980
- Karbstein K., Rahmsdorf E., Tomasello S., Hodac L., Hörandl E. 2020. Breeding system of diploid sexuals within the *Ranunculus auricomus* complex and its role in a geographical parthenogenesis scenario. — Ecol. Evol. 10(24): 14435–14450.
https://doi.org/10.1002/ece3.7073
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 p.
- Korpelainen H. 1998. Labile sex expression in plants. — Biol. Rev. 73(2): 157–180.
https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1997.tb00028.x
- Morris W., Doak D. 1998. Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices. — Amer. J. Bot. 85(6): 784–793.
https://doi.org/10.2307/2446413
- [Rabotnov, Saurina] Работнов Т.А., Саурина Н.И. 1971. Численность и возрастной спектр некоторых

- ценотических популяций лютиков *Ranunculus acris* L. и *R. auricomus* L. — Бот. журн. 56(4): 476–484.
- Robinsohn 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.
- [Rozanova] Розанова М.А. 1922. К вопросу о переходных формах между *Ranunculus cassubicus* L. и *R. Auricomus* L. — Журн. русск. бот. о-ва. 7(8): 31–43.
- [Rozanova] Розанова М.А. 1925. Изменчивость *Ranunculus auricomus* и *Ranunculus cassubicus*. — Журн. русск. бот. о-ва. 10(1-2): 95–104.
- [Shchukina] Щукина К.В. 2008. Таволговые и лисохвостные луга поймы реки Вятки. — Бот. журн. 93(5): 713–726.
- [Shchukina] Щукина К.В. 2009. Фитоценотическая характеристика мезофильных настоящих лугов поймы реки Вятки. — Бот. журн. 94(9): 1334–1351.
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen, II. — Bibliotheca Botanica. 17: 1–224.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Tamura M. 1995. Angiospermae: Ordnung Ranunculales, Fam. Ranunculaceae. — In: Engler A., Prantl K. (Hrsg.) Die natürlichen Pflanzenfamilien. Berlin. Band 17a. № IV. 550 p.
- [Tzvelev] Цвелёв Н.Н. 1994. О роде лютик (*Ranunculus* L., Ranunculaceae) в Восточной Европе. — Бюл. МОИП. Отд. Биол. 99(5): 64–76.
- [Tzvelev] Цвелёв Н.Н. 2001. Род Лютик — *Ranunculus* L. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 100–158.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2007. Щучковые и лисохвостные луга Северо-Запада Европейской России. — Бот. журн. 92(1): 29–41.
- Wang Y., Luo A., Lyu T., Dimitrov D., Xu X., Freckleton R.P., Li Y., Su X., Li Y., Liu Y., Sandanov D., Li Q., Hao Z., Liu S., Wang Z. 2021. Global distribution and evolutionary transitions of angiosperm sexual systems. — Ecol. Lett. 24(9): 1835–1847.
<https://doi.org/10.1111/ele.13815>
- [Zhivotovskii] Животовский Л.А. 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биол. 40(4): 587–602.

TRIOECY IN *RANUNCULUS AURICOMUS* (RANUNCULACEAE)

V. N. Godin¹, *

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

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

Trioecy is here described for the first time in the perennial herbaceous polycarpic *Ranunculus auricomus* L. (goldilocks buttercup) in the Moscow Region. The study has shown that *R. auricomus* produces three types of flowers, differing in the structure of both the androecium and gynoecium: perfect flowers (with fertile stamens and carpels), pistillate flowers (complete absence of stamens), and staminate flowers (with fertile stamens and reduced nonfunctional carpels). The perfect flowers and their parts are larger than those of the staminate and pistillate flowers. The seven studied populations included five types of plants, forming: 1) perfect flowers (76.9–80.8% of the total number of generative plants); 2) staminate flowers (2.8–3.9%); 3) pistillate flowers (1.0–3.9%); 4) perfect and staminate flowers (10.8–15.9%); 5) perfect and pistillate flowers (1.0–3.0%). Over the five years of observations (2019–2023), plants of different sexual forms did not change the sex of flowers, and the sex ratio in the populations remained stable, with minor fluctuations.

Keywords: *Ranunculus auricomus*, trioecy, flower morphology, sex ratio, population

ACKNOWLEDGEMENTS

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

REFERENCES

- Alatalo J.M., Molau U. 2001. Pollen viability and limitation of seed production in a population of the circumpolar cushion plant, *Silene acaulis* (Caryophyllaceae). — Nord. J. Bot. 21(4): 365–372.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2001.tb00780.x>
- Bradican J.P., Tomasello S., Boscutti F., Karbstein K., Hörandl E. 2023. Phylogenomics of Southern European taxa in the *Ranunculus auricomus* Species complex: the apple doesn't fall far from the tree. — Plants. 12(21): 3664.
<https://doi.org/10.3390/plants12213664>
- Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 70(10): 1289–1301 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 1990. Polovoy polimorfizm tsvetkovykh rasteniy [Sexual polymorphism of flowering plants]: Diss. ... Doct. Sci. Moscow. 299 p. (In Russ.).

- Demyanova E.I. 2011. The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). — Bot. Zhurn. 96(10): 1297–1315 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2013. On the sexual polymorphism of some androdioecious plants. — Bot. Zhurn. 98(9): 1139–1146 (In Russ.).
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Fleming T.H., Maurice S., Hamrick J.L. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). — Evol. Ecol. 12(3): 279–289.
<https://doi.org/10.1023/a:1006548132606>
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — Bot. Zhurn. 104(5): 669–683 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 105(3): 236–252 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- 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>
- [Godin] Гордин В.Н. 2024. Androdioecy in *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (Ranunculaceae). — Bot. Zhurn. 109(2): 176–187 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813624020058>
- Hörandl E. 2008. Evolutionary Implications of self-compatibility and reproductive fitness in the apomictic *Ranunculus auricomus* polyploid complex (Ranunculaceae). — Int. J. Plant Sci. 169(9): 1219–1228.
<https://doi.org/10.1086/591980>
- Karbstein K., Rahmsdorf E., Tomasello S., Hodac L., Hörandl E. 2020. Breeding system of diploid sexuals within the *Ranunculus auricomus* complex and its role in a geographical parthenogenesis scenario. — Ecol. Evol. 10(24): 14435–14450.
<https://doi.org/10.1002/ece3.7073>
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Korpelainen H. 1998. Labile sex expression in plants. — Biol. Rev. 73(2): 157–180.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1997.tb00028.x>
- Morris W., Doak D. 1998. Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices. — Amer. J. Bot. 85(6): 784–793.
<https://doi.org/10.2307/2446413>
- Rabotnov T.A., Saurina N.I. 1971. The density and the age composition of certain populations of *Ranunculus acris* L. and *R. auricomus* L. — Bot. Zhurn. 56(4): 476–484 (In Russ.).
- 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.
- Rozanova M.A. 1922. On the issue of transitional forms between *Ranunculus cassubicus* L. and *Ranunculus auricomus* L. — J. Soc. Bot. Russ. 7: 31–45 (In Russ.).
- Rozanova M.A. 1925. Variation in *Ranunculus auricomus* and *R. cassubicus*. — J. Soc. Bot. Russ. 10(1–2): 95–104 (In Russ.).
- Shchukina K.V. 2008. Meadow-sweet and meadow foxtail meadows in the flood-plain of the Vyatka River. — Bot. Zhurn. 93(5): 713–726 (In Russ.).
- Shchukina K.V. 2009. Phytocoenotic characteristic of the mesophytic typical meadows in the floodplain of the Vyatka River. — Bot. Zhurn. 94(9): 1334–1351 (In Russ.).
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungsrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen, II. — Bibliotheca Botanica. 17: 1–224.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Tamura M. 1995. Angiospermae: Ordnung Ranunculales, Fam. Ranunculaceae. — In: Engler A., Prantl K. (Hrsg.) Die natürlichen Pflanzenfamilien. Berlin. Band 17a. No. IV. 550 p.
- Tzvelev N.N. 1994. On genus *Ranunculus* L., Ranunculaceae in East Europe. — Bull. Moscow Soc. Naturalists. Biol. Ser. 99(5): 64–76 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 2001. *Ranunculus* L. — In: Flora Europae Orientalis. Vol. 10. Petropoli. P. 100–158 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2007. Lime grass and meadow foxtail meadows in the North-Western European Russia. — Bot. Zhurn. 92(1): 29–41 (In Russ.).
- Wang H., Rana S., Li Z., Geng X., Wang Y., Cai Q., Li S., Sun J., Liu Z. 2022. Morphological and anatomical changes during floral bud development of the trioecious *Idesia polycarpa* Maxim. — Braz. J. Bot. 45(2): 679–688.
<https://doi.org/10.1007/s40415-022-00792-6>
- Wang Y., Luo A., Lyu T., Dimitrov D., Xu X., Freckleton R.P., Li Y., Su X., Li Y., Liu Y., Sandanov D., Li Q., Hao Z., Liu S., Wang Z. 2021. Global distribution and evolutionary transitions of angiosperm sexual systems. — Ecol. Lett. 24(9): 1835–1847.
<https://doi.org/10.1111/ele.13815>
- Zhivotovskii L.A. 1979. Indicator of similarity of populations by polymorphic traits. — Zhurn. Obshchej biologii. 40(4): 587–602 (In Russ.).