

ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ *RANUNCULUS CASSUBICUS*
(*RANUNCULACEAE*) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. В. Н. Годин

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

Поступила в редакцию 13.12.2022 г.

После доработки 24.12.2022 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Впервые описана гинодиэция у кистекорневого многолетнего травянистого поликарпического растения *Ranunculus cassubicus* L. в Московской области. Установлено, что *R. cassubicus* образует три типа цветков, различающихся по строению андроеца: обоеполые (с фертильными тычинками и плодolistиками), частично андростерильные (число тычинок сильно варьирует и значительно меньше, чем у обоеполых цветков) и пестичные (полное отсутствие тычинок). Размеры цветков и их частей по многим изученным параметрам уменьшаются в следующем ряду: обоеполые — частично андростерильные — пестичные. Изученные 12 ценопопуляций включали шесть типов особей, образующих: 1) только обоеполые цветки (83.1–89.2% от общего числа генеративных особей); 2) обоеполые и частично андростерильные цветки (4.0–6.5%); 3) только частично андростерильные цветки (2.8–3.9%); 4) обоеполые и пестичные цветки (1.4–2.6%); 5) пестичные и частично андростерильные цветки (1.2–2.9%); 6) только пестичные цветки (0.6–1.5%). Установлено, что за три года наблюдений (2020–2022) особи разных половых форм не меняли пол цветков, и половая структура ценопопуляций оставалась стабильной, без резких колебаний.

Ключевые слова: *Ranunculus cassubicus*, гинодиэция, морфология цветка, половой спектр, ценопопуляция

DOI: 10.31857/S0006813623030043, **EDN:** VPYBME

Ranunculus L. — крупный род семейства *Ranunculaceae*, насчитывающий около 600 видов (Tamura, 1993), широко распространенных по всему земному шару. Обычно цветки его видов описывают как обоеполые (Ziman, 1985; Carrive et al., 2020) и имеющие разные формы апомиксиса (Koch, 1933; Rutishauser, 1954a, b; Nogler, 1971, 1972). Тем не менее, среди *Ranunculus* встречаются представители с половым полиморфизмом. К настоящему времени в пределах этого рода выявлены следующие формы 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, 2023), андродиэция (*R. auricomus* L., *R. pedatus* ssp. *silvestreppaceus* (Dubovik) Elenevsky et Derv.-Sok., Demyanova, 2013; *R. monophyllus* Ovcz., Chugaynova, 1999). Кроме того, у одного вида могут встречаться разные половые формы. Например, в популяциях *R. auricomus* выявлены три типа особей: с обоеполыми цветками (92%), с обое-

полыми и тычиночными цветками (6.5%) и с тычиночными цветками (1.5%) (Demyanova, 2013). Вполне логично предположить, что и у других представителей этого полиморфного рода возможно наличие разных вариантов половой экспрессии цветков и особей.

Несмотря на длительную историю изучения многих биологических особенностей *Ranunculus cassubicus*, касающихся размерного и структурного полиморфизма вегетативных органов (Kurlovich, 1982a, b; Deistfeldt, 1994), цветения и опыления (Kinderova, 1990), апомиктического развития семян (Jankun, Izmałow, 1965; Izmałow, 1973), морфологических отличий от близкородственных видов (Rozanova, 1922, 1925) и ряда других, сведений о наличии половых форм в доступной литературе не обнаружено. Хотя ряд авторов (Kurlovich, 1982a, b; Deistfeldt, 1994), описывавших разные морфологические типы особей у данного вида, выявили разнообразие в размерах цветков, однако они не указывали пол цветков. Цель данной работы — изучение полового поли-

морфизма *Ranunculus cassubicus* в Московской области и выявление спектра его популяций.

Ranunculus cassubicus L. (лютик кашубский) — кистекорневое многолетнее травянистое поликарпическое растение с коротким эпигеогенным корневищем, гемикриптофит (Barykina, Chubatova, 2003). Это неморально-бореальный вид травяного покрова подзон восточно-европейских южно-таежных, смешанных и широколиственных лесов европейской части России. *R. cassubicus* встречается на юге Скандинавии, северо-востоке Средней Европы, в европейской части России и на юге Западной Сибири (Ovczinnikov, 1937; Tzvelev, 2001). Обычно он разрастается в лесу в наиболее освещенных участках: в окнах, на полянах и вырубках. Часто в ненарушенных сообществах относится к типичным ассекторам, однако в антропогенно нарушенных местообитаниях выступает как субдоминант или доминант (Barykina, Chubatova, 2003).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для изучения половой дифференциации *Ranunculus cassubicus* собран в 2020–2022 гг. в естественных условиях Московской области. Проанализировано по 100 цветков каждой половой формы. Изучены морфологические особенности 20 особей каждой половой формы. С одного растения собрано по 5–10 цветков. 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 в зависимости от величины измеряемого органа. Произведены измерения следующих частей цветка: диаметр чашечки, длина и ширина чашелистиков, диаметр венчика, длина и ширина лепестков, число тычинок, длина тычиночных нитей, длина и ширина пыльников, число плодолистиков, длина и ширина завязи, длина столбика, длина рыльца.

Для определения качества пыльцы использован метод микроскопирования в ацетокармине. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все пыльники из каждого цветка. Препарат изучен под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16×10 . Подсчет пыльцевых зерен проведен в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пыльцевых зерен. Всего изучена пыльца 100 обоеполюх и 100 частично андростерильных цветков у особей разного полового статуса. Определение размеров пыльцевых зерен осуществлено на тех же препаратах, измерение проведено 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 его ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t-критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

С 2020 по 2022 гг. изучена половая структура 12 ценопопуляций (ЦП) *R. cassubicus* в разных растительных сообществах на территории Московской области.

ЦП 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Елово-сосновый снытевый лес. Общее проективное покрытие (ОПП) — 90%, проективное покрытие вида (ППВ) — 5%. Доминанты: *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) H. Karst., *Aegopodium podagraria* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Ajuga reptans* L.

ЦП 2. МО, Истринский р-н, окр. ст. Опалиха. Елово-сосновый липовый зеленчуково-папоротниковый лес. ОПП — 95%, ППВ — 7%. Доминанты: *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata* Mill., *Corylus avellana* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Galeobdolon luteum*, *Rubus holostea* (L.) M.T. Sharpley, E.A. Tripp.

ЦП 3. МО, Истринский р-н, окр. ст. Аникеевка. Сосново-еловый кислично-папоротниковый лес. ОПП — 70%, ППВ — 5%. Доминанты: *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Oxalis acetosella* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*.

ЦП 4. МО, Одинцовский городской округ, окр. г. Одинцово. Липово-дубовый снытево-волосистоосоковый лес. ОПП — 80%, ППВ — 8%. Доминанты: *Quercus robur* L., *Tilia cordata*, *Corylus avellana*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa* Scop., *Galeobdolon luteum*.

ЦП 5. МО, городской округ Щелково, окр. г. Щелково. Сосново-еловый мелкотравно-широколистный лес. ОПП — 70%, ППВ — 5%. Доминанты: *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia* L., *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *Galeobdolon luteum*, *Oxalis acetosella*.

ЦП 6. МО, Истринский р-н, окр. г. Истра. Дубовый широколиственный лес. ОПП — 60%, ППВ — 5%. Доминанты: *Quercus robur*, *Acer platanoides* L., *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum* L., *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Rubus holostea*.

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполых, частично андростерильных и пестичных цветков *Ranunculus cassubicus* в Московской области**Table 1.** Values of morphological features of bisexual, partially male-sterile and pistillate flowers of *Ranunculus cassubicus* in Moscow Region

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min-Max	M ± m	P
Диаметр чашечки, мм Calyx diameter, mm	b ms p	15–21 12–18 9–15	17.4 ± 0.9 14.8 ± 1.0 12.4 ± 1.0	1.876* 3.752** 1.697***
Длина чашелистиков, мм Sepal length, mm	b ms p	7.5–8.8 6.3–7.5 4.0–6.5	8.0 ± 0.2 6.8 ± 0.2 5.5 ± 0.4	4.191 5.897 3.191
Ширина чашелистиков, мм Sepal width, mm	b ms p	3.0–4.6 3.0–3.5 2.5–3.6	3.9 ± 0.3 3.3 ± 0.1 3.0 ± 0.2	2.140 2.866 1.624
Диаметр венчика, мм Corolla diameter, mm	b ms p	25–28 18–27 16–20	26.6 ± 0.5 23.0 ± 1.4 18.2 ± 0.7	2.516 9.900 3.130
Длина лепестков, мм Petal length, mm	b ms p	11.2–13.1 8.3–12.3 6.8–8.8	12.2 ± 0.4 10.5 ± 0.6 7.7 ± 0.3	2.515 9.404 4.059
Ширина лепестков, мм Petal width, mm	b ms p	10.5–11.8 8.0–13.8 7.5–10.0	11.1 ± 0.2 10.3 ± 1.0 8.6 ± 0.4	0.759 5.909 1.541
Число тычинок, шт. Number of fertile stamens	b ms	75–110 1–40	93.0 ± 5.2 15.8 ± 6.0	9.758
Длина тычиночных нитей, мм Filament length, mm	b ms	1.5–2.8 1.3–2.5	2.2 ± 0.2 1.9 ± 0.2	1.061
Длина пыльников, мм Anther length, mm	b ms	2.6–3.6 2.0–3.0	2.9 ± 0.2 2.5 ± 0.2	1.750
Ширина пыльников, мм Anther width, mm	b ms	0.8–1.0 0.9–1.3	0.9 ± 0.1 1.1 ± 0.1	2.840
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, μm	b ms	30.1–35.4 26.3–37.5	33.1 ± 0.6 32.1 ± 1.1	0.775
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b ms	70.3–93.6 45.7–70.7	84.1 ± 2.3 58.3 ± 2.4	7.638
Число плодолистиков, шт. Number of carpels	b ms p	60–80 62–78 62–84	69.3 ± 3.0 71.0 ± 2.4 70.2 ± 3.4	0.200 0.415 0.225
Длина завязи, мм Ovary length, mm	b ms p	0.8–1.0 0.9–1.1 0.9–1.1	0.9 ± 0.1 0.9 ± 0.1 0.9 ± 0.1	1.453 1.569 0.209

Таблица 1. Окончание

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min-Max	M ± m	P
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	b	0.7–0.8	0.7 ± 0.1	2.582
	ms	0.8–0.9	0.8 ± 0.1	0.968
	p	0.7–0.8	0.7 ± 0.1	1.614
Длина стилодия, мм Stylodium length, mm	b	1.2–1.7	1.4 ± 0.1	0.217
	ms	1.2–1.8	1.4 ± 0.1	2.716
	p	1.1–1.3	1.1 ± 0.1	2.596
Длина рыльца, мм Stigma length, mm	b	0.20–0.25	0.22 ± 0.01	3.101
	ms	0.23–0.30	0.27 ± 0.01	2.384
	p	0.18–0.20	0.19 ± 0.01	5.175

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

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

ЦП 7. МО, Наро-Фоминский городской округ, окр. г. Наро-Фоминск. Березовый с лещиной мелкотравно-широколистный лес. ОПП – 70%, ППВ – 8%. Доминанты: *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*, *Aegopodium podagraria*, *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Galeobdolon luteum*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis* L.

ЦП 8. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Елово-сосновый зеленчуково-папоротниковый лес. ОПП – 85%, ППВ – 5%. Доминанты: *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Galeobdolon luteum*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Ajuga reptans*.

ЦП 9. МО, городской округ Мытищи, окр. п. Нагорное. Сосново-еловый разнотравно-злаковый лес. ОПП – 90%, ППВ – 5%. Доминанты: *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Calamagrostis arundinacea*, *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*.

ЦП 10. МО, городской округ Мытищи, окр. п. Нагорное. Сосново-еловый зеленчуково-папоротниковый лес. ОПП – 90%, ППВ – 5%. Доминанты: *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Galeobdolon luteum*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Pulmonaria obscura*.

ЦП 11. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Осиновый влажнотравно-широколистный лес. ОПП – 80%, ППВ – 5%. Доминанты:

Populus tremula L., *Betula pendula*, *Prunus padus* L., *Picea abies*, *Tilia cordata*, *Corylus avellana*, *Athyrium filix-femina*, *Carex acuta* L., *C. vesicaria* L., *Equisetum pratense* Ehrh., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.

ЦП 12. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Черноольховый папоротниково-влажнотравный лес. ОПП – 90, ППВ – 3%. Доминанты: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Betula pubescens*, *Aegopodium podagraria*, *Carex vesicaria*, *Filipendula ulmaria*, *Glechoma hederacea* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Mercurialis perennis* L., *Urtica dioica* L.

В исследованных ЦП регулярным способом на трансекте закладывались учетные площадки размером 1.0 × 1.0 м. Общая площадь трансекты составляла от 10 до 30 м², что зависело от численности особей изучаемого вида. В качестве счетной единицы использована особь. На трансекте проанализированы все встречающиеся генеративные особи *R. cassubicus* во время массового цветения вида и определен их половой статус. В каждой ЦП изучено от 300 до 500 особей генеративного периода.

Для выявления флуктуаций половой структуры в двух ЦП (№ 1, 8) проведено исследование полового спектра в течение трех лет. Кроме того, поставлен опыт по выявлению возможности смены половой дифференциации цветков у особей разных половых форм. Для этого в ЦП 1 в 2020 г. этикетированы по пять особей разных половых форм и в дальнейшем каждый год был проанализирован их тип цветков.

Таблица 2. Половой спектр ценопопуляций *Ranunculus cassubicus* в Московской области
Table 2. Sex ratio in ceno-populations of *Ranunculus cassubicus* in Moscow Region

№ ЦП Number of populations	Число особей, шт. Number of individuals	Соотношение особей (в %) с Sex ratio of plants (%) with:					
		обоеполюми цветками perfect flowers	частично андростериль- ными цветками partially male-sterile flowers	обоеполюми и частично андростерильными цветками perfect and partially male-sterile flowers	обоеполюми и пестич- ными цветками perfect and pistillate flowers	частично андростериль- ными и пестичными цветками partially male-sterile and pistillate flowers	пестичными цветками pistillate flowers
1	500	89.2 ± 1.4	3.0 ± 0.8	4.0 ± 0.9	1.4 ± 0.5	1.4 ± 0.5	1.0 ± 0.4
2	258	87.5 ± 2.1	3.5 ± 1.1	5.4 ± 1.5	1.6 ± 0.8	1.2 ± 0.7	0.8 ± 0.5
3	256	84.4 ± 2.3	3.9 ± 1.2	6.3 ± 1.6	2.3 ± 0.9	2.0 ± 0.9	1.1 ± 0.7
4	258	85.7 ± 2.2	3.5 ± 1.1	5.4 ± 1.5	1.9 ± 0.9	2.7 ± 1.0	0.8 ± 0.5
5	269	85.5 ± 2.1	3.0 ± 1.0	6.0 ± 1.6	2.6 ± 1.0	1.8 ± 0.8	1.1 ± 0.6
6	243	86.4 ± 2.2	2.9 ± 1.1	5.2 ± 1.6	2.5 ± 1.0	2.1 ± 0.9	0.8 ± 0.6
7	278	83.1 ± 2.2	3.6 ± 1.1	6.5 ± 1.6	2.5 ± 0.9	2.9 ± 1.0	1.4 ± 0.7
8	497	87.7 ± 1.5	3.4 ± 0.8	5.0 ± 1.0	2.0 ± 0.6	1.2 ± 0.5	0.6 ± 0.3
9	389	85.1 ± 1.8	3.1 ± 0.9	5.7 ± 1.3	2.1 ± 0.7	2.5 ± 0.8	1.5 ± 0.6
10	348	86.5 ± 1.8	3.3 ± 0.9	5.7 ± 1.3	2.0 ± 0.8	1.4 ± 0.6	1.1 ± 0.6
11	330	87.9 ± 1.8	3.0 ± 0.9	4.8 ± 1.3	1.8 ± 0.7	1.6 ± 0.7	0.9 ± 0.5
12	423	87.2 ± 1.6	2.8 ± 0.8	5.2 ± 1.2	1.9 ± 0.7	1.7 ± 0.6	1.2 ± 0.5

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

Оценка частот половых фенотипов проведена с учетом рекомендаций R.R. Sokal и F.J. Rohlf (2012). Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот половых фенотипов в ЦП использован критерий G. Величина G распределена как хи-квадрат, а число степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k - 1) \times (m - 1)$, где k – число сравниваемых ЦП; m – число фенотипов. Результаты вычислений представлены в табл. 2 и 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение половой дифференциации *Ranunculus cassubicus* показало, что этот вид образует три типа цветков: обоеполые, частично андростерильные и пестичные. Рассмотрим особенности их строения.

Обоеполые цветки. Цветки гемициклические, с двойным околоцветником, гетеромерные: пентамерные в чашечке и венчике, полимерные в андроеце и гинецеце. Цветоложе сильно выпуклое, густо опушенное. Чашечка обычно из 5 свободных желто-буровато-зеленых, широко эллиптических чашелистиков, слабо опушенных, прижатых к венчику. Почкосложение элементов чашечки и венчика пятерное полуприкрывающее, когда из пяти членов чашечки и венчика два наружных свободны, у третьего прикрыт один край, а у четвертого и пятого прикрыты оба края. Венчик из 5 (редко больше) обратнойцевидных, наверху расширенно-округлых, золотисто-желтых лепестков, в основании с нектарной ямкой, прикрытой чешуйкой. Над ямкой расположено пятно – указатель нектара. Лепестки сверху глянцевые, снизу матовые. У 10% особей в изученных ЦП наблюдались аномалии в строении венчика:

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

Год Year	Число особей Number of individuals	Соотношение особей с, % Sex ratio of plants (%) with:						G	P
		обоеполыми цветками perfect flowers	частично андростери- льными цветками partially male- sterile flowers	обоеполыми и частично андростерильными цветками perfect and partially male-sterile flowers	обоеполыми и пестич- ными цветками perfect and pistillate flowers	частично андростериль- ными и пестичными цветками partially male-sterile and pistillate flowers	пестичными цветками pistillate flowers		
ЦП 1 Population 1									
2020	500	89.2 ± 1.4	3.0 ± 0.8	4.0 ± 0.9	1.4 ± 0.5	1.4 ± 0.5	1.0 ± 0.4	0.064	0.999
2021	488	89.0 ± 1.5	3.2 ± 0.9	3.9 ± 0.9	1.5 ± 0.4	1.3 ± 0.5	1.1 ± 0.5		
2022	496	89.3 ± 1.4	3.1 ± 0.8	3.8 ± 0.8	1.5 ± 0.5	1.3 ± 0.4	1.0 ± 0.5		
ЦП 8 Population 8									
2020	497	87.7 ± 1.5	3.4 ± 0.8	5.0 ± 1.0	2.0 ± 0.6	1.2 ± 0.5	0.6 ± 0.3	0.085	0.998
2021	472	87.9 ± 1.6	3.2 ± 0.7	5.1 ± 1.0	2.1 ± 0.7	1.1 ± 0.4	0.5 ± 0.3		
2022	490	88.1 ± 1.6	3.0 ± 0.8	5.0 ± 1.0	2.0 ± 0.6	1.3 ± 0.5	0.6 ± 0.3		

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

Note. M – mean value, G – G-test, P – significance of differences.

один или несколько лепестков в цветках были недоразвиты. Очень редко (1% особей) встречались апетальные цветки с недоразвитыми всеми пятью лепестками, меньших размеров, чем чашелистики. Однако редукция части или всех лепестков в цветках никак не сказывалась на строении андроеца и гинецея.

Андроец полимерный, число тычинок варьирует от 75 до 110. Тычинки свободные, расположены по спирали, прикреплены основанием к цветоножке, дуговидно изогнуты к вертикальной оси цветка, почти равные (наружные немного длиннее внутренних), короче венчика, все фертильные. Пыльники 4-гнездные, овально-продолговатые, бледно желтые, сидячие, неподвижные, верхушечные, равные у всех тычинок, вскрываются экстрорзно продольной щелью. Тычиночные нити незначительно кверху утолщающиеся, длинные, тонкие, связники слегка расширенные. Пыльцевые зерна 3-бороздные, 2-клеточные, продолговато-сфероидальные или сфероидальные, в очертании с полюса округлые, с экватора – широко эллипсоидальные, желтые,

образуются в большом числе. Фертильность пыльцы варьирует от 70.3 до 93.6%.

Гинецей полимерный, апокарпный. Плодолистики расположены по спирали. Стилодий немного сдвинутый, на верхушке слегка загнутый наружу, довольно длинный (превышает длину завязи), голый, остающийся на завязи и сохраняющий свою форму. Рыльце верхушечное, маленькое, простое, слегка выпуклое, вытянутой формы, избегающее по стороне, обращенной к брюшному шву, при созревании покрыто сосочками, имеющими маслянистый блеск. Завязи в очертании яйцевидные, слегка сплюснутые с боков.

Частично андростерильные цветки. Различий в строении околоцветника, андроеца и гинецея между обоеполыми и частично андростерильными цветками не выявлено. Однако последние отличаются меньшим числом тычинок: их число сильно варьирует от 40 до 1 и в среднем составляет 15.8, что почти в шесть раз меньше, чем у обоеполых. Поэтому даже в полевых условиях эти два типа цветков довольно хорошо различаются по мерности андроеца. Кроме того, фертильность

пыльцы в частично андростерильных цветках ниже, чем в обоеполах — 58.3 и 84.1% соответственно (табл. 1). Следовательно, в частично андростерильных цветках 40% пыльцевых зерен недоразвиты, их форма искажена.

Сравнение размерных и количественных показателей обоеполов и частично андростерильных цветков показывает следующее (табл. 1). Все изученные морфологические признаки подразделяются на три группы. К первой группе относятся показатели, по которым обоеполые цветки и их части достоверно крупнее, чем у частично андростерильных: размеры чашелистиков, диаметр венчика, длина лепестков, число тычинок, фертильность пыльцы. Вторую группу составляют параметры, значения которых больше у обоеполых цветков, однако различия статистически не достоверны: диаметр чашечки, ширина лепестков, длина тычиночных нитей и пыльников, экваториальный диаметр пыльцевых зерен. В третью группу вошли показатели, значения которых у обоеполых цветков статистически меньше (ширина пыльников и завязи, длина рыльца) или почти одинаковы с частично андростерильными цветками, но без достоверных отличий (число плодолистиков, длина завязи и стилодия).

Пестичные цветки. В околоцветнике и гинецее не выявлено структурных различий между обоеполыми, частично андростерильными и пестичными цветками. Однако, в пестичных цветках полностью редуцирован андроцей без каких-либо остатков рудиментов тычинок или стаминодиев. Поэтому пестичные цветки относятся к структурно однополым в отличие от частично андростерильных, которые структурно обоеполые с функционирующими андроцеем и гинецеем.

Анализ размерных и количественных показателей трех типов цветков выявил следующее (табл. 1). Околоцветник пестичных цветков и его элементов всегда достоверно меньше, чем у обоеполых цветков и всегда меньше, но не всегда статистически значимо, чем его компоненты у частично андростерильных цветков. Кроме того, длина стилодия и длина рыльца всегда больше у обоеполых и частично андростерильных цветков, чем у пестичных. Лишь по числу плодолистиков, длине и ширине завязи эти три типа цветков не различаются. Следовательно, в целом у *R. cassubicus* наблюдается уменьшение размеров цветков и их элементов в следующем ряду: обоеполые — частично андростерильные — пестичные.

Распределение разных типов цветков на особях.

Анализ размещения трех типов цветков в пределах особей *R. cassubicus* показал следующее. Изученные 12 ценопопуляций включали шесть вариантов особей: 1) с исключительно обоеполыми цветками; 2) только с частично андростерильными

ми цветками; 3) с обоеполыми и частично андростерильными цветками; 4) с обоеполыми и пестичными цветками; 5) с пестичными и частично андростерильными цветками; 6) только с пестичными цветками. Таким образом, с функциональной точки зрения в состав ценопопуляций этого вида входят три типа особей: обоеполые (варианты 1, 2, 3), гиномоноэичные (варианты 4, 5) и женские (вариант 6). Следовательно, *R. cassubicus* относится к гинодиэичным видам.

Синфлоресценции *R. cassubicus* представляют собой вариант закрытого тирса, субъединицы которого — дихазии с разными вариантами редукции. Есть несколько особенностей строения дихазиев у этого вида. 1) Для *R. cassubicus*, как и для других представителей рода *Ranunculus*, характерен очередной филлотаксис, что накладывает отпечаток на расположение как самих дихазиев, так и боковых осей дихазия. 2) 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 этого вида: их число колеблется от 7 до 18.

Проанализирован пространственный характер расположения разных типов цветков в синфлоресценциях (варианты особей 3, 4, 5) и не выявлено каких-либо устойчивых и повторяющихся закономерностей в расположении обоеполых, частично андростерильных и пестичных цветков в пределах синфлоресценций. Например, у особей с обоеполыми и частично андростерильными цветками оба варианта цветков занимали разное положение в синфлоресценциях: каждый из них мог располагаться как на верхушке главной оси тирса, так и входить в состав боковых дихазиев. В свою очередь в пределах субъединиц тирса также отсутствовала определенная закономерность в положении обоеполых и частично андростерильных цветков: каждый из них может занимать терминальное положение в дихазиях или формироваться на его боковых осях. Аналогичная ситуация выявлена и у других вариантов особей с обоеполыми и пестичными цветками и с пестичными и частично андростерильными цветками.

Пространственное расположение обоеполых и частично андростерильных цветков в течение трех лет наблюдений за этикетированными особями не менялось. Например, в 2020 году у большинства модельных особей обоеполые цветки располагались на верхушке тирса и его субъединиц, а частично андростерильные — на боковых осях дихазиев. В 2021 и 2022 гг. у этих особей взаимное расположение обоеполых и частично андростерильных цветков не изменилось. У особей с

обоеполыми и пестичными цветками и с пестичными и частично андростерильными цветками также не выявлено изменений пространственного расположения половых типов цветков в анализируемый период наблюдений. Доля разных половых типов цветков у вариантов особей 3, 4 и 5 варьировала в широких пределах. Например, у проанализированных гиомоноэичных особей в ЦП 1 в 2020 г. доля пестичных цветков варьировала от 6.3 до 20%, в 2021 — от 12.4 до 35.8%, в 2022 — от 6.8 до 15.2%. Сходная картина отмечена и у вариантов особей 3 и 5. У особей *R. cassubicus* разных половых форм не зарегистрировано появление цветков противоположного пола, и смены, хотя бы частичной, половой дифференциации у них не отмечено.

Половая структура ценопопуляций. В половом спектре 12 изученных ценопопуляций *R. cassubicus* всегда доминируют особи, формирующие только обоеполые цветки (от 83.1 до 89.2%) (табл. 2). Все остальные варианты особей встречаются значительно реже. Самый редкий вариант — особи, образующие только пестичные цветки (0.6–1.5%).

Соотношение особей с разными типами цветков в пределах двух отдельных ЦП (1 и 8) не претерпело заметных изменений во времени ($G = 0.094–0.085$ при $P > 0.999$) (табл. 3). Половая структура ЦП *R. cassubicus* достаточно стабильна и может служить одним из маркеров биологических особенностей данного вида на популяционном уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые описана гиодиэция у *Ranunculus cassubicus*, которая проявляется в наличии трех типов цветков (обоеполые, частично андростерильные и пестичные) и шести разных вариантов особей, отличающихся расположением этих типов цветков. С одной стороны, по мнению Р.К. Endress (1995), на самом деле не удивительно, что внутри группы Ranunculanae, встречаются таксоны с однополыми цветками. Он связывает это с тем фактом, что у Magnolianaе и Ranunculanae отмечается низкий уровень тесной структурной связи андроеца и гинецея и отсутствуют сильные архитектурные ограничения на присутствие органов обоих полов (Endress, 1994). С другой стороны, до настоящего времени в пределах рода *Ranunculus* выявлено восемь видов, обладающих женской двудомностью, и еще меньше представителей с другими формами половой дифференциации (Delannay, 1978; Demyanova, 1985). Одна из возможных причин этого — слабая изученность половой дифференциации как видов рода

Ranunculus вне Европы, так и других представителей сем. Ranunculaceae в целом.

Три описанных половых типа цветков у *R. cassubicus* различаются как структурными (степенью развития андроеца), так и размерными особенностями. Как и у других гиодиэичных видов (Delph et al., 1996; Demyanova, 1985, 2019; Godin, 2009, 2018; Oak et al., 2018; Godin, Akhmetgarieva, 2019; Kučera et al., 2021), обоеполые цветки *R. cassubicus* всегда крупнее, чем пестичные. Ранее (Demyanova, 1985; Godin, 2019, 2020) уже обсуждались причины такой размерной дифференциации цветков у видов с женской двудомностью. Интересно только отметить разные направления преобразований у *R. cassubicus* и *R. acris* (Godin, 2023), способствовавшие появлению частично андростерильных и пестичных цветков. Если у *R. acris* наблюдается превращение части тычинок в стаминодии в частично андростерильных цветках и сохранение рудиментов тычинок в пестичных цветках, то у *R. cassubicus* выявлено уменьшение числа фертильных тычинок в частично андростерильных цветках и полная редукция тычинок в пестичных.

W. Troll (1969) синфлоресценции представителей *Ranunculus* отнес к монотелическим тирсам с разнообразными переходами и формированием в результате одноцветковых соцветий. Чаще всего в литературе можно найти лишь общие описания соцветий *Ranunculus* как верхушечные фрондозные или фрондулезные, цимоидного типа (Ziman, 1985; Tamura, 1993). Как исключения можно рассматривать единичные исследования, посвященные морфологии тирсов, количественной и качественной изменчивости их элементов у *R. bulbosus* L., *R. chinensis* Bunge и *R. sceleratus* L. (Cunnell, 1961; Zhao et al., 2012). У *R. cassubicus* выявлено, что обоеполые, частично андростерильные и пестичные цветки могут занимать разное положение в пределах тирса и его субъединиц. Одна из возможных причин этого — довольно низкая встречаемость таких особей в изученных ценопопуляциях. С одной стороны, можно предполагать, что исследование большего числа особей позволило бы выявить частоты представленности особей с конкретным вариантом расположения половых типов цветков в пределах соцветия. С другой стороны, в литературе имеются довольно скудные сведения по данному вопросу у гиодиэичных видов, поэтому говорить о наличии каких-либо закономерностей пока преждевременно. Например, по данным А. Putrament (1962) у гиодиэичного вида *Geranium sylvaticum* L. формируется три типа цветков: обоеполые, частично андростерильные и пестичные и разные типы особей, различающиеся расположением этих трех типов цветков. У гиомоноэичных особей этого вида на побегах 1–4 порядков

ветвления образуются только обоеполые цветки, при увеличении степени разветвленности синфлоресценции появляются сначала частично андростерильные цветки, а на побегах самых высоких порядков расположены исключительно пестичные цветки. Тем не менее, у *G. sylvaticum* отмечена широкая вариабельность в соотношении разных половых типов цветков в пределах синфлоресценций у разных особей, что выявлено и у *R. cassubicus*. Высокая изменчивость в разные года доли половых типов цветков в соцветиях *R. cassubicus* у одних и тех же этикетированных особей скорее всего обусловлена закладкой и дальнейшим развитием разного числа цветков в синфлоресценции.

Выявленное в ценопопуляциях *R. cassubicus* наличие шести разных типов особей, различающихся распределением трех типов цветков, довольно часто наблюдается и у других представителей сем. Ranunculaceae (Knuth, 1898; Akemine, 1935; Andreas, 1954; Pellmyr, 1987; Demyanova, 2013; Godin, 2023). Например, популяции *Ranunculus auricomus* и *R. pedatus* ssp. *silvestreppaceus* включали три типа особей (обоеполые, андромоно- и андродиэичные, Demyanova, 2013), *Coptis japonica* (Thunb.) Makino (Akemine, 1935) и *Actaea simplex* (DC.) Wormsk. ex Prantl (= *Cimicifuga simplex* (DC.) Wormsk. ex Turcz.) (Pellmyr, 1987; Tsubasa, Takao, 2020) — четыре типа особей и т.д. Возможно, что такое разнообразие особей в популяциях по распределению разных половых типов цветков — одна из особенностей полового полиморфизма представителей сем. Ranunculaceae. Скорее всего, как и в случае с наличием однополых цветков у представителей группы Ranunculanae (Endress, 1994, 1995), формирование разных типов особей также обусловлено отсутствием архитектурных ограничений на присутствие цветков разных половых типов в пределах одной особи.

Наличие высокого уровня полиморфизма как вегетативных, так и генеративных органов у *R. cassubicus* несомненно можно рассматривать как фактор адаптации, позволяющий этому виду довольно широко распространяться как географически, так и эколого-фитоценологически. Сходство половой структуры его ценопопуляций, исследованных в разных условиях Московской области, по-видимому, объясняется преобладанием семенного способа самоподдержания, обеспечивающего сохранение и воспроизведение в потомстве морфологического полиморфизма его структурных элементов. Выявленное рядом авторов (Jankun, Izmałow, 1965; Izmałow, 1973) наличие амфимиктического и апомиктического развития семян у *R. cassubicus* также поддерживает сложную структуру его популяций и обуславливает возможность сочетания разных вариантов формирования семян.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ranunculus cassubicus в Московской области — гинодиэичный вид, образующий три типа цветков: обоеполые (с фертильными тычинками и плодолистиками), частично андростерильные (число тычинок сильно варьирует и значительно меньше, чем у обоеполых цветков) и пестичные (полное отсутствие тычинок). Все размерные и счетные показатели цветков и их частей последовательно уменьшаются в следующем ряду: обоеполые — частично андростерильные — пестичные. Изученные 12 ценопопуляций *R. cassubicus* состояли из особей шести типов, которые формируют: 1) только обоеполые цветки (83.1–89.2% от общего числа генеративных особей); 2) обоеполые и частично андростерильные цветки (4.0–6.5%); 3) только частично андростерильные цветки (2.8–3.9%); 4) обоеполые и пестичные цветки (1.4–2.6%); 5) пестичные и частично андростерильные цветки (1.2–2.9%); 6) только пестичные цветки (0.6–1.5%). Трехлетние наблюдения (2020–2022) за особями разных половых форм не выявили изменений пола цветков. Однако пространственное расположение цветков разных половых типов в пределах тирса и его субъединиц и их соотношение у особей варьировало в широких пределах. Соотношение особей с разными половыми типами цветков в ценопопуляциях оставалось стабильным, без значительных колебаний.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № AAAA-A21-121011290026-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akemine T. 1935. On the sex expression of *Coptis japonica* Makino. — J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. 5. Bot. 5 (1): 1–7.
- Andreas C.H. 1954. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. I. Introduction. — reductional trends as a possible interpretation of flower types. — Acta Bot. Neerlandica. 3 (4): 446–453.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1954.tb00309.x>
- [Barykina, Chubatova] Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. 2003. Лютик кашубский. — В кн.: Биологическая флора Московской области. Вып. 15. М. С. 78–97.
- Carrive L., Domenech B., Sauquet H., Jabbour F., Damerival C., Nadot S. 2020. Insights into the ancestral flowers of Ranunculales. — Bot. J. Linn. Soc. 194 (1): 23–46.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa031>
- [Chugaynova] Чугайнова Е.Г. 1999. Род лютик (*Ranunculus* L.) Вятско-Камского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь. 16 с.

- Cunnell G.J. 1961. The morphology of the inflorescence in *Ranunculus bulbosus* L. — Ann. Bot. 25 (2): 224–240. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083744>
- [Deistfeldt] Дейстфельдт Л.А. 1994. Дифференциация морфотипов у лютика кашубского в зависимости от местообитания. — Бюлл. ГБС. 169: 59–68.
- Delannay X. 1978. La gynodioécie chez les Angiosperms. — Naturalistes Belges. 59: 223–237.
- 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. 1985. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. — Бот. журн. 70 (10): 1289–1301.
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). — Бот. журн. 96 (10): 1297–1315.
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 2013. О половом полиморфизме некоторых андродиэцичных растений. — Бот. журн. 98 (9): 1139–1146.
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 2019. О половом полиморфизме в роде *Nepeta* L. — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 1: 12–20. <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-1-12-20>
- 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. Vol. 9. Springer. 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.
- [Godin] Годин В.Н. 2009. Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в связи с половой дифференциацией. — Бот. журн. 94 (12): 1784–1790.
- [Godin] Годин В.Н. 2018. Гинодиэзия *Valeriana officinalis* (Valerianaceae) в Московской области. — Бот. журн. 103 (10): 1265–1279. <https://doi.org/10.7868/S0006813618100058>
- [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэзии в системе APG IV. — Бот. журн. 104 (5): 345–356. <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. 2023. Половой полиморфизм *Ranunculus acris* в Московской области. — Бот. журн. 108 (1): 13–22. <https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- [Godin, Akhmetgarieva] Годин В.Н., Ахметгариева Л.Р. 2019. Гинодиэзия *Ajuga reptans* (Lamiaceae) в Московской области. — Бот. журн. 104 (8): 1211–1227. <https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- Izmaiłow R. 1973. Cyto-embryological studies in experimental hybrids of the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 16 (1): 99–120.
- Jankun A., Izmaiłow R. 1965. Cytotaxonomical studies in the polymorphic species *Ranunculus cassubicus* L. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 7(2): 131–152.
- [Kinderova] Киндерова Н.Н. 1990. Биология и экология цветения и опыления некоторых представителей семейства Ranunculaceae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 36 с.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Koch W. 1933. Schweizerische Arten aus der Verwandtschaft des *Ranunculus auricomus* L. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 42 (2): 740–753.
- Kučera J., Svitok M., Gbúrová Štubňová E., Mártonfiová L., Lafon Placette C., Slovák M. 2021. Eunuchs or females? Causes and consequences of gynodioecy on morphology, ploidy, and ecology of *Stellaria graminea* L. (Caryophyllaceae). — Front. Plant Sci. 12: 589093. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.589093>
- [Kurlovich] Курлович Л.Е. 1982а. О морфологическом разнообразии лютика кашубского в Московской и Тульской областях. — Бюл. ГБС. 123: 41–44.
- [Kurlovich] Курлович Л.Е. 1982b. Исследование корреляций между факторами среды и морфологическими признаками лютика. — Бюл. ГБС. 125: 40–44.
- Nogler C.A. 1971. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* s. l. W. Koch. I. Embryologie. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 81 (4): 139–179. <https://doi.org/10.5169/seals-57130>
- Nogler C.A. 1972. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus*. II. Endospermzytologie. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 82 (I): 54–63. <https://doi.org/10.5169/seals-57659>
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 304 (4): 473–484. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4>
- [Ovczinnikov] Овчинников П.Н. 1937. Род *Ranunculus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М., Л. С. 351–509.
- Pellmyr O. 1987. Multiple sex expressions in *Cimicifuga simplex*: dichogamy destabilizes hermaphroditism. — Biol. J. Linn. Soc. 31 (2): 161–174. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb01987.x>
- Putrament A. 1962. Some observations on male-sterility in *Geranium sylvaticum* L. var. *alpestre* Schur. — Acta Soc. Bot. Poloniae. 31 (4): 723–736. <https://doi.org/10.5586/asbp.1962.050>
- 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 *Ranunculus auricomus* L. — Журн. Рус. бот. о-ва. 7: 31–45.

- [Rozanova] Розанова М.А. 1925. Изменчивость *Ranunculus auricomus* и *R. cassubicus*. — Журн. Рус. бот. о-ва. 10 (1–2): 95–104.
- Rutishauser A. 1954a. Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus*-arten. — Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen 25: 1–45.
- Rutishauser A. 1954b. Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. — Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. 10: 491–512.
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungsrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. — Bibliotheca Botanica. 3 (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. 1993. Ranunculaceae. — In: The families and genera of vascular plants. Springer. Vol. II. P. 563–583. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_67
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- Tsubasa Toji, Takao Itino. 2020. Differences in sex expression and mating systems in three pollination morphs of *Cimicifuga simplex*. — Plant Species Biol. 35 (2): 112–119. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12265>
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2001. Род Лютик — *Ranunculus* L. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 100–158.
- Zhao L., Bachelier J.B., Chang Hl., Tian Xh., Ren Y. 2012. Inflorescence and floral development in *Ranunculus* and three allied genera in Ranunculeae (Ranunculoidae, Ranunculaceae). — Plant Syst. Evol. 298 (6): 1057–1071. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0616-6>
- [Ziman] Зиман С.Н. 1985. Морфология и филогения семейства лютиковых. Киев. 248 с.

SEXUAL POLYMORPHISM OF *RANUNCULUS CASSUBICUS* (RANUNCULACEAE) IN MOSCOW REGION

V. N. Godin

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

For the first time, gynodioecy is described in a perennial herbaceous polycarpic plant *Ranunculus cassubicus* L. (Kashubian buttercup) in the Moscow Region. It was revealed that *R. cassubicus* forms three types of flowers differing in the androecium structure: perfect (with fertile stamens and carpels), partially male-sterile (the number of stamens varies greatly and is much less than in perfect flowers), and pistillate ones (stamens completely missing). The sizes of flowers and their parts decrease in many studied parameters in the following row: perfect — partially male-sterile — pistillate. The studied 12 populations included six types of individuals forming: 1) only perfect flowers (83.1–89.2% of the total number of generative plants); 2) perfect and partially male-sterile flowers (4.0–6.5%); 3) only partially male-sterile flowers (2.8–3.9%); 4) perfect and pistillate flowers (1.4–2.6%); 5) pistillate and partially male-sterile flowers (1.2–2.9%); 6) only pistillate flowers (0.6–1.5%). It is established that over three years of observations (2020–2022), individuals of different sexual forms did not change the sex of flowers, and the sexual structure of populations remained stable, without sharp fluctuations.

Keywords: *Ranunculus cassubicus*, gynodioecy, 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

- Akemine T. 1935. On the sex expression of *Coptis japonica* Makino. — J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. 5. Bot. 5 (1): 1–7.
- Andreas C.H. 1954. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. I. Introduction. — reductional trends as a possible interpretation of flower types. — Acta Bot. Neerlandica. 3 (4): 446–453. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1954.tb00309.x>
- Barykina R.P., Chubatova N.V. *Ranunculus cassubicus*. — In: Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti. Vol. 15. Moscow. P. 78–97 (In Russ.).
- Carrive L., Domenech B., Sauquet H., Jabbour F., Damerival C., Nadot S. 2020. Insights into the ancestral flowers of Ranunculales. — Bot. J. Linn. Soc. 194 (1): P. 23–46. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa031>
- Chugaynova E.G. 1999. Rod lyutik (*Ranunculus* L.) Vyatsko-Kamskogo kraya [The genus buttercup (*Ranunculus* L.) of the Vyatka-Kama region]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Perm. 16 p. (In Russ.).
- Cunnell G.J. 1961. The morphology of the inflorescence in *Ranunculus bulbosus* L. — Ann. Bot. 25 (2): 224–240. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083744>

- Deistfeldt L.A. 1994. Composition of *Ranunculus cassubicus* morphotypes in different plant communities. — Byulleten' glavnogo botanicheskogo sada. 169: 59–68 (In Russ.).
- Delannay X. 1978. La gynodioécie chez les Angiosperms. — Naturalistes Belges. 59: 223–237.
- 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. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 70 (10): 1289–1301 (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.).
- Demyanova E.I. 2019. Concerning sexual polymorphism in *Nepeta* L. — Bulletin of Perm University. Biology. 1: 12–20 (In Russ.). <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-1-12-20>
- 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 Al.A., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Godin V.N. 2009. Flower morphology of *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) in the context of their sex differentiation. — Bot. Zhurn. 94 (12): 1784–1790 (In Russ.).
- Godin V.N. 2018. Gynodioecy in *Valeriana officinalis* (Valerianaceae) in Moscow region. — Bot. Zhurn. 103 (10): 1265–1279 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0006813618100058>
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — Bot. Zhurn. 104 (5): 345–356 (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. 2023. 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., Akhmetgarieva L.R. 2019. Gynodioecy of *Ajuga reptans* (Lamiaceae) in Moscow region. — Bot. Zhurn. 104 (8): 1211–1227 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- Izmaiłow R. 1973. Cyto-embryological studies in experimental hybrids of the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 16 (1): 99–120.
- Jankun A., Izmaiłow R. 1965. Cytotaxonomical studies in the polymorphic species *Ranunculus cassubicus* L. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 7 (2): 131–152.
- Kinderova N.N. 1990. Biologiya i ekologiya tsveteniya i opyleniya nekotorykh predstaviteley semeystva Ranunculaceae [Biology and ecology flowering and pollination of some species in the Ranunculaceae family]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Moscow. 16 p. (In Russ.).
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Koch W. 1933. Schweizerische Arten aus der Verwandtschaft des *Ranunculus auricomus* L. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 42 (2): 740–753.
- Kučera J., Svitok M., Gbúrová Štubňová E., Mártonfióvá L., Lafon Placette C., Slovák M. 2021. Eunuchs or females? Causes and consequences of gynodioecy on morphology, ploidy, and ecology of *Stellaria graminea* L. (Caryophyllaceae). — Front. Plant Sci. 12: 589093. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.589093>
- Kurlovich L.E. 1982a. On the morphological diversity of the Kashubian buttercup in the Moscow and Tula regions. — Byulleten' glavnogo botanicheskogo sada. 123: 41–44 (In Russ.).
- Kurlovich L.E. 1982b. Study of correlations between environmental factors and morphological features of buttercup. — Byulleten' glavnogo botanicheskogo sada. 125: 40–44 (In Russ.).
- Nogler C.A. 1971. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* s. l. W. Koch. I. Embryologie. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 81 (4): 139–179. <http://doi.org/10.5169/seals-57130>
- Nogler C.A. 1972. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus*. II. Endospermzytologie. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 82 (1): 54–63. <http://doi.org/10.5169/seals-57659>
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 304 (4): 473–484. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4>
- Ovczinnikov P.N. 1937. *Ranunculus*. — In: Flora USSR. Vol. 7. Moscow, Leningrad. P. 351–509 (In Russ.).
- Pellmyr O. 1987. Multiple sex expressions in *Cimicifuga simplex*: dichogamy destabilizes hermaphroditism. — Biol. J. Linn. Soc. 31 (2): 161–174. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb01987.x>
- Putrament A. 1962. Some observations on male-sterility in *Geranium sylvaticum* L. var. *alpestre* Schur. — Acta Soc. Bot. Poloniae. 31 (4): 723–736. <https://doi.org/10.5586/asbp.1962.050>
- 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.).
- Rutishauser A. 1954a. Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus*-arten. — Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen. 25: 1–45.
- Rutishauser A. 1954b. Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. — Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. 10: 491–512.

- Schulz A. 1890. Beitrage zur Kenntniss der Bestaubungserichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. — *Bibliotheca Botanica*. 3 (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. 1993. Ranunculaceae. — In: *The families and genera of vascular plants*. Vol. II. P. 563–583. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_67
- Troll W. 1969. *Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Bd. II. Jena. 630 S.
- Tsubasa Toji, Takao Itino. 2020. Differences in sex expression and mating systems in three pollination morphs of *Cimicifuga simplex*. — *Plant Species Biol.* 35 (2): 112–119. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12265>
- Tzvelev N.N. 2001. *Ranunculus* L. — In: *Flora Europae Orientalis*. Vol. 10. Petropoli. P. 100–158 (In Russ.).
- Zhao L., Bachelier J.B., Chang Hl., Tian Xh., Ren Y. 2012. Inflorescence and floral development in *Ranunculus* and three allied genera in Ranunculeae (Ranunculoideae, Ranunculaceae). — *Plant Syst. Evol.* 298 (6): 1057–1071. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0616-6>
- Ziman S.N. 1985. *Morfologiya i filogeniya semeystva lyutikovykh* [Morphology and phylogeny of the buttercup family]. Kyiv. 248 p. (In Russ.).