

## ОБЗОРЫ

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГИНОДИЭЦИИ В СИСТЕМЕ APG IV

© 2019 г. В. Н. Годин\*

*Московский педагогический государственный университет  
ул. Кибальчича, 6, корп. 3, г. Москва, 129164, Россия**\*e-mail: vn.godin@mpgu.su*

Поступила в редакцию 10.02.2019 г.

После доработки 28.03.2019 г.

Принята к публикации 09.04.2019 г.

Гинодиэция, или женская двудомность, как форма половой дифференциации у цветковых растений встречается нечасто и распределена неравномерно. Женская двудомность отмечена в 36 порядках (56.3%), 97 семействах (23.2%), 352 родах (2.6%) и у 1546 видов (0.5%) цветковых растений в системе APG IV. Кроме базальных покрытосеменных растений, гинодиэция встречается во всех группах цветковых растений. Основные причины отсутствия женской двудомности в таксонах разного уровня – небольшая численность их видов, преимущественно тропическое распространение, доминирование моно- и диэции или гермафродитизма. Установлено, что гинодиэция реже встречается у однодольных растений (16 семейств, 29 родов и 92 вида), чем у настоящих двудольных (Eudicots) растений (79 семейств, 321 род и 1432 вида). Показано, что наибольшее число гинодиэтичных видов встречается в группе суперастериды. Выявлены десять ведущих семейств по числу гинодиэтичных видов: Caryophyllaceae (259 видов), Lamiaceae (242), Asteraceae (117), Caprifoliaceae (98), Moraceae (89), Poaceae (56), Thymelaeaceae (55), Malvaceae (43), Ericaceae (38) и Boraginaceae (37). Показано, что гинодиэция чаще всего встречается в таких родах, как *Dianthus* (93 вида), *Ficus* (89), *Valeriana* (74), *Cirsium* (60), *Silene* (60), *Thymus* (44), *Pimelea* (43), *Teucrium* (39), *Gaultheria* (29), *Poa* (24) и *Geranium* (24).

*Ключевые слова:* гинодиэция, цветковые растения, APG IV

DOI: 10.1134/S0006813619050053

Гинодиэция (женская двудомность) – форма половой дифференциации, при которой в популяциях встречаются два типа особей: одни образуют гермафродитные цветки, другие – пестичные. Впервые термин “гинодиэция” предложил Ч. Дарвин (Darwin, 1877), который упоминает о 10 гинодиэтичных видах, относящихся к семействам Lamiaceae, Boraginaceae, Dipsacaceae и некоторым другим.

После работы Ч. Дарвина (Darwin, 1877) число выявленных гинодиэтичных видов растений значительно пополнилось в результате исследований разных авторов. Некоторое время спустя выходит капитальная сводка Р. Knuth (1898a, b, 1899, 1904, 1905) об антропоэкологических особенностях многих европейских видов растений, в которой сообщается приблизительно о 75 видах, характеризующихся гинодиэцией. Большинство из этих видов – представители семейств Caryophyllaceae и Lamiaceae.

Почти через восемьдесят лет после работ Р. Knuth появляются исследования по гинодиэции, проведенные Х. Delannay (1978a, b). Им впервые составлен список гинодиэтичных видов флоры Европы на основе собственных исследований и данных литературы, который включает 223 вида из 89 родов и 25 семейств цветковых растений. Delannay указывает, что во флоре Бельгии и Люксембурга доля видов с гинодиэцией

составляет 7.5%. К сожалению, в дальнейшем некоторые авторы (Richards, 1997) стали использовать эту долю гинодиэичных видов применительно к другим флорам, экстраполируя иногда на всю флору Земли, что, конечно, некорректно.

Самый известный список гинодиэичных видов растений в рамках мировой флоры принадлежит Е.И. Демьяновой (Demyanova, 1985), составленный на основе собственных многолетних исследований и данных многочисленных источников литературы. Список Е.И. Демьяновой включает 543 вида из 178 родов, относящихся к 50 семействам цветковых растений. В ее докторской диссертации (Demyanova, 1990) приводится обновленный список гинодиэичных растений, к которым в тот момент относилось 613 видов из 185 родов и 52 семейств цветковых. К сожалению, в широкой печати данный список растений с женской двудомностью не был опубликован.

Примерно в это же самое время выходит крупная монография M.L.H. Kaul (1988) о мужской стерильности у высших растений, в которой автор приводит собственный список гинодиэичных растений, включающий 350 видов, относящихся к 39 семействам. К сожалению, список, составленный Kaul, имеет ряд недостатков. Во-первых, автор не указывает источник данных о наличии гинодиэии у того или иного вида. Во-вторых, автор включил в список виды с мужской стерильностью. Анализ этого списка показывает, что одна часть видов — хорошо известные по работам других авторов гинодиэичные виды. Другие виды из списка, по всей видимости, обладают только мужской стерильностью и ни разу не отмечались как гинодиэичные другими авторами. Однако большинство видов с мужской стерильностью, отнесенных Kaul (1988) к гинодиэичным, обнаруживаются в разных главах монографии в соответствующих семействах цветковых растений при характеристике мужской стерильности. Необходимо отметить, что гинодиэия и мужская стерильность имеют некоторые черты сходства. Например, при обоих явлениях у особой растений кроме обоеполюх образуются пестичные цветки. Однако гинодиэия и мужская стерильность имеют и ряд принципиальных различий, по которым нельзя виды, характеризующиеся мужской стерильностью, относить к гинодиэичным. Например, при мужской стерильности частота появления мутантов со стерильной пылью значительно ниже, чем в случае гинодиэии, и такие особи вследствие пониженной продуктивности не могут конкурировать с нормальными (гермафродитными) особями, что в конечном счете ведет к вытеснению их из популяций (Kurnov, 1973).

Совместно с Е.И. Демьяновой в 2013 был составлен новый список гинодиэичных растений в рамках мировой флоры (Godin, Demyanova, 2013). Он включает 1129 видов растений из 303 родов и 89 семейств цветковых растений. При составлении данного списка была использована система А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009). По перечисленным выше причинам в него нами не были включены виды с мужской стерильностью из списка Kaul (1988).

Несколько лет спустя вышла работа С.М. Caruso с соавторами (Caruso et al., 2016), в которой исследователи привели собственный список гинодиэичных растений. Новый список включает 1325 видов из 91 семейства цветковых растений. Анализ списка этих авторов показал, что при его составлении они взяли за основу список гинодиэичных растений, опубликованный нами в 2013 году (Godin, Demyanova, 2013).

В настоящее время в связи с успехами геномосистематики система цветковых растений претерпела значительные изменения (APG IV, 2016). По сравнению с системой А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) почти в два раза уменьшилось число порядков у покрытосеменных растений, а также изменились объем и состав таксонов, ранее включаемых в те или иные порядки. С другой стороны, число видов с выявленной гинодиэией за небольшой промежуток времени (немногим более пяти лет) увеличилось более чем на 400 видов. В связи с этим назрела необходимость пересмотреть особенности распространения гинодиэичных видов в системе APG IV, что и было основной целью данной работы.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

При составлении нового списка за основу взят список гинодиэичных видов, опубликованный ранее (Godin, Demyanova, 2013). Пополнение списка гинодиэичных видов растений продолжается постоянно с 2013. Для этого используется поиск по ключевым словам – “gynodioeу” или “gynodioecious” – в Google Scholar, JSTOR, ISI Web of Science, а также на сайтах основных зарубежных и отечественных издательств (например, Cambridge University Press, Oxford University Press, Academic Publishing и др.). Для всех выявленных гинодиэичных видов в полученной базе данных проверены видовой эпитет, принадлежность к роду и семейству с использованием Kew Vascular Plant Families and Genera Database (<http://data.kew.org/vpfg1992/vascplnt.html>) или Tropicos (<http://www.tropicos.org>) для выявления синонимии видов и избегания повторения таких видов в списке. Эти же источники использованы для определения числа признаваемых видов в родах и семействах при подсчете доли гинодиэичных видов в таксонах. Объем порядков цветковых растений принят по системе Angiosperm Phylogeny Group classification (APG IV, 2016). Составлена схема распространения гинодиэичных видов на основе имеющегося постера (Cole et al., 2018) с внесенными данными по гинодиэции.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

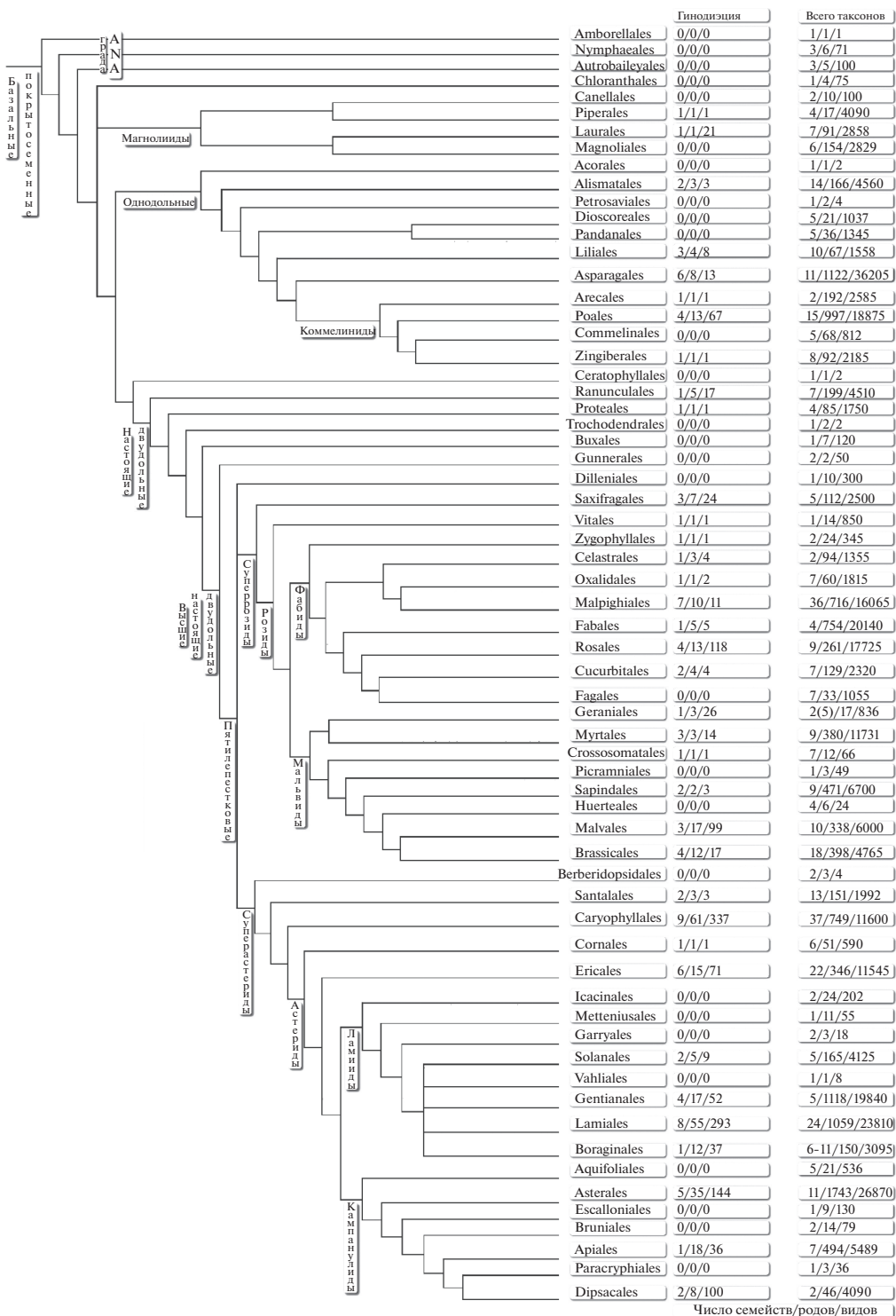
Данные о распространенности и распределении гинодиэции в разных группах цветковых растений представлены на рисунке (рис. 1). Анализ полученного списка гинодиэичных видов позволил выявить некоторые закономерности и сделать следующие обобщения.

Обновленный список гинодиэичных видов растений в настоящий момент включает 1546 видов из 352 родов и 97 семейств покрытосеменных мировой флоры. Следовательно, список таксонов, в пределах которых описана гинодиэция, пополнился 417 видами, 49 родами и 8 семействами по сравнению с имеющимися в литературе (Demyanova, 1985; Godin, Demyanova, 2013; Caruso et al., 2016).

Данные (рис. 1) свидетельствуют о большой неравномерности распределения гинодиэичных видов у цветковых растений. Женская двудомность рассеяна крайне преувеличено в разных направлениях на широком, но далеко не на всем пространстве покрытосеменных растений. И хотя гинодиэичные виды обнаруживаются в самых различных порядках и семействах, относящихся к разным частям системы APG IV, все же вполне очевидна приуроченность гинодиэции к определенным группам: наибольшее число гинодиэичных видов встречается у суперастерид.

Из 64 порядков цветковых растений, признаваемых в системе APG IV, в 36 (56.3%) выявлены виды, обладающие гинодиэцией (рис. 1). Оставшиеся 28 порядков, в которых не отмечены гинодиэичные виды, встречаются во всех группах цветковых растений: града ANA (базальные покрытосеменные), магнолииды, однодольные (Monocots) и настоящие двудольные (Eudicots). Порядки с отсутствием гинодиэичных видов характеризуются наличием небольшого числа семейств (в среднем  $2.4 \pm 0.3$ ), а число видов в них редко превышает 1000, за исключением порядка Magnoliales (2829 видов). Некоторые причины отсутствия гинодиэичных таксонов в целом ряде порядков будут рассмотрены ниже при анализе групп, в состав которых они входят. Порядки, в которых отмечены гинодиэичные виды, включают в основном большое число семейств (в среднем  $9.8 \pm 1.4$ ) и видов за некоторыми исключениями. Так, число видов, входящих в порядки Vitales, Zygophyllales, Crossosomatales, в которых выявлена гинодиэция, меньше 1000. Однако необходимо отметить, что в перечисленных трех порядках отмечаются единичные виды с женской двудомностью.

Гинодиэция совершенно отсутствует у базальных покрытосеменных (града ANA) и представлена единичными видами в группе магнолиид (Magnoliids). Базальные по-



крытосеменные растения включают семь семейств с небольшим числом таксонов, у которых отмечаются строгая диэция или / и моноэция (*Amborellaceae*, *Hydatellaceae*, *Schisandraceae*) или гермафродитизм (*Cabombaceae*, *Nymphaeaceae*, *Austrobaileaceae*) (Endress, 1993a; Keng, 1993; Philipson, 1993a; Schneider, Williamson, 1993; Williamson, Schneider, 1993; Hamann, 1998). Исключение составляет семейство *Trimeniaceae*, у представителей которого выявлены гермафродитизм, полигамодиэция и полигамомоноэция (Philipson, 1993b). Теоретически в этом семействе могла возникнуть гинодиэция, но все пять видов этого семейства – представители только тропических флор. Как известно, гинодиэция чрезвычайно редко отмечается в таких условиях (Demyanova, 1985; Sakai et al., 1995; Godin, Demyanova, 2013).

Из четырех порядков, составляющих группу магнолиид, лишь в двух (*Piperales* и *Laurales*) отмечаются отдельные гинодиэцичные таксоны как на уровне семейств (10.5%), так и на уровне видов (0.2%). В порядке *Laurales* выявлен 21 гинодиэцичный вид, относящийся к семейству *Lauraceae* (0.7%) и роду *Ocotea* Aubl. (4.9%). В двух порядках – *Canellales* и *Magnoliales* – не выявлены таксоны с женской двудомностью. Первый порядок включает небольшое число таксонов, подавляющая часть которых формирует исключительно гермафродитные цветки и сравнительно редко однополые цветки у моноэцичных представителей (Kubitzki, 1993a; Vink, 1993). Среди семейств порядка *Magnoliales* выделяются строго гермафродитные (*Degeneriaceae*, *Himantandraceae*, *Eupomatiaceae*) (Endress, 1993b, c; Kubitzki, 1993b), только с однополыми цветками (диэция и моноэция у *Myristicaceae*) (Kühn, Kubitzki, 1993) и набором разных половых форм в пределах семейства от гермафродитизма до моноэции и диэции (*Magnoliaceae* и *Annonaceae*) (Nooteboom, 1993). В последнем семействе *Annonaceae*, включающем 2300 видов (Kessler, 1993), отсутствует широкий спектр половых форм (преобладают гермафродитизм, реже встречается моно- и диэция) и все его представители являются древесными растениями, входящими в состав субтропических и тропических флор. Как отмечалось выше, такое сочетание признаков не характерно для таксонов, в которых возможно существование гинодиэции.

Группа однодольных растений (*Monocots*) также характеризуется небольшим числом гинодиэцичных видов (92 вида, 0.1%), которые выявлены в 16 семействах (20.0% от числа всех семейств) и 29 родах (1.1% от числа всех родов), относящиеся только к пяти по-

←  
Рис. 1. Распространение гинодиэции в системе APG IV

Fig. 1. Distribution of gynodioecy in APG IV system

[Надписи на рисунке:]

Гинодиэция – Gynodioecy

Всего таксонов – Total taxa

Число семейств/родов/видов – Number of families/genera/species

Базальные покрытосеменные – Basal angiosperms

Магнолииды – Magnoliids

Однодольные – Monocots

Коммелиниды – Commelinidae

Высшие настоящие двудольные – Eudicots

Суперрозиды – Superrosids

Розиды – Rosids

Фабиды – Fabids

Мальвиды – Malvids

Пятилепестковые – Pentapetalae

Суперастериды – Superasterids

Астериды – Asterids

Кампанулиды – Campanulids

Ламииды – Lamiids

рядкам (рис. 1). Наибольшее число видов с женской двудомностью отмечено в группе коммелиниды (Commelinids), в порядке Poales, в семействе Poaceae, в котором гинодизия чаще встречается в двух родах – *Cortaderia* Stapf (21 вид, 84.0% от видового состава) и *Poa* L. (24 вида, 4.8%). Низкую встречаемость гинодизии у однодольных растений можно объяснить, по всей видимости, двумя причинами. Во-первых, тем обстоятельством, что у них очень высока доля видов с однополыми цветками и широко распространена моноэция (Yampolsky, Yampolsky, 1922; Godin, 2017). Во-вторых, у однодольных часто встречается анемофилия как способ переноса пыльцы, которая, как правило, не коррелирует с гинодизией (Demyanova, 1985; Godin, Demyanova, 2013).

В небольшом порядке Ceratophyllales, рассматриваемом иногда как сестринская группа для всех настоящих двудольных растений, гинодизия не отмечена, поскольку все виды характеризуются исключительно моноэцией (Les, 1993).

У настоящих двудольных растений (Eudicots) частота встречаемости гинодизии выше, чем у однодольных. Среди настоящих двудольных растений женской двудомностью обладают 79 семейств из признанных 312 (25.3%), 321 род из 10289 (3.1%) и 1432 вида из 212189 (0.7%). У базальных двудольных растений отмечается незначительное число гинодизичных видов, за исключением порядка Ranunculales, в котором выявлено 17 видов с гинодизией, все из которых – представители семейства Ranunculaceae.

В пределах группы высшие настоящие двудольные растения (Core eudicots) у суперастерид (Superasterids) как абсолютное, так и относительное число гинодизичных видов выше, чем у суперрозид (Superrosids). Так, на видовом уровне частота встречаемости гинодизии у суперрозид составляет 0.35% (330 видов), а у суперастерид – 0.98% (1084 вида).

В группе суперрозид примерно одинаковая доля гинодизичных видов отмечается в группах фабиды (Fabids) и мальвиды (Malvids) – около 23% на уровне семейств. В каждой группе выявлен только один порядок, представители которого не характеризуются наличием гинодизии: Fagales у фабид и Huerteales у мальвид. Все остальные порядки обладают гинодизичными таксонами. Отсутствие гинодизичных видов у представителей порядка Fagales, по всей видимости, связано с наличием у них половой дифференциации в форме моноэции или реже диеции, а также основного способа переноса пыльцы – анемофилии (Kubitzki, 1993c). Такое сочетание признаков (моноэция и анемофилия) не характерно для таксонов, в которых могут встречаться гинодизичные виды. Небольшой порядок Huerteales насчитывает всего 24 вида, многие из которых формируют исключительно обоеполые цветки и встречаются в условиях тропических флор (Kubitzki, 2003). Необходимо отметить, что, как правило, гинодизия характерна для флор умеренных широт и довольно редко отмечаются у представителей экваториальных и тропических флор (Sakai et al., 1995; Godin, Demyanova, 2013; Godin, 2017).

Среди фабид наибольшее число гинодизичных таксонов отмечается в порядке Rosales, в котором 44.0% семейств, 5.0% родов и 0.7% видов характеризуются женской двудомностью. Особенно выделяются три семейства из этого порядка, включающие подавляющее число его гинодизичных видов: Urticaceae (10 видов, 0.7%), Rosaceae (18 видов, 0.4%) и Moraceae (89 видов, 7.3%). В последнем семействе все без исключения виды с женской двудомностью относятся к одному роду – *Ficus* L., доля гинодизичных видов в котором составляет 11.9%.

Среди мальвид выделяются два порядка – Geraniales и Malvales, на долю которых приходится почти 80% гинодизичных видов данной группы. В порядке Geraniales все 26 гинодизичных видов принадлежат одному семейству Geraniaceae (3.1% от всего видового состава семейства), 24 из них относятся к роду *Geranium* L. (5.6% от общего числа видов рода). В порядке Malvales 98 гинодизичных видов из выявленных 99 относятся к двум семействам – Malvaceae (43 вида, 1.0%) и Thymelaeaceae (55 видов, 5.9%). К родам, наиболее богатым видами с женской двудомностью, относятся *Sidal-*

*cea* A. Gray ex Benth. (22 вида, 75.9% гинодиэичных видов) из семейства Malvaceae и *Pimelea* Banks & Sol. ex Gaertn. (43 вида, 33.1%) из семейства Thymelaeaceae.

Группа суперастерид насчитывает самое большое число гинодиэичных видов среди цветковых растений, в ней выявлено 42 семейства (27.1% от общего числа семейств группы), 231 род (3.7%) и 1084 вида (~1%) с женской двудомностью.

Среди базальных суперастерид особенно выделяется порядок Caryophyllales, в котором выявлено наибольшее число гинодиэичных видов – 337, из которых 259 относятся к семейству Caryophyllaceae (10.5% от всех видов семейства). Внутри этого семейства родами, наиболее богатыми видами с женской двудомностью, являются *Dianthus* L. (93 вида, 27.5%) и *Silene* L. (60 видов, 12.3%). Из других родов данного семейства, в которых отмечено довольно много гинодиэичных видов, следует указать *Cerastium* L. (10 видов, 4.9%), *Acanthophyllum* C. A. Mey. (10 видов, 16.9%), *Arenaria* L. (12 видов, 4.4%), *Stellaria* L. (14 видов, 11.6%). Кроме Caryophyllaceae, в порядке Caryophyllales женской двудомностью обладают следующие семейства: Cactaceae (12 видов, 0.5%), Polygonaceae (23 вида, 1.7%), Amaranthaceae (32 вида, 1.6%).

В группе базальных астерид выделяется порядок Ericales, в котором насчитывается 71 гинодиэичный вид. Наибольшее число видов с женской двудомностью выявлено в трех семействах этого порядка: Stygaceae (10 видов, 5.6%), Sapotaceae (15 видов, 1.9%) и Ericaceae (38 видов, 2.8%). В последнем семействе 29 гинодиэичных видов относятся к роду *Gaultheria* Kalm ex L. (20.6% от видового состава рода). Интересно отметить, что представители семейства Sapotaceae преимущественно деревья или кустарники, встречающиеся исключительно в тропических лесах (Pennington, 2004). Однако, как показали недавние исследования (Swenson et al., 2018), 12 из 40 (30%) описанных видов рода *Pleioluma* (Baill.) Vaehni из этого семейства относятся к гинодиэичным. Случаи выявления гинодиэции у древесных растений в тропических флорах не единичны (Sakai et al., 1995), тем не менее, в целом, гинодиэция чаще присуща травянистым растениям в умеренных широтах, чем древесным жизненным формам в условиях тропиков.

Наиболее высокое участие гинодиэичных таксонов у всех цветковых растений, как на семейственном, так и на видовом уровнях, отмечается в двух группах астерид: ламииды (Lamiids) и кампанулиды (Campanulids). Так, доля семейств с гинодиэичной составляет у ламиид 32.6%, у кампанулид – 31.0%.

К ламиидам относится второй по абсолютной численности гинодиэичных видов среди всех цветковых растений порядок Lamiales, в котором женская двудомность отмечена у 33.3% семейств, 5.2% родов и 1.2% видов. Подавляющее большинство гинодиэичных таксонов встречается в семействе Lamiaceae, в котором насчитывается 242 вида с данной формой половой дифференциации (3.1% от видового состава семейства). Наиболее часто гинодиэичные виды встречаются в следующих родах этого семейства: *Dracocephalum* L. (11 видов, 14.9% от видового состава рода), *Mentha* L. (14 видов, 33.3%), *Nepeta* L. (14 видов, 5.6%), *Origanum* L. (20 видов и подвидов, 35.7%), *Salvia* L. (22 вида, 2.2%), *Teucrium* L. (39 видов, 13.6%), *Thymus* L. (44 вида, 14.0%). Недавно проведенный анализ экологических корреляций гинодиэции в семействе Lamiaceae показал (Rivkin et al., 2016), что с одной стороны, женская двудомность чаще встречается у травянистых представителей этого семейства, чем у древесных, а, с другой стороны, гинодиэция примерно с одинаковой вероятностью возникала у видов этого семейства во флорах умеренных и тропических широт. Тесную связь между женской двудомностью и травянистыми жизненными формами у видов семейства Lamiaceae впервые показала еще Е.И. Демьянова (Demjanova, 1985). Отсутствие сильной корреляции между гинодиэцией и умеренными широтами L.R. Rivkin с соавторами (2016) сами объясняют довольно небольшой выборкой: в анализ был включен только 61 гинодиэичный вид, а всего проанализировано 536 видов, что составляет всего 2.5% от видового состава семейства. Возможно, в дальнейшем при более детальном исследовании

половой дифференциации представителей тропических флор не только из семейства Lamiales, но и в целом цветковых растений могут измениться наши представления о связи между гинодиэцией и ее географическим распространением. Тем не менее, в настоящее время имеющиеся данные свидетельствуют о тесной связи гинодиэции с травянистыми жизненными формами и умеренными широтами.

Из других семейств порядка Lamiales необходимо отметить семейство Plantaginaceae, в котором отмечается 34 гинодиэчных вида, относящихся преимущественно к двум родам: *Plantago* L. (8 видов, 5.1%) и *Veronica* L. (22 вида, 11.1%). Гинодиэчные представители последнего рода, раньше включаемые в отдельный род *Hebe* Comm. ex Juss., выявлены пока исключительно во флорах южного полушария.

Порядок Gentianales занимает второе место по числу гинодиэчных видов в группе ламиид после Lamiales. Среди Gentianales в семействе Rubiaceae выявлено максимальное число видов с женской двудомностью — 32 вида (0.2% от всего видового состава семейства), которые принадлежат таким родам как *Porterandia* Ridl. (5 видов, 21.7%) и *Hedyotis* L. (12 видов, 7.6%).

На третьем месте по числу гинодиэчных таксонов в группе ламиид находится порядок Boraginales, в котором насчитывается 37 видов с женской двудомностью, относящихся к 12 родам и одному семейству — Boraginaceae. Наиболее часто гинодиэция встречается в роде *Echium* L. (22 вида, 32.8% от видового состава рода).

Четыре порядка среди ламиид не содержат гинодиэчных таксонов: Icaciniales, Metteniusales, Garryales и Vahliales. Три из этих порядков — олиготипные таксоны, формирующие исключительно обоеполые (Vahliales) (Thiv, 2016) или однополые цветки (диэция у Metteniusales, Garryales) (Dickison, Bittrich, 2016; Liston, 2016). Исключение составляет порядок Icaciniales, насчитывающий 202 вида и 24 рода, целый ряд представителей которых обладает разнообразными формами половой дифференциации: диэция, андродиэция, субдиэция и др. (Potgieter, Duno, 2016). Теоретически в таких таксонах возможно обнаружение гинодиэчных видов, поскольку гинодиэция чаще всего встречается в родах, обладающих довольно широким спектром половых форм (Demjanova, 1985; Godin, Demjanova, 2013). В литературе существует упоминание о возможном наличии гинодиэции у *Pennantia baylisiana* (Oliv.) G. T. S. Baylis (Webb, 1996) из семейства Icacinaceae. Тем не менее, сам автор работы однозначно не подтверждает наличие женской двудомности у этого вида.

Среди кампанулид выявлено четыре порядка, в которых не отмечена гинодиэция: Aquifoliales, Escalloniales, Bruniales и Paracryphiales. Причины отсутствия женской двудомности в этих порядках аналогичны тем, что характерны для порядков, рассмотренных выше групп: в олиготипных порядках Escalloniales, Bruniales и Paracryphiales характерно образование исключительно обоеполых цветков (Claßen-Bockhoff, 2016; Dickison, Lundberg, 2016; Lundberg, 2016). Порядок Aquifoliales крупнее перечисленных выше трех порядков и в нем встречаются представители с разными формами половой дифференциации: гермафродитизм, диэция, андромоноэция, полигамомоноэция (Loizeau et al., 2016). Тем не менее маловероятно, что в дальнейшем среди отдельных таксонов этого порядка будут выявлены виды с гинодиэцией, поскольку подавляющее большинство видов являются древесными растениями и встречаются в тропических флорах, что, как правило, не коррелирует с гинодиэцией.

Наиболее часто гинодиэция отмечается в порядке Dipsacales, в котором женская двудомность выявлена в обоих семействах (Adoxaceae и Caprifoliaceae), у 17.4% родов и 9.2% видов. Следовательно, именно порядок Dipsacales среди всех порядков цветковых растений отличается максимальной долей участия гинодиэчных видов. Подавляющее большинство видов с женской двудомностью входит в семейство Caprifoliaceae (98 видов, 11.4%), в котором гинодиэция чаще всего отмечается в таких родах, как *Knautia* L. (9 видов, 18.8%), *Scabiosa* L. (10 видов, 16.1%) и *Valeriana* L. (74 вида, 25.6%).



Apiales – второй порядок кампанулид по доле гинодиэичных видов (0.7%), все из которых относятся к одному семейству Apiaceae (35 видов, 1.1%) и 18 разным родам. Необходимо отметить, что в целом для данного семейства не характерна такая половая форма как гинодиэция, поскольку очень часто у его представителей встречается андромоноэция (Schlessmann, 2010; Godin, Perkova, 2017).

В порядке Asterales гинодиэция отмечена у 45.5% семейств, 2.0% родов и у 0.5% видов. По числу гинодиэичных видов в этом порядке выделяются два семейства: Campanulaceae (23 вида, 1.0%) и Asteraceae (117 видов, 0.4%). Гинодиэция наиболее характерна для таких родов семейства Campanulaceae как *Lobelia* L. (5 видов, 1.2%), *Cyananthus* Wall. ex Benth. (6 видов, 30.0%) и *Campanula* L. (9 видов, 2.1%). В семействе Asteraceae к родам, наиболее богатым видами с женской двудомностью, относятся *Bidens* L. (15 видов, 6.0%) и *Cirsium* Mill. (60 видов, 12.5%).

Подводя итог вышесказанному, следует, что у цветковых растений гинодиэция встречается у 23.2% семейств, 2.6% родов и 0.5% видов. Таким образом, представленные данные свидетельствуют о довольно слабом распространении гинодиэции у покрытосеменных растений особенно на видовом уровне, если сравнивать с другими формами половой дифференциации. К большому сожалению в настоящее время отсутствуют какие-либо современные обзоры о распространении других вариантов негермафродитных растений, за исключением диэции. Так, согласно последним данным S.S. Renner (2014), к двудомным относятся 175 семейств (43.0%), примерно 987 родов (7.0%) и около 15600 видов (5–6%) цветковых растений. Следует, однако, заметить, что этот автор при подсчете числа диэичных растений понимает двудомность довольно широко, включая в нее все варианты половой дифференциации, когда однополые и обоеполые цветки распределены в разных комбинациях на двух разных типах особей в популяциях. Другими словами, в состав двудомных растений указанным автором включены гинодиэичные, андродиэичные, полигамодиэичные, парадииэичные и субдииэичные виды. Тем не менее, диэция, несомненно, одна из самых широко распространенных форм половой экспрессии у цветковых растений вслед за гермафродитизмом (Renner, 2014).

По абсолютной степени встречаемости (представленности) гинодиэции семейства цветковых растений можно распределить следующим образом: Caryophyllaceae (259 видов из 28 родов), Lamiaceae (242 из 44 родов), Asteraceae (117 из 27 родов), Caprifoliaceae (98 из 7 родов), Moraceae (89 из 1 рода), Poaceae (56 из 8 родов), Thymelaeaceae (55 из 6 родов), Malvaceae (43 из 10 родов), Ericaceae (38 из 6 родов), Boraginaceae (37 из 12 родов), Apiaceae (36 из 18 родов), Plantaginaceae (34 из 4 родов), Rubiaceae (32 из 11 родов), Amaranthaceae (32 из 13 родов), Geraniaceae (26 из 3 родов), Polygonaceae (23 из 9 родов), Lauraceae (21 из 1 рода), Rosaceae (18 из 8 родов), Ranunculaceae (17 из 5 родов), Sapotaceae (15 из 3 родов), Onagraceae (12 из 2 родов), Sactaceae (12 из 5 родов), Brassicaceae (11 из 8 родов) и Styragaceae (10 из 1 рода). К перечисленным семействам относятся 87% всех гинодиэичных видов цветковых растений. В остальных семействах отмечаются немногочисленные или единичные виды с женской двудомностью.

Указанные выше семейства с максимальным числом гинодиэичных видов характеризуются довольно сходными признаками: чаще всего имеют космополитное или очень широкое распространение, насчитывают большое число видов и родов, в них преобладают в основном травянистые жизненные формы (особенно в умеренных широтах), опыляются биотически (главным образом с помощью энтомофилии), обладают разнообразными половыми формами (диэция, субдииэция, триэция, полигамодиэция и др.). Проведенный анализ показывает, что именно такие биологические и экологические особенности свойственны подавляющему большинству таксонов, в которых в настоящее время отмечается наличие неединичных гинодиэичных видов.

Среди указанных семейств, для которых чаще всего характерна гинодиэция, отмечаются также рода с максимальным числом видов, обладающих этой половой формой.

К таким родам относятся: *Dianthus* (93 вида), *Ficus* (89), *Valeriana* (74), *Cirsium* (60), *Silene* (60), *Thymus* (44), *Pimelea* (43), *Teucrium* (39), *Gaultheria* (29), *Poa* (24), *Geranium* (24), *Echium* (22), *Veronica* (22), *Sidalcea* (22), *Ocotea* (21), *Cortaderia* (21). Подавляющее большинство перечисленных родов также обладают многими биологическими и экологическими особенностями, которые были указаны выше для семейств, у которых чаще всего отмечается гинодиэция.

Отдельно необходимо упомянуть о родах, в которых обнаружена максимальная относительная доля видов с женской двудомностью. Прежде всего, следует отметить род *Lactoris* Phil. (из семейства Aristolochiaceae), единственный вид которого обладает гинодиэцией. Очень высокая доля гинодиэцичных видов отмечена в роде *Cortaderia* (из семейства Poaceae), 21 вид которого из признанных 25 обладает этой половой формой (84.0%). Так же гинодиэция широко представлена в роде *Sidalcea* (из семейства Malvaceae), в котором 75.9% видов характеризуются наличием женской двудомности.

Анализ связи наличия или отсутствия гинодиэции в разных таксонах цветковых растений со спектром половой дифференциации видов в этих таксонах показал следующее. Как правило, гинодиэция встречается, хотя иногда и в единичном виде, в таксонах, у представителей которых отмечается наличие разных форм половой дифференциации. Исключение составляют рода и семейства, в которых доминирует одна или две половые формы, например, моноэция и / или диэция. К сходным результатам пришла в своем исследовании по распространению диэции у цветковых растений Renner (2014), которая высказала предположение, что, как правило, в одном таксоне не встречаются исключительно гинодиэцичные и строго диэцичные виды растений. Тем не менее, необходимы дальнейшие исследования для окончательного установления подобных зависимостей. Однако, в настоящее время, несмотря на довольно продолжительный период изучения половой дифференциации у цветковых растений, отсутствуют точные представления о распространении разных форм половой экспрессии у покрытосеменных. Полученные данные позволяют предполагать, что именно наличие широкого спектра половых форм (полигамодиэция, гиномоноэция, субдиэция и др.) в таксоне является указателем возможного наличия в нем гинодиэцичных видов. Ряд исследователей считают, что гинодиэция, как и некоторые другие половые формы – всего лишь этап в эволюции половой дифференциации растений, приводящий в конце концов к образованию диэции (Ornduff, 1966; Ross, 1978, 1982). Однако существует и противоположная точка зрения, согласно которой гинодиэция – довольно постоянная форма половой экспрессии, имеющая собственное адаптивное значение, не приводящая к появлению диэции (Lewis, 1942; Demyanova, 2011). Наличие в таксоне широкого спектра половых форм у видов, в том числе и гинодиэции, по-видимому, можно считать отражением продолжающихся эволюционных процессов, направленных, как считают большинство исследователей (Demyanova, 1985; Sakai et al., 1995; Richards, 1997; Renner, 2014), на поддержание аллогамии и уменьшение степени вероятности автогамии.

Широкое распространение гинодиэции в пределах одного семейства или рода позволяет с большой долей вероятности предполагать ее наличие и у других видов этих таксонов, пока еще не отмеченных в качестве гинодиэцичных. Обновленные данные о числе гинодиэцичных видов у цветковых растений подтверждают данное предположение, поскольку значительная доля новых видов с женской двудомностью принадлежит таким таксонам.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. 2016. – Bot. J. Linn. Soc. 181 (1): 1–20.  
<https://doi.org/10.1111/boj.12385>

Caruso C.M., Eisen K., Case A.L. 2016. An Angiosperm-Wide Analysis of the Correlates of Gynodioecy. – Int. J. Pl. Sci. 177 (2): 115–121.  
<https://doi.org/10.1086/684260>

Claßen-Bockhoff R. 2016. Bruniaceae. – In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 103–115.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_6)

- Cole T.C.H., Hilger H.H., Stevens P.F. 2018. Angiosperm Phylogeny Poster (APP) – Flowering Plant Systematics. PeerJ Preprints 7:e2320v6. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.2320v6>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delannay X. 1978a. La gynodioécie dans le genre *Cirsium* Miller. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique. 111 (1): 10–18.
- Delannay X. 1978b. La gynodioécie chez les Angiospermes. – Naturalistes Belges. 59: 223–237.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэции у цветковых растений. – Бот. журн. 70 (10): 1289–1301.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 1990. Половой полиморфизм цветковых растений: дис. ... докт. биол. наук. М. Т. 2. 349 с.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). – Бот. журн. 96 (10): 1297–1315.
- Dickson W.C., Bittrich V. 2016. Metteniusaceae (incl. *Dendrobangia* incert. sed.). – In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 263–267. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_23)
- Dickson W.C., Lundberg J. 2016. Paracryphiaceae. – In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 281–285. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_26](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_26)
- Endress P.K. 1993a. Austrobaileyaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 138–140. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_11)
- Endress P.K. 1993b. Himantandraceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 338–341. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_40](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_40)
- Endress P.K. 1993c. Eupomatiaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 296–298. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_31](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_31)
- Godin V.N. 2017. Sexual forms and their ecological correlates of flowering plants in Siberia. – Russ. J. Ecol. 48 (5): 433–439. <https://doi.org/10.1134/S1067413617050058>
- [Godin, Демуанова] Годин В.Н., Демьянова Е.И. 2013. О распространении гинодиэции у цветковых растений. – Бот. журн. 93 (12): 1465–1487.
- [Godin, Perkova] Годин В.Н., Перкова Т.В. 2017. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Ариáceе (Московская область). – Бот. журн. 102 (1): 35–47. <https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
- Hamann U. 1998. Hydatellaceae. – In: Flowering Plants. Monocotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 4. P. 231–234. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-03531-3\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-662-03531-3_23)
- Kaul M.L.H. 1988. Male sterility in higher plants. – In: Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Vol. 10. P. 1–1005. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-83139-3>
- Keng H. 1993. Schisandraceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 589–592. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_70](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_70)
- Kessler P.J.A. 1993. Annonaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 93–129. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_9)
- Knuth P. 1898a. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Bd I. 400 S.
- Knuth P. 1898b. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Bd II. T. I. 696 S.
- Knuth P. 1899. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Bd II. T. II. 705 S.
- Knuth P. 1904. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Bd III. T. I. 570 S.
- Knuth P. 1905. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Bd III. T. II. 598 S.
- [Крупнов] Крупнов В. А. 1973. Генная и цитоплазматическая мужская стерильность растений. М. 277 с.
- Kubitzki K. 1993a. Canellaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 200–203. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_19)
- Kubitzki K. 1993b. Degeneriaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 290–291. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_29](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_29)
- Kubitzki K. 1993c. Fagaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 301–309. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_33](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_33)

- Kubitzki K. 2003. Tapisciaceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 5. P. 369–370.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-07255-4\\_43](https://doi.org/10.1007/978-3-662-07255-4_43)
- Kühn U., Kubitzki K. 1993. Myristicaceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 457–467.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_53](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_53)
- Les D.H. 1993. Ceratophyllaceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 246–250.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_24](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_24)
- Lewis D. 1942. The evolution of sex in flowering plants. — Biol. Rev. 17 (1): 46–67.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1942.tb00431.x>
- Liston A. 2016. Garryaceae. — In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 197–201.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_16)
- Loizeau P.A., Savolainen V., Andrews S., Barriera G., Spichiger R. 2016. Aquifoliaceae. — In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 31–36.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_3)
- Lundberg J. 2016. Escalloniaceae. — In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 185–191.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_14)
- Nooteboom H.P. 1993. Magnoliaceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 391–401.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_47](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_47)
- Ornduff R. 1966. The origin of dioecism from heterostyly in *Nymphoides* (Menyanthaceae). — Evolution. 20 (3): 309–314.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1966.tb03368.x>
- Pennington T.D. 2004. Sapotaceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 6. P. 390–421.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8\\_41](https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8_41)
- Philipson W.R. 1993a. Amborellaceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 92–93.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_8)
- Philipson W.R. 1993b. Trimeniaceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 596–599.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_73](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_73)
- Potgieter M.J., Duno R. 2016. Icacinaceae. — In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 239–256.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_21](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_21)
- Renner S.S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. — Amer. J. Bot. 101 (10): 1588–1596.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.1400196>
- Richards A.J. 1997. Plant breeding systems. London. 529 p.
- Rivkin L.R., Case A.L., Caruso C.M. 2016. Why is gynodioecy a rare but widely distributed sexual system? Lessons from the Lamiaceae. — New Phytol. 211 (2): 688–696.  
<https://doi.org/10.1111/nph.13926>
- Ross M.D. 1978. The evolution of gynodioecy and subdioecy. — Evolution. 32 (1): 174–188.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1978.tb01107.x>
- Ross M.D. 1982. Five evolutionary pathways to subdioecy. — Amer. Naturalist. 119 (3): 297–318.  
<https://doi.org/10.1086/283911>
- Sakai A., Wagner W., Ferguson D., Herbst D. 1995. Origins of dioecy in the Hawaiian flora. — Ecology. 76 (8): 2517–2529.  
<https://doi.org/10.2307/2265825>
- Schlessmann M.A. 2010. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. — Plant Div. Evol. 128 (1–2): 233–245.  
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/128-0011>
- Schneider E.L., Williamson P.S. 1993. Nymphaeaceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 486–493.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_57](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_57)
- Swenson U., Nylander J.A.A., Munzinger J. 2018. Phylogeny, species delimitation and revision of *Pleioloma* (Sapotaceae) in New Caledonia, a frequently gynodioecious genus. — Austral. Syst. Bot. 31 (2): 120–165.  
<https://doi.org/10.1071/SB17040>
- Takhtajan A. 2009. Flowering plants. Springer. 871 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>

Thiv M. 2016. Vahliaceae. — In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 381–383.

[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_34](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_34)

Vink W. 1993. Winteraceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 630–638.

[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_77](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_77)

Webb C.J. 1996. The breeding system of *Pennantia baylisiana* (Icacinaeae). — N. Z. J. Bot. 34 (3): 421–422.

<https://doi.org/10.1080/0028825X.1996.10410706>

Williamson P.S., Schneider E.L. 1993. Cabombaceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 157–161.

[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_16)

Yampolsky C., Yampolsky H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. — Bibl. Genet. 3: 1–62.

## DISTRIBUTION OF GYNODIOECY IN APG IV SYSTEM

V. N. Godin<sup>#</sup>

*Moscow State Pedagogical University*

*Kibalchicha Str., 6, Bldg. 3, Moscow, 129164, Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: vn.godin@mpgu.su*

Gynodioecy as a form of sexual differentiation in flowering plants is quite rare and unevenly distributed. Gynodioecy was noted in 36 orders (56.3%), 97 families (23.2%), 352 genera (2.6%) and 1546 species (0.5%) of flowering plants in the APG IV system. Gynodioecy is found in all groups of flowering plants, except for basal angiosperms. The main reasons for the lack of gynodioecy in taxa of different levels are a small number of their species, mainly tropical distribution, the dominance of monoecy and dioecy or hermaphroditism. It has been established that gynodioecy is less common in monocots (16 families, 29 genera and 92 species) than in eudicots (79 families, 321 genera and 1432 species). It was shown that the largest number of gynodioecious species is found in superasterids. Ten leading families according to the number of gynodioecious species are as follows: Caryophyllaceae (259 species), Lamiaceae (242), Asteraceae (117), Caprifoliaceae (98), Moraceae (89), Poaceae (56), Thymelaeaceae (55), Malvaceae (43), Ericaceae (38), and Boraginaceae (37). Gynodioecy is widespread in such genera as *Dianthus* (93 species), *Ficus* (89), *Valeriana* (74), *Cirsium* (60), *Silene* (60), *Thymus* (44), *Pimelea* (43), *Teucrium* (39), *Gaultheria* (29), *Poa* (24), and *Geranium* (24).

## REFERENCES

An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. 2016. — Bot. J. Linn. Soc. 181 (1): 1–20.

<https://doi.org/10.1111/boj.12385>

Caruso C.M., Eisen K., Case A.L. 2016. An Angiosperm-Wide Analysis of the Correlates of Gynodioecy. — Int. J. Pl. Sci. 177 (2): 115–121.

<https://doi.org/10.1086/684260>

Claßen-Bockhoff R. 2016. Bruniaceae. — In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 103–115.

[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_6)

Cole T.C.H., Hilger H.H., Stevens P.F. 2018. Angiosperm Phylogeny Poster (APP) — Flowering Plant Systematics. PeerJ Preprints 7:e2320v6.

<https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.2320v6>

Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.

Delannay X. 1978a. La gynodioécie dans le genre *Cirsium* Miller. — Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 111 (1): 10–18.

Delannay X. 1978b. La gynodioécie chez les Angiospermes. — Naturalistes Belges. 59: 223–237.

Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Botanicheskii Zhurnal. 70 (10): 1289–1301 (In Russ.).

Demyanova E.I. 1990. Polovoi polimorfizm tsvetkovykh rastenii [Sexual polymorphism of flowering plants]: Diss. ... Doct. Sci. Vol. 2. Moscow. 349 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). — Botanicheskii Zhurnal. 96 (10): 1297–1315 (In Russ.).

Dickison W.C., Bittrich V. 2016. Metteniusaceae (incl. *Dendrobangia* incert. sed.). – In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 263–267.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_23)

Dickison W.C., Lundberg J. 2016. Paracryphiaceae. – In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 281–285.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_26](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_26)

Endress P.K. 1993a. Austrobaileyaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 138–140.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_11)

Endress P.K. 1993b. Himantandraceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 338–341.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_40](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_40)

Endress P.K. 1993c. Eupomatiaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 296–298.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_31](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_31)

Godin V.N. 2017. Sexual forms and their ecological correlates of flowering plants in Siberia. – Russ. J. Ecol. 48 (5): 433–439.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413617050058>

Godin V.N., Demyanova E.I. 2013. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. – Botanicheskii Zhurnal. 98 (12): 1465–1487 (In Russ.).

Godin V.N., Perkova T.V. 2017. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species (Moscow region). – Botanicheskii Zhurnal. 102 (1): 35–47.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033> (In Russ.).

Hamann U. 1998. Hydatellaceae. – In: Flowering Plants. Monocotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 4. P. 231–234.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-03531-3\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-662-03531-3_23)

Kaul M.L.H. 1988. Male sterility in higher plants. – In: Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Vol. 10. P. 1–1005.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-642-83139-3>

Keng H. 1993. Schisandraceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 589–592.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_70](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_70)

Kessler P.J.A. 1993. Annonaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 93–129.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_9)

Knuth P. 1898a. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Bd I. 400 S.

Knuth P. 1898b. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Bd II. T. I. 696 S.

Knuth P. 1899. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Bd II. T. II. 705 S.

Knuth P. 1904. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Bd III. T. I. 570 S.

Knuth P. 1905. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Bd III. T. II. 598 S.

Krupnov V. A. 1973. Gennaya i citoplazmaticheskaya muzhskaya sterilnost rastenij [Genetic and cytoplasmic male sterility of plants]. Moscow. 277 p. (In Russ.).

Kubitzki K. 1993a. Canellaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 200–203.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_19)

Kubitzki K. 1993b. Degeneriaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 290–291.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_29](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_29)

Kubitzki K. 1993c. Fagaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 301–309.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_33](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_33)

Kubitzki K. 2003. Tapisciaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 5. P. 369–370.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-07255-4\\_43](https://doi.org/10.1007/978-3-662-07255-4_43)

Kühn U., Kubitzki K. 1993. Myristicaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 457–467.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_53](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_53)

Les D.H. 1993. Ceratophyllaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 246–250.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_24](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_24)

Lewis D. 1942. The evolution of sex in flowering plants. – Biol. Rev. 17 (1): 46–67.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1942.tb00431.x>

Liston A. 2016. Garryaceae. – In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 197–201.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_16)

- Loizeau P.A., Savolainen V., Andrews S., Barriera G., Spichiger R. 2016. Aquifoliaceae. – In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 31–36.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_3)
- Lundberg J. 2016. Escalloniaceae. – In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 185–191.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_14)
- Nooteboom H.P. 1993. Magnoliaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 391–401.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_47](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_47)
- Ornduff R. 1966. The origin of dioecism from heterostyly in *Nymphoides* (Menyanthaceae). – Evolution. 20 (3): 309–314.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1966.tb03368.x>
- Pennington T.D. 2004. Sapotaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 6. P. 390–421.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8\\_41](https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8_41)
- Philipson W.R. 1993a. Amborellaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 92–93.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_8)
- Philipson W.R. 1993b. Trimeniaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 596–599.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_73](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_73)
- Potgieter M.J., Duno R. 2016. Icacinaceae. – In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. P. 239–256.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_21](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_21)
- Renner S.S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. – Amer. J. Bot. 101 (10): 1588–1596.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.1400196>
- Richards A.J. 1997. Plant breeding systems. London. 529 p.
- Rivkin L.R., Case A.L., Caruso C.M. 2016. Why is gynodioecy a rare but widely distributed sexual system? Lessons from the Lamiaceae. – New Phytol. 211 (2): 688–696.  
<https://doi.org/10.1111/nph.13926>
- Ross M.D. 1978. The evolution of gynodioecy and subdioecy. – Evolution. 32 (1): 174–188.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1978.tb01107.x>
- Ross M.D. 1982. Five evolutionary pathways to subdioecy. – Amer. Naturalist. 119 (3): 297–318.  
<https://doi.org/10.1086/283911>
- Sakai A., Wagner W., Ferguson D., Herbst D. 1995. Origins of dioecy in the Hawaiian flora. – Ecology. 76 (8): 2517–2529.  
<https://doi.org/10.2307/2265825>
- Schlessmann M.A. 2010. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. – Plant Div. Evol. 128 (1–2): 233–245.  
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0011>
- Schneider E.L., Williamson P.S. 1993. Nymphaeaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 486–493.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_57](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_57)
- Swenson U., Nylander J.A.A., Munzinger J. 2018. Phylogeny, species delimitation and revision of *Pleioloma* (Sapotaceae) in New Caledonia, a frequently gynodioecious genus. – Austral. Syst. Bot. 31 (2): 120–165.  
<https://doi.org/10.1071/SB17040>
- Takhtajan A. 2009. Flowering plants. Springer. 871 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>
- Thiv M. 2016. Vahliaceae. – In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 14. Springer. P. 381–383.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4\\_34](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_34)
- Vink W. 1993. Winteraceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 630–638.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_77](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_77)
- Webb C.J. 1996. The breeding system of *Pennantia baylisiana* (Icacinaceae). – N. Z. J. Bot. 34 (3): 421–422.  
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1996.10410706>
- Williamson P.S., Schneider E.L. 1993. Cabombaceae. – In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. P. 157–161.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_16)
- Yampolsky C., Yampolsky H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. – Bibl. Genet. 3: 1–62.