

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГИНОДИЭЦИИ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

© 2020 г. В. Н. Годин

Московский педагогический государственный университет
ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164, Россия

e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 05.01.2020 г.

После доработки 12.01.2020 г.

Принята к публикации 14.01.2020 г.

На основе литературных данных составлен список новых гинодиэичных видов покрытосеменных растений в рамках мировой флоры, который включает 444 вида из 61 рода и 49 семейств. В настоящее время гинодиэция выявлена у 1573 видов, 364 родов, 97 семейств и 36 порядков цветковых растений. Рассмотрены особенности распространения женской двудомности в таких семействах, как *Caryophyllaceae*, *Sauyophyllaceae*, *Moraceae*, *Thymelaeaceae*, *Lamiaceae*, *Ericaceae*. Показано, что существует два типа гинодиэичных растений: у первой группы гермафродитные особи образуют только обоеполюе цветки (подавляющее большинство видов с женской двудомностью), а у второй группы – пестичные и тычиночные цветки (виды семейства *Moraceae*). У большинства гинодиэичных видов первой группы подтверждена устойчивая связь между наличием женской двудомности в таксоне и такими эколого-биологическими признаками как: значительное число видов в роде, преобладание многолетних травянистых растений, широкое распространение в умеренной зоне. Экологические корреляции у гинодиэичных видов второй группы (семейство *Moraceae*), а также у представителей сем. *Thymelaeaceae* и *Ericaceae* проявляются в тесной связи с иным комплексом признаков: древесные жизненные формы и распространение в субтропических и тропических флорах.

Ключевые слова: гинодиэция, цветковые растения

DOI: 10.31857/S0006813620030023

Гинодиэция (или женская двудомность) – форма половой дифференциации, при которой в популяциях одного вида одновременно сосуществуют два типа особей: одни образуют обоеполюе цветки, другие – пестичные. История изучения женской двудомности берет начало с Ч. Дарвина (*Darwin*, 1877), который впервые дал определение этой форме полового полиморфизма и сообщил некоторые данные о биологии гинодиэичных видов. В исследованиях Е.И. Демьяновой (*Demyanova*, 1985)¹ был составлен наиболее полный на тот момент список гинодиэичных видов в рамках мировой флоры. Проводимое многочисленными исследователями углубленное изучение строения цветков разных таксонов покрытосеменных растений позволяет констатировать, что число видов с женской двудомностью постоянно увеличивается. В дальнейшем В.Н. Годин и Е.И. Демьянова (*Godin*, *Demyanova*, 2013)² опубли-

ковали список гинодиэичных видов, который включал 1126 видов из 89 семейств. Однако, как показал недавний анализ распространения женской двудомности у цветковых растений (*Godin*, 2019)³, число таких видов за довольно небольшой промежуток времени значительно увеличилось. В связи с этим назрела необходимость опубликовать дополнения к списку гинодиэичных видов, а также проанализировать особенности распространения и характер экологических корреляций гинодиэции у семейств, характеризующихся наиболее высокой долей видов с этой половой формой, что и было целью данной работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пополнение списка гинодиэичных видов цветковых растений в рамках мировой флоры продолжается постоянно с 2013 (*Godin*, *Demyanova*, 2013)². Для этого используется поиск по ключевым словам – “gynodioecy” или “gynodioecious” – в Google Scholar, JSTOR, Scopus, ISI Web

¹ [Demyanova] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэции у цветковых растений. – Бот. журн. 70 (10): 1289–1301.

² [Godin, Demyanova] Годин В.Н., Демьянова Е.И. 2013. О распространении гинодиэции у цветковых растений. – Бот. журн. 93 (12): 1465–1487.

³ [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэции в системе APG IV. – Бот. журн. 104 (5): 669–683. <https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>

of Science, а также на сайтах основных зарубежных и отечественных издательств (например, Cambridge University Press, Oxford University Press, Academic Publishing и др.). Для всех вновь выявленных видов с женской двудомностью 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 их повторения в списке дополнений. Объем и состав семейств цветковых растений даны с использованием системы APG IV (2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приведен список видов, у которых впервые выявлено наличие гинодиэции.

Alismataceae. *Sagittaria latifolia* Willd. (Dorken, Mitchard, 2008).

Amaranthaceae. *Celosia argentea* L. (Aluri, Chapidi, 2018), *Chenopodium sancti-ambrosii* Skottsberg (Skottsberg, 1963), *Ptilotus exaltatus* Nees (Hammer et al., 2018a), *P. schwartzii* (F. Muell.) Tate (Hammer et al., 2018b), *Salsola nitraria* Pall. (для *Caroxylon nitrarium* (Pall.) Akhani et Roalson) (Akopian, 2013)⁴, *Sarcocornia mossiana* (Toelken) A.J. Scott (Tölken, 1967), *S. neei* (Lag.) M.A. Alonso et M.B. Crespo, *S. pacifica* (Standl.) A.J. Scott (Recuerda, 2013), *S. perennis* (Mill.) A.J. Scott (Davy et al., 2006), *S. pillansii* (Moss) A.J. Scott (Tölken, 1967), *Suaeda argentinensis* A. Soriano, *S. multiflora* Phil. (Teillier, 1996), *S. nesophila* I.M. Johnst. (Skottsberg, 1963).

Apiaceae. *Azorella filamentosa* Lam., *A. fuegiana* Speg. (Martinez, 1993), *Gingidia amphistoma* Heenan, *G. haematitica* Heenan, *G. rupicola* I. Telford et J.J. Bruhl (Heenan et al., 2013).

Araceae. *Pothoidium lobbianum* Schott (Yampolsky, Yampolsky, 1922).

Asteliaceae. *Astelia australiana* (J.H. Willis) L.B. Moore (James, Ashburner, 1997).

Asteraceae. *Baccharis leptcephala* DC (Ramírez, Hokche, 2019), *Bidens micrantha* ssp. *kalealaha* Nagata et Ganders (Wagner et al., 1990), *Chersodoma jodoppa* Cabrera (Dillon, Sagástegui-Alva, 1996), *Baccharis hyemalis* Deble (Heiden et al., 2019), *B. polygama* Ariza (Ariza, 1976), *Cirsium greimleri* Bureš (Bureš et al., 2018), *Grazielia intermedia* (DC.) R.M. King et H. Rob. (Valentin-Silva et al., 2016), *Helianthus annuus* L. (Roumet et al., 2012), *Heterothalamus alienus* (Spreng.) Kuntze, *H. psiadioides* Less. (Heiden et al., 2019).

⁴ [Akopian] Акопян Ж.А. 2013. Биолого-морфологические особенности и таксономический состав семейства маревых (Chenopodiaceae Vent.) в южном Закавказье: Автореф. дис. ... докт. наук. Ереван. 49 с.

Boraginaceae. *Bourreria scabra* Thulin et Razafim. (Thulin, Razafimandimbison, 2017), *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge s. str., *E. villosum* ssp. *pulvinatum* Petrovsky (Pearson, Feilden, 1899), *Pardoglossum cheirifolium* (L.) E. Barbier et Mathez (для *Anchusa lanata* L., Battandier, Trabut, 1888).

Brassicaceae. *Cakile edentula* (Bigelow) Hook. (Heslop-Harrison, 1958).

Bromeliaceae. *Dyckia maritima* Baker (для *Prionophyllum maritimum* (Baker) Mez), *D. selloa* (K. Koch) Baker (для *Prionophyllum selloum* K. Koch) (Mez, 1934).

Cactaceae. *Cylindropuntia chuckwallensis* M.A. Baker et M.A. Cloud-Hughes (Baker, Cloud-Hughes, 2014), *C. molesta* (Brandege) F.M. Knuth (для *Cylindropuntia calmalliana* (J.M. Coult.) F.M. Knuth (Rebman, 1998), *C. sanfelipensis* (Rebman) Rebman, *C. wolfii* (L. D. Benson) M.A. Baker (Baker, Cloud-Hughes, 2014).

Campanulaceae. *Campanula trachelium* L. (Smith, Waldren, 2013), *Cyananthus flavus* C. Marquand, *C. incanus* Hook. f. et Thomson, *C. longiflorus* Franch. (Zhou et al., 2013), *C. macrocalyx* Franch. (Chen et al., 2016), *Lobelia angulata* G. Forst. (Delph, Montgomery, 2014).

Caprifoliaceae. *Valeriana barbareaifolia* M. Martens et Galeotti, *V. calcicola* Greenm. (Rzedowski, 2003), *V. calvescens* Briq. (Novara, 2008), *V. capensis* Thunb. (Meyer, 1958), *V. ceratophylla* Kunth (Rzedowski, 2003), *V. cerosifolia* Xena (Xena, 1993), *V. coleophylla* Diels (для *Valeriana amplexicaulis* F.G. Mey.) (Meyer, 1965), *V. comosa* B. Eriksen, *V. cumbemayensis* B. Eriksen (Eriksen, 1991), *V. emmanuelii* Rzed. et Calderón (Rzedowski, Calderón, 2003), *V. kilimandscharica* Engl. (Meyer, 1958), *V. laurifolia* Kunth (Xena, 1993), *V. moorei* Barrie (Rzedowski, 2003), *V. parviflora* (Trevir.) Höck, *V. pilosa* Ruiz et Pav. (Xena, 1993), *V. pyricarpa* Borsini (Novara, 2008), *V. quadrangularis* Kunth (для *Valeriana tenuis* F.G. Mey.) (Meyer, 1965), *V. quiroana* Xena (Xena, 1993), *V. subincisa* Benth. (Rzedowski, 2003), *V. tachirensis* Xena, *V. triplinervis* (Turcz.) Briq. (Xena, 1993), *V. vaginata* Kunth (Rzedowski, 2003), *V. venezuelana* Briq. (Xena, 1993), *V. zamoranensis* Rzed. et Calderón (Rzedowski, Calderón, 2003).

Caryophyllaceae. *Dianthus pavonius* Tausch (Bruns et al., 2019), *D. pungens* ssp. *brachyanthus* (Boiss.) B. Fern. Casas, G. López et M. Laínz (Valdés, Talavera, 1991), *D. volgicus* Juz. (Starshova, 1996)⁵, *Paronychia chartacea* Fern. ssp. *chartacea* L. C. Anderson (Schafer et al., 2013), *Sanctambrosia manicata* (Skottsberg) Skottsberg. ex Kuschel (Skottsberg, 1963), *Silene hifacensis* Rouy (Moyle, 2006), *S. cambessedesii* Boiss. et Reut. (Casimiro-Soriguer et al., 2015), *S. gi-*

⁵ [Starshova] Старшова Н.П. 1996. Частичная андростерильность популяций некоторых представителей семейства Caryophyllaceae. — Бот. журн. 81 (1): 64–74.

gantea L. (Pasquier et al., 2015), *S. goniocaula* Boiss., *S. gynodioica* Ghaz. (Ghazanfar, 1983), *S. isaurica* Contandr. et Quézel (Davis et al., 1988), *S. laxantha* Majumdar (Pusalkar et al., 2004), *S. littorea* Brot. (для *Silene adscendens* Lag. (Casimiro-Soriguer et al., 2015), *S. menziesii* Hook. (Kruceberg, 1961), *S. psammittis* Link ex Spreng. (Casimiro-Soriguer et al., 2015), *S. pungens* Boiss. (Ghazanfar, 1983), *S. retinervis* Ghaz. (Ghazanfar, 1982).

Celastraceae. *Maurocenia frangula* Mill. (Archer, Wyk, 1998), *Maytenus obtusifolia* Mart. (Benevides et al., 2013).

Cistaceae. *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. (Proctor, 1956).

Combretaceae. *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. (Nadia, Machado, 2014).

Crassulaceae. *Rhodiola alsia* (Fröd.) S.H. Fu (Ohba, 1981).

Cucurbitaceae. *Coccinia grandis* (L.) Voigt (для *Coccinia indica* Wight et Arn.) (Kumar, Viseveshwarajah, 1952).

Ericaceae. *Gaultheria fragrantissima* Wall. (Venugopal, Langstang, 2011), *Leucopogon hookeri* Sond., *L. montanus* (R. Br.) J.H. Willis (Smith-White, 1955), *Planocarpa petiolaris* (DC.) C.M. Weiller, *P. sulcata* (Mihaich) C.M. Weiller (Weiller, 1996).

Fabaceae. *Crotalaria pallida* Aiton (Arora, Gupta, 1984).

Gentianaceae. *Gentianella antarctica* (Kirk) T.N. Ho et S.W. Liu (Lord, 2015), *G. diemensis* (Griseb.) J.H. Willis (Adams, 1995), *G. pluvialis* J.S. Pringle (Pringle, 2011), *G. quipuscoana* J.S. Pringle (Pringle, 2017).

Geraniaceae. *Geranium caeruleatum* Schur, *G. kotschyi* Boiss., *G. linearilobum* DC., *G. oreganum* Howell, *G. psilostemon* Ledeb., *G. tuberosum* L. (Fiz et al., 2008).

Hydrocharitaceae. *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle (Efremov et al., 2018).

Lamiaceae. *Agastache foeniculum* (Pursh) Kuntze, *A. rugosa* (Fisch. et C.A. Mey.) Kuntze, *A. urticifolia* (Benth.) Kuntze (Jakobson, 1994)⁶, *Ajuga reptans* L. (Godin, Akhmetgarieva, 2019)⁷, *Asterohyptis mociniana* (Benth.) Epling, *A. seemannii* (A. Gray) Epling, *A. stellulata* (Benth.) Epling (Paton, Ryding, 1998), *Clinopodium abyssinicum* (Benth.) Kuntze (Ryding, 2006), *C. congestum* (Boiss. et Hausskn.) Kuntz (для *Micromeria congesta* Boiss. et Hausskn. (Davis, 1982), *C. paradoxum* (Vatke) Ryding, *C. robustum* (Hook. f.) Ryding (Ryding, 2006), *C. tauricolum* (P.H. Davis

Govaerts (для *Calamintha tauricola* P.H. Davis) (Davis, Leblebici, 1982), *Cuminia eriantha* (Benth.) Benth. (Harley, 1986), *Cunila crenata* García-Peña et Tenorio, *C. leucantha* Kunth ex Schldtl. et Cham. (García-Peña, Lezama, 1997), *Dorystaechas hastata* Boiss. et Heldr. ex Benth. (Hedge, 1982a), *Isodon effusus* (Maxim.) H. Hara, *I. umbrosus* (Maxim.) H. Hara (Suzuki, Akazome, 2000), *Lepechinia bullata* (Kunth) Epling, *L. conferta* (Benth.) Epling, *L. heteromorpha* (Briq.) Epling, *L. radula* (Benth.) Epling, *L. salvifolia* (Kunth) Epling, *L. urbanii* (Briq.) Epling, *L. vesiculosa* (Benth.) Epling (Hart, 1985), *Meriandra dianthera* (Roth ex Roem. et Schult.) Briq., *M. strobilifera* Benth. (Bokhari, Hedge, 1971), *Minthostachys mollis* (Benth.) Griseb., *M. verticillata* (Griseb.) Epling (Schmidt-Lebuhn, 2008), *Origanum bilgeri* P.H. Davis, *O. compactum* Benth., *O. dayi* Post, *O. ehrenbergii* Boiss., *O. elongatum* (Bonnet) Emb. et Maire, *O. floribundum* Munby, *O. laevigatum* Boiss., (Iestwaart, 1980), *O. minutiflorum* O. Schwarz et P.H. Davis (Davis, 1949), *O. onites* L., *O. scabrum* Boiss. et Heldr., *O. vogelii* Greuter et Burdet (для *O. micranthum* Vogel), *O. vulgare* ssp. *glandulosum* (Desf.) Ietsw., *O. vulgare* ssp. *gracile* (K.Koch) Ietsw., *O. vulgare* ssp. *hirtum* (Link) Ietsw., *O. vulgare* ssp. *virens* (Hoffmanns. et Link) Ietsw., *O. vulgare* ssp. *viride* (Boiss.) Hayek (Iestwaart, 1980), *Nepeta glutinosa* Benth., (Hedge, Lamond, 1968), *N. juncea* Benth. (Hedge, Lamond, 1968), *N. phyllochlamys* P.H. Davis (Davis, 1951), *N. rugosa* Benth. (Hedge, Lamond, 1968), *N. stenantha* Kotschy et Boiss. (Hedge, Lamond, 1982), *Pycnanthemum virginianum* (L.) T. Durand et B.D. Jacks. ex B.L. Rob. et Fernald (для *Pycnanthemum lanceolatum* (Willd.) Pursh) (Robertson, 1892), *Salvia akiensis* A. Takano, Sera et Kurosaki (Takano, Sera, Kurosaki, 2014), *S. omerocalyx* Hayata (Takano, 2013), *S. tomentosa* Mill., *S. verbenaca* L. (Hedge, 1982b), *Stachys byzantina* K. Koch, *S. cretica* ssp. *mersinaea* (Boiss.) Rech. f., *S. euadenia* P.H. Davis, *S. pinetorum* Boiss. et Balansa (Bhattacharjee, 1982), *Tetradenia barberae* (N.E. Br.) Codd (Codd, 1984), *Teucrium albicaule* Toelken (Toelken, 1985), *T. racemosum* R.Br. (Walsh, O'Brien, 2013), *Thymus herba-barona* Loisel. (Molins et al., 2011), *Th. quinquecostatus* Celak. (Nakada, Sugawara, 2011), *Zataria multiflora* Boiss. (Harley et al., 2004), *Zizi-phora clinopodioides* Lam. (Edmondson, 1982), *Z. serpyllacea* M. Bieb. (Kurbanov, 1992)⁸.

Lauraceae. *Ocotea calophylla* Mez, *O. daphnifolia* (Meisn.) Mez, *O. frondosa* (Meisn.) Mez, *O. insignis* Mez, *O. keriana* A.C. Sm. (Rohwer, 1986), *O. loxensis* van der Werff (Werff, 2013), *O. mandonii* Mez, *O. maranguapensis* Vattimo-Gil, *O. minarum* (Nees et

⁶ [Jakobson] Яковсон Е.Л. 1994. Половой полиморфизм видов рода *Agastache* Claut. ex Gronov. (Lamiaceae). — Раст. ресурсы. 30 (1–2): 125–130.

⁷ [Godin, Akhmetgarieva] Годин В.Н., Ахметгариева Л.Р. 2019. Гинодиэзия *Ajuga reptans* (Lamiaceae) в Московской области. — Бот. журн. 104 (8): 57–73. <https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>

⁸ [Kurbanov] Курбанов Э. 1992. Антэкология, эмбриология и некоторые аспекты морфологии важнейших эфиромасличных представителей сем. Lamiaceae Lindl. Азербайджана (в естественных условиях, при интродукции и с применением ретарданта роста): Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Ялта. 48 с.

Mart.) Mez, *O. oblonga* (Meisn.) Mez, *O. oblongo-ovata* (Nees) Rohwer, *O. odorata* (Meisn.) Mez, *O. peruviana* Rohwer, *O. ovalifolia* (Ruiz et Pav.) Mez (для *O. sublanuginosa* (Nees) J.F. Macbr.), *O. tessmannii* O. Schmidt, *O. tillettsiana* C.K. Allen, *O. vacinioides* (Meisn.) Mez (Rohwer, 1986).

Malvaceae. *Abutilon sachetianum* Fosberg (Florence, 2004), *Heliocarpus americanus* L., *H. terebinth-naceus* (DC.) Hochr. (Pérez-Calix, 2009), *Sidalcea asprella* Greene, *S. calycosa* M.E. Jones, *S. glaucescens* Greene, *S. hartwegii* A. Gray, *S. hickmanii* Greene (Andreasen, 2012), *S. malachroides* (Hook. et Arn.) A. Gray (Roush, 1931), *S. multifida* Greene, *S. neomexicana* A. Gray, *S. oregana* ssp. *hydrophila* (A. Heller) C.L. Hitchc., *S. sparsifolia* (C.L. Hitchc.) S.R. Hill (Andreasen, 2012), *S. vitifolia* A. Gray (Roush, 1931), *Triumfetta galeottiana* Turcz. (Pérez-Calix, 2009), *T. heliocarpoides* Bullock (Gual-Díaz, Diego-Pérez, 2018), *T. mexiae* C.V. Morton et Lay (Pérez-Calix, 2009).

Menyanthaceae. *Nymphoides hydrophylla* (Lour.) O. Kuntze (Sivarajan, Joseph, 1993).

Montiaceae. *Hectorella caespitosa* Hook. f. (Garnock-Jones, 2014).

Moraceae. *Ficus adelpha* K. Schum. et Lauterb., *F. ampelas* Burm. f., *F. arbuscula* K. Schum. et Lauterb., *F. arfakensis* King, *F. aurata* (Miq.) Miq., *F. auriculata* Lour., *F. bauerlenii* King, *F. chapaensis* Gagnep., *F. congesta* Roxb., *F. cyrtophylla* (Wall. ex Miq.) Miq., *F. deltoidea* Jack, *F. diversiformis* Miq., *F. fistulosa* Reinw. ex Blume, *F. grossularioides* Burm. f., *F. gul* K. Schum. et Lauterb., *F. henryi* Warb. ex Diels, *F. hirta* Vahl, *F. ischnopoda* Miq., *F. itoana* Diels, *F. lepicarpa* Blume, *F. megaleia* Corner, *F. melinocarpa* Blume, *F. morobensis* C.C. Berg, *F. nota* (Blanco) Merr., *F. odoardii* King, *F. oleifolia* King, *F. opposita* Miq., *F. pachyrrhachis* K. Schum. et Lauterb., *F. padana* Burm. f., *F. pantoniana* King, *F. prostrata* (Wall. ex Miq.) Buch.-Ham. ex Miq., *F. punctata* Thunb., *F. pygmaea* Welw. ex Hiern, *F. ribes* Reinw. ex Blume, *F. ruficaulis* Merr., *F. ruginervia* Corner, *F. sagittata* Vahl, *F. sarmentosa* Buch.-Ham. ex Sm., *F. semicordata* Buch.-Ham. ex Sm., *F. semivestita* Corner, *F. squamosa* Roxb., *F. stenophylla* Hemsl., *F. stolonifera* King, *F. subcuneata* Miq., *F. subulata* Blume, *F. theophrastoides* Seem., *F. tikoua* Bureau, *F. treubii* King, *F. uncinata* (King) Becc., *F. villosa* Blume (Zhang et al., 2019).

Onagraceae. *Fuchsia excorticata* (G. Forst.) L.f. (Etten et al., 2018).

Pentaphragaceae. *Freziera candicans* Tul. (Luna, Alcantara, 2002).

Plantaginaceae. *Plantago ovate* Forssk. (Atal, 1958), *Veronica rupicola* Cheeseman (для *Hebe rupicola* Cockayne et Allan) (Garnock-Jones et al., 2000).

Poaceae. *Lolium perenne* L. (Jenkin, 1931), *Poa aequalis* (Swallen et Tovar) Refulio, *P. iridifolia* Hauman (Giussani et al., 2016), *Poa mansfieldii* Otting et B.L. Wilson (Wilson, Otting, Brainerd, 2019).

Polemoniaceae. *Polemonium foliosissimum* A. Gray (Campbell et al., 2014).

Polygonaceae. *Reynoutria* × *bohemica* Chrtek et Chrtková (для *Fallopia* × *bohemica* (Chrtek and Chrtková) J.P. Bailey) (Holm et al., 2017).

Proteaceae. *Bellenden montana* R.Br. (Rao, 1960).

Rosaceae. *Aruncus dioicus* var. *aethusifolius* (H.L.v.) H. Hara (для *Aruncus aethusifolius* (H.L.v.) Nakai (Oak et al., 2018).

Resedaceae. *Reseda duriaea* J. Gay, *R. lutea* L. (Maire, 1976).

Rubiaceae. *Afrocanthium mundianum* (Cham. et Schltdl.) Lantz (для *Canthium mundianum* Cham. et Schltdl.) (Balkwill et al., 1996), *Kadua acuminata* Cham. et Schltdl. (для *Hedyotis acuminata* (Cham. et Schltdl.) Steud.), *K. centranthoides* Hook. et Arn. (для *Hedyotis centranthoides* (Hook. et Arn.) Steud.), *K. cookiana* Cham. et Schltdl. (для *Hedyotis cookiana* (Cham. et Schltdl.) Steud.), *K. cordata* Cham. et Schltdl. (для *Hedyotis schlechtendahlia* Steud.), *K. degeneri* (Fosberg) W.L. Wagner et Lorence (для *Hedyotis degeneri* Fosberg), *K. elatior* (H. Mann) A. Heller (для *Hedyotis elatior* (H. Mann) Fosberg), *K. fluviatilis* C.N. Forbes (для *Hedyotis fluviatilis* (C.N. Forbes) Fosberg), *K. foggiana* (Fosberg) W.L. Wagner et Lorence (для *Hedyotis foggiana* (Fosberg) W.L. Wagner et Lorence (для *Hedyotis foliosa* (Hillebr.) Fosberg), *K. knudsenii* Hillebr. (для *Hedyotis knudsenii* (Hillebr.) Fosberg), *K. laxiflora* H. Mann (для *Hedyotis mannii* Fosberg), *K. parvula* A. Gray (для *Hedyotis parvula* (A. Gray) Fosberg), *K. tryblium* (D.R. Herbst et W.L. Wagner) W.L. Wagner et Lorence (для *Hedyotis tryblium* D.R. Herbst et W.L. Wagner) (Wagner et al., 1990), *Tricalysia ambrensis* Ranariv. et De Block, *T. dauphinensis* Ranariv. et De Block, *T. madagascariensis* (Drake ex Dubard) A. Chev. (Ranarivelo-Randriamboavonjy et al., 2007).

Sapotaceae. *Pleioluma azou* (P. Royen) Swenson et Munzinger, *P. balansana* (Pierre ex Baill.) Swenson et Munzinger, *P. baueri* (Montrouz.) Swenson et Munzinger, *P. crebrifolia* (Baill.) Swenson et Munzinger, *P. lasiantha* (Baill.) Swenson et Munzinger, *P. longipetiolata* (Aubrév.) Swenson et Munzinger, *P. lucens* (P. Royen) Swenson et Munzinger, *P. novocaledonica* (Dubard) Swenson et Munzinger, *P. rubicunda* (Pierre ex Baill.) Swenson et Munzinger, *P. sebertii* (Panther) Swenson et Munzinger, *P. tenuipedicellata* Swenson et Munzinger, *P. vieillardii* (Baill.) Swenson et Munzinger (Swenson et al., 2018).

Saxifragaceae. *Chrysosplenium fauriae* Franch. (Wakabayashi, Ohba, 1995), *C. pseudopilosum* Wakab. et Hid. Takah. (Wakabayashi, Takahashi, 1999), *Saxifraga bryophora* A. Gray (Pierson, 1999), *S. cernua* L., *S. cespitosa* L., *S. flagellaris* ssp. *platysepala* (Trautv.) A.E. Porsild (для *Saxifraga platysepala* (Trautv.) Tolm.), *S. foliolosa* R. Br. (для *Saxifraga redofskyi*

Adams), *S. hieraciifolia* Waldst. et Kit. ex Willd., *S. hirculus* L., *S. hyperborea* R. Br., *S. nivalis* L., *S. serpyllifolia* Pursh, *S. sibirica* L. (для *Saxifraga radiata* Small), *S. tenius* H. Smith (Zhmylev, 2001)⁹.

Solanaceae. *Lycium carolinianum* Walter (Blank et al., 2014), *L. minimum* C.L. Hitchc. (Levin et al., 2015).

Stylidiaceae. *Stylidium armeria* Labill. (Brookes, Jesson, 2010).

Styracaceae. *Styrax aureus* Mart., (Wallnofer, 1997), *S. foveolaria* Perkins (Fritsch et al., 2015), *S. maninul* B. Walln. (Fritsch et al., 2015), *S. nui* B. Walln., (Wallnofer, 1997), *S. obtusifolius* Griseb. (Fritsch et al., 2015), *S. omuk* B. Walln. (Wallnofer, 1997), *S. pedicellatus* (Perkins) B. Walln. (Fritsch et al., 2015), *S. pefrit* B. Walln. (Fritsch et al., 2015), *S. trichostemon* P.W. Fritsch (Fritsch et al., 2015), *S. vilcabambae* (D.R. Simpson) B. Walln. (Fritsch et al., 2015).

Thymelaeaceae. *Daphne miyabeana* Makino (Sakata, Nakahama, 2018), *Ovidia andina* (Poepp. et Endl.) Meisn., *O. pillopollo* (Gay) Meisn. (Nevling, 1964), *Pimelea alpina* F. Muell. ex Meisn. (Bell et al., 2018), *P. barbata* ssp. *barbata* C.J. Burrows, *P. barbata* ssp. *omoia* C.J. Burrows, *P. concinna* Allan (Burrows, 2011b), *P. cryptica* C.J. Burrows et Enright, *P. declivis* C.J. Burrows, *P. dura* C.J. Burrows, *P. hirta* C.J. Burrows, *P. mesoa* ssp. *macra* C.J. Burrows, *P. mesoa* ssp. *mesoa* C.J. Burrows (Burrows, 2011a), *P. mimosa* C.J. Burrows (Burrows, 2011b), *P. nitens* ssp. *aspera* C.J. Burrows et Courtney, *P. nitens* ssp. *nitens* C.J. Burrows et Courtney, *P. notia* C.J. Burrows et Thorsen, *P. oreophila* ssp. *ephaistica* C.J. Burrows, *P. oreophila* ssp. *hetera* C.J. Burrows, *P. oreophila* ssp. *lepta* C.J. Burrows, *P. oreophila* ssp. *oreophila* C.J. Burrows, *P. suteri* Kirk (Burrows, 2011a).

Tiliaceae. *Heliocarpus donnellsmithii* Rose ex Donn. Sm., *H. mexicanus* (Turcz.) Sprague, *H. nodiflorus* (Donn. Sm.) Donn. Sm. et Rose, *H. popayanensis* Kunth, *H. terebinthinaceus* (DC.) Hochr. (Lay, 1949).

Urticaceae. *Pilea pubescens* Liebm. (Steinmann, 2005), *Pipturus ruber* A. Heller (Wagner et al., 1990), *Urtica fragilis* J. Thiébaud, *U. membranacea* Poir. ex Savigny, *U. morifolia* Poir., *U. rupestris* Guss., *U. thunbergiana* Sieb. et Zucc. ssp. *dentata* (Hand.-Mazz.) C.J. Chen, *U. thunbergiana* Sieb. et Zucc. ssp. *sylvatica* (Hand.-Mazz.) K. Becker et Weigend, *U. thunbergiana* Sieb. et Zucc. ssp. *thunbergiana* (Grosse-Veldmann, Weigend, 2018).

Violaceae. *Melicytus dentatus* (DC.) Molloy et Mabb. (Stajsic et al., 2015).

Xanthorrhoeaceae. *Bulbinella gibbsii* Cockayne (Moore, 1964).

Анализ дополнений к списку гинодиэичных растений в рамках мировой флоры цветковых растений показал следующее. По сравнению с предыдущим списком (Godin, Demyanova, 2013) гинодиэция впервые выявлена у 444 видов, 61 рода и 15 семейств. Изменения числа таксонов, обладающих гинодиэцией, связано не только с обнаружением новых видов с данной формой половой дифференциации, но и с иногда значительным пересмотром объема и состава многих таксонов надвидового уровня в системах APG III (2009) и APG IV (2016). К новым семействам, в которых впервые описана женская двудомность у его представителей, относятся следующие: Asteliaceae, Bromeliaceae, Frankeniaceae, Montiaceae, Proteaceae, Xanthorrhoeaceae и др. Обращает на себя внимание, что вновь выявленные виды с женской двудомностью наиболее часто относятся к таким семействам как Lamiaceae (66 новых видов), Moraceae (50), Caprifoliaceae (24), Thymelaeaceae (22), Rubiaceae (18), Caryophyllaceae (17), Malvaceae (17) и др.

Согласно обновленным данным десять семейств с наибольшим числом гинодиэичных видов выглядят следующим образом: Caryophyllaceae (254 вида из 26 родов), Lamiaceae (251 вид из 46 родов), Asteraceae (121 вид из 28 родов), Caprifoliaceae (98 видов из 7 родов), Moraceae (89 видов из 1 рода), Poaceae (56 видов из 8 родов), Thymelaeaceae (55 видов из 6 родов), Malvaceae (43 вида из 10 родов), Ericaceae (41 вид из 7 родов) и Boraginaceae (37 видов из 12 родов). При этом по относительной частоте женской двудомности данные семейства располагаются в несколько ином порядке (в порядке уменьшения доли гинодиэичных видов): Caprifoliaceae (11.4% от видового состава семейства), Caryophyllaceae (10.3%), Moraceae (7.3%), Thymelaeaceae (5.9%), Lamiaceae (3.2%), Boraginaceae (1.4%), Ericaceae (1.2%), Malvaceae (1.0%), Poaceae (0.5%), Asteraceae (0.3%). Рассмотрим характер распространения гинодиэции у семейств с наиболее высокой абсолютной и относительной долей видов, обладающих женской двудомностью, и корреляции между встречаемостью женской двудомности в таксоне и эколого-биологическими особенностями его представителей.

Сем. Caprifoliaceae занимает первое место по доли гинодиэичных видов (11.4% на видовом уровне) и четвертое место по абсолютной численности видов с женской двудомностью. Связано это с тем, что данное семейство претерпело значительные изменения своего объема еще в системе APG III (2009). Дело в том, что согласно современным представлениям в сем. Caprifoliaceae в качестве подсемейств включен целый ряд близ-

⁹ [Zhmylev] Жмылев П.Ю. 2001. Опыление и половые формы камнеломок в связи с эволюцией рода *Saxifraga* L. (Saxifragaceae s. str.). — Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 106 (3): 30–38.

кородственных таксонов, которые раньше имели статус семейств. В настоящее время это семейство включает шесть подсемейств — *Diervilloideae*, *Caprifoliaceae*, *Linnaeoideae*, *Morinoideae*, *Dipsacoideae* и *Valerianoideae* — в которых женская двудомность распространена крайне неравномерно. В первых четырех подсемействах гинодиэция в настоящее время не выявлена, что связано с тем, что большинство видов этих подсемейств по жизненным формам представляют собой кустарники и значительно реже травы, распространенные главным образом в субтропических или тропических регионах, зачастую входящие в состав моно- или олиготипных родов. Как известно, женская двудомность в основном не коррелирует с такими признаками (Demjanova, 1985; Sakai et al., 1995; Godin, 2017). В двух подсемействах — *Dipsacoideae* и *Valerianoideae* — гинодиэция широко распространена как на видовом уровне (35.7% и 33.3% соответственно), так и на уровне родов (8.9% и 20.3% соответственно). В подсемействе *Dipsacoideae* женская двудомность тесно связана с такими признаками, как большое число видов в родах (от 11 до 88), преобладание травянистых поликарпиков в спектре жизненных форм и широкое распространение в умеренной зоне северного полушария, отдельные представители которых встречаются в субтропических флорах. К таким родам относятся *Cephalaria* Schrad. ex Roem. et Schult., *Knautia* L., *Scabiosa* L. и *Succisa* Haller. В остальных родах женская двудомность не выявлена, что, по всей видимости, связано с тем, что, как правило, это моно- или олиготипные таксоны, распространенные в субтропических или тропических районах, хотя в них довольно часто встречаются травянистые многолетники. В подсемействе *Valerianoideae* гинодиэция выявлена в двух родах — *Centranthus* DC. (1 вид) и *Valeriana* L. (74 вида) — в которых преобладают травянистые многолетники, распространенные наиболее широко в умеренной зоне с отдельными представителями, заходящими в субтропики. В остальных родах этого подсемейства несмотря на то, что они представлены многолетними или однолетними травами, не выявлены виды с женской двудомностью, что вероятно связано с их преимущественно субтропическим распространением. Следовательно, в сем. *Caprifoliaceae* гинодиэция тесно коррелирует с такими эколого-биологическими характеристиками, как наличие довольно большого числа видов в роде, травянистыми поликарпическими жизненными формами и широким распространением в умеренной зоне в основном северного полушария.

Сем. *Caryophyllaceae* занимает первое место по числу гинодиэционных видов в рамках мировой флоры, насчитывая 254 вида и 26 родов, у которых в настоящее время выявлена женская двудомность. Согласно современным данным это се-

мейство включает 2456 видов и 91 род. Следовательно, в данном семействе гинодиэцией обладает 10.3% видов и 28.6% родов. По данным V. Bittrich (1993) сем. *Caryophyllaceae* подразделяется на три подсемейства — *Alsinoideae*, *Caryophylloideae*, *Paronychioideae*, — в которых женская двудомность распределена крайне неравномерно.

Самое небольшое подсемейство *Paronychioideae*, включающее 324 вида, относящихся к 31 роду, характеризуется наименьшим числом гинодиэционных видов и родов: 12 и 5 соответственно. Роды данного подсемейства (*Herniaria* L., *Paronychia* Miller, *Spergula* L., *Spergularia* (Pers.) J. Presl et C. Presl), в которых встречаются гинодиэционные виды, характеризуются целым рядом сходных особенностей: состоят из неединичных видов (как правило, больше 10), распространены исключительно или преимущественно в умеренной зоне в основном северного полушария, представлены исключительно многолетними травами. Из крупных таксонов данного подсемейства в трех родах к настоящему времени не выявлены виды с женской двудомностью: *Drymaria* Willd. ex J.A. Schultes (55 видов), *Polycarpha* Lam. (19 видов) и *Pycnophyllum* Remy (25 видов). Причина отсутствия гинодиэционных видов в этих родах, где встречаются как однолетние, так и многолетние травы, по всей видимости, заключается в их географическом распространении: это представители субтропических и тропических флор, в которых, как известно, женская двудомность встречается крайне редко (Demjanova, 1985; Sakai et al., 1995; Godin, 2017). Исключение из указанных закономерностей составляет род *Sanctambrosia* Skottsb., который включает один вид, обладающий гинодиэцией, его жизненная форма — кустарник или небольшое дерево, распространенный в тропических широтах. Все остальные 23 моно- или олиготипные рода этого подсемейства обладают сходными особенностями, которые нехарактерны для таксонов с наличием гинодиэции: небольшое число видов, преобладание в спектре жизненных форм однолетних трав или кустарников, распространение в субтропических и тропических регионах.

Второе место по числу гинодиэционных видов и родов занимает подсемейство *Alsinoideae*, в котором выявлено 59 видов (6.2% от состава подсемейства) и 11 родов (40.7%) с данной формой половой дифференциации. Наибольшее число гинодиэционных видов характерно для родов, обладающих такими же особенностями, которые перечислены ранее: неединичные виды в роде, распространение преимущественно в умеренной зоне, преобладание многолетних травянистых растений в спектре их жизненных форм. К таким родам относятся: *Arenaria* L. (1.8% гинодиэционных видов), *Cerastium* L. (4.9%), *Eremogone* Fenzl (7.0%), *Minuartia* L. (6.5%), *Moehringia* L. (10.0%),

Sagina L. (19.0%), *Stellaria* L. (12.4%). Тем не менее, в этом подсемействе есть ряд исключений из общих для гинодиэичных видов корреляций с эколого-биологическими особенностями. С одной стороны, три рода, в которых выявлены гинодиэичные виды, относятся к монотипным (*Holosteum* L., *Honkenya* Ehrh.) или олиготипным (*Scleranthus* L., 50.0% видového состава обладают женской двудомностью). Тем не менее, представители указанных родов встречаются в умеренной зоне северного полушария и в большинстве своем относятся к многолетним травянистым растениям. С другой стороны, женская двудомность довольно широко встречается в таком роде как *Schiedea* Cham. et Schtdl. (31.6%), представители которого входят в состав исключительно тропических флор (Гавайи).

Несомненно, что гинодиэция встречается и у представителей тропических регионов, например, доля видов с данной формой половой дифференциации во флоре Новой Каледонии составляет 0.2% (Vary et al., 2011), а на Гавайях достигает 3.8% (Sakai et al., 1995). Однако в умеренной зоне северного полушария участие гинодиэичных видов в составе различных флор значительно выше: от 7.5% во флоре Бельгии и Люксембурга (Delannay, 1978) до 10.8–11.9% в лесостепной и лесной флоре Урала (Демьянова, 2011)¹⁰ и лесов Центрального Предкавказья (Shevchenko, Godin, 2015)¹¹. Возможно, будущие детальные исследования различных тропических флор, подобные тем, которые проведены группой авторов при изучении флоры Гавайев (Sakai et al., 1995), могут несколько изменить наши представления о распространении гинодиэции в тропических регионах. Тем не менее, в настоящее время неоспоримо, что женская двудомность значительно чаще встречается во флорах умеренных широт.

Из крупных родов подсемейства Alsinoideae, в которых не обнаружена женская двудомность, необходимо отметить три — *Bufonia* L. (32 вида в роде), *Colobanthus* Bartling (25 видов) и *Pseudostellaria* Pax (17 видов). Представители этих родов распространены в субтропических и тропических регионах, хотя и представлены многолетними травянистыми растениями.

В третьем подсемействе Caryophylloideae отмечается максимальная доля как гинодиэичных видов (16.0%), так и родов (45.5%). Распространение видов с женской двудомностью в этом подсемействе проявляется также, как и в двух других

подсемействах Caryophyllaceae: гинодиэичные виды приурочены к многовидовым родам, центр разнообразия многих из которых находится в умеренной зоне, в спектре их жизненных форм преобладают многолетние травянистые растения. К таким родам относятся: *Acanthophyllum* C.A. Meyer (17.0% от видového состава характеризуются наличием гинодиэции), *Dianthus* L. (27.5%), *Gypsophila* L. (3.9%), *Lychnis* L. (21.4%), *Petrorhagia* (Ser.) Link (10.5%), *Saponaria* L. (12.5%), *Silene* L. (12.5%). Обзор разнообразия половой дифференциации видов рода *Silene* проведен рядом исследователей (Jürgens et al., 2002; Casimiro-Soriguer et al., 2015; Balounova et al., 2019). Изучение полового полиморфизма 98 видов этого рода показало следующий спектр половых форм: гермафродитизм (58.2%), диэция (14.3%), гинодиэция (13.3%), гинодиэция-гиномоноэция (в популяциях встречаются особи с гермафродитными, женскими цветками и особи с женскими и гермафродитными цветками, 12.2%). Указанные авторы отмечают связь гинодиэции в этом роде с определенной жизненной формой (травянистые многолетники) и способом опыления (энтомофилия). Тем не менее, в пределах подсемейства Caryophylloideae также отмечаются исключения из общих закономерностей. Во-первых, в монотипном (*Vaccaria* Wolf) и олиготипном (*Agrostemma* L.) родах, представленных исключительно однолетними травянистыми растениями, однако, произрастающими, как правило, в умеренных широтах, выявлены гинодиэичные виды. Во-вторых, в олиготипном роде *Allochrysa* Bunge ex Boiss., все представители которого — многолетние травы тропических флор, описано два вида с женской двудомностью. Отсутствие гинодиэции у остальных родов этого подсемейства укладывается в общие закономерности, описанные выше: моно- или олиготипность родов, субтропическое или тропическое распространение, преобладание однолетних трав в спектре жизненных форм.

Исходя из выше сказанного, следует, что в семействе Caryophyllaceae гинодиэция встречается, как правило, в многовидовых родах, тесно ассоциирует с многолетними травянистыми жизненными формами и широким распространением в умеренной зоне преимущественно северного полушария. Тем не менее, выявлены единичные исключения из данных закономерностей.

Довольно неожиданно на третьем месте по относительной доле гинодиэичных видов оказалось семейство Moraceae, в котором группа авторов (Zhang et al., 2019) недавно выявила 53 новых вида, обладающих женской двудомностью. С одной стороны, данное семейство характеризуется наличием довольно широкого спектра половых форм: моноэция, андродиэция, гинодиэция и диэция (Datwyler, Weiblen, 2004). С другой стороны, подавляющее большинство его представителей —

¹⁰[Демьянова] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). — Бот. журн. 96 (10): 1297–1315.

¹¹[Шевченко, Годин] Шевченко Н.Е., Годин В.Н. 2015. Спектр половых форм во флоре лесов Центрального Предкавказья. — Вестник Томского государственного университета. Биология. 32: 42–61.
<https://doi.org/10.17223/19988591/32/2>

деревья или кустарники, широко распространены главным образом в тропических регионах и только некоторые виды встречаются в субтропиках и умеренных широтах. Несмотря на то, что гинодиэция, как правило, не коррелирует с такими признаками видов, она широко представлена в роде *Ficus* L. Объясняется это тем, что гинодиэция у видов этого рода имеет несколько иное морфологическое проявление, чем у других гинодиэчных видов. Дело в том, что традиционно под гинодиэчными понимают растения, у которых в популяциях встречаются два типа особей: одни с обоеполюми цветками, другие — с пестичными. Тем не менее, к гинодиэчным также относят растения, у которых в популяциях сосуществуют особи с иными половыми формами цветков: одни с пестичными цветками, а другие — с тычиночными и пестичными цветками. Функционально особи с тычиночными и пестичными цветками аналогичны особям только с гермафродитными цветками (Cruden, Lloyd, 1995; Godin, 2007¹²). Именно такой второй вариант гинодиэции и характерен для представителей рода *Ficus* (Zhang et al., 2019). Авторы на основе реконструкции эволюционного развития данного рода высказывают предположение, что у *Ficus* гинодиэция и моноэция связаны друг с другом возможно неоднократными взаимными переходами друг в друга под действием различных факторов: приспособление к появлению сезонности климата, уменьшение количества опылителей, как мера для защиты семян и др. Также указанные авторы отмечают, что если представители рода в Евразии характеризуются наличием гинодиэции, то миграция его видов в Южную Америку и их широкое там распространение способствовало превращению гинодиэции в моноэцию под действием иных климатических условий и среды обитания.

Сем. *Thymelaeaceae* занимает четвертое место по относительной доли гинодиэчных видов, насчитывая 55 видов с женской двудомностью из 6 родов. Согласно данным литературы (Herber, 2003) представители этого семейства характеризуются довольно широким спектром половых форм: гермафродитизм, моноэция, диэция и гинодиэция. Все без исключения представители с гинодиэцией относятся к подсемейству *Thymelaeoideae*, тогда как во втором подсемействе — *Octolepidoideae* — к настоящему времени не выявлены виды с этой половой формой. Подсемейство *Octolepidoideae* включает представителей флор только тропических районов. Виды подсемейства *Thymelaeoideae* распространены более широко, но подавляющее их большинство встречается в субтропических регионах. Представители этого

подсемейства главным образом кустарники или деревья, довольно редко встречаются травянистые растения, тем не менее гинодиэция довольно часто отмечается среди видов *Thymelaeoideae*. Часть представителей родов с гинодиэцией (*Daphne* L., *Ovidia* Meisn., *Thymelaea* Mill.) заходят и в умеренную зону, тогда как другая часть (*Kelle-ria* Endl., *Pimelea* Banks ex Sol.) встречается исключительно в условиях субтропиков и тропиков. Необходимо отметить, что род *Ovidia* состоит исключительно из гинодиэчных видов, а в пределах рода *Pimelea* около трети видов обладают этой формой половой дифференциации. Возможно, что наличие тесной связи гинодиэции в сем. *Thymelaeaceae* с древесными жизненными формами и распространением в субтропических и тропических флорах, можно рассматривать в настоящее время как исключение среди цветковых растений. С одной стороны, такая же корреляция отмечена в сем. *Moraceae* (см. выше), однако она носит несколько иной характер, поскольку эти два семейства отличаются половыми типами цветков, расположенных на разных особях: в сем. *Thymelaeaceae* отмечается классический вариант женской двудомности — особи с гермафродитными цветками и особи с пестичными цветками. С другой стороны, ниже будет рассмотрен ряд семейств, в которых отмечается сходные экологические корреляции гинодиэции с древесными жизненными формами и распространением в тропических регионах, что не характерно для большинства других видов с женской двудомностью.

Семейство *Lamiaceae* занимает второе место по абсолютному числу гинодиэчных видов. В настоящее время в этом семействе выявлено 251 гинодиэчный вид (3.2% от объема семейства) и 46 гинодиэчных родов (18.8%). Согласно данным R.M. Harley с соавторами (Harley et al., 2004) семейство *Lamiaceae* подразделяется на семь подсемейств, в части из которых присутствуют гинодиэчные таксоны, а другая часть полностью их лишена. Рассмотрим сначала подсемейства, в которых выявлена гинодиэция.

Scutellarioideae — одно из самых небольших подсемейств, в котором выявлено два вида с женской двудомностью из рода *Scutellaria* L. (0.4% от видового состава рода). Представители данного рода широко распространены по всему земному шару (субкосмополиты), представлены в основном многолетними травами. Остальные четыре рода этого подсемейства монотипные (*Holmskioldia* Retz., *Renschia* Vatke, *Wenchengia* C.Y. Wu et S. Chow) или олиготипные (*Tinnea* Kotschy ex Hook. f.), распространенные в субтропических или тропических флорах и представляющие собой кустарники или полукустарники. Слабое распространение гинодиэции в этом подсемействе

¹²[Godin] Годин В.Н. 2007. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия. — Журнал общей биологии. 68 (2): 98–108.

по всей видимости связано с сочетанием признаков, не характерных для гинодиэичных видов, а также наличием у них двухклеточной зрелой пыльцы (Cantino, Sanders, 1986).

Следующее подсемейство по числу гинодиэичных видов — Lamioideae, в котором насчитывается 17 видов (1.2% от состава подсемейства) и 7 родов (11.1%), обладающих этой формой половой дифференциации. Женская двудомность присутствует практически во всех родах, где число видов больше 10, представители которых широко распространены в умеренной зоне и являются, как правило, многолетними травами: *Ballota* L., *Galeopsis* L., *Lamium* L., *Marrubium* L., *Stachys* L. Исключение из данной закономерности составляют только два рода *Leonurus* L. и *Phlomis* L., которые характеризуются сходными эколого-биологическими признаками, но не обладают гинодиэцией. Особо следует упомянуть род *Colebrookea* Sm., также являющийся исключением: его единственный вид характеризуется гинодиэцией, однако он входит в состав субтропических и тропических флор, а по жизненной форме представляет собой кустарник. Крупные рода этого подсемейства (*Gomphostemma* Wall. ex Benth., *Leucas* Burm. ex R. Br., *Phyllostegia* Benth., *Pogostemon* Desf., *Sideritis* L. и некоторые другие), не обладающие гинодиэичными видами, характеризуются довольно сходными чертами: распространены в субтропических или тропических регионах, включают довольно широкий спектр жизненных форм от однолетних трав до кустарников. Олиготипные или монотипные рода этого подсемейства (*Brazoria* Engelm. ex A. Gray, *Eurysohlen* Prain, *Leucosceptrum* Sm., *Thuspeinanta* T. Durand и др.) обладают эколого-биологическими признаками, с которыми обычно гинодиэция не ассоциируется: субтропическое или тропическое распространение, широкое распространение в спектре жизненных форм однолетних трав или древесных растений.

Ajugoideae — третье по числу гинодиэичных видов подсемейство, в котором выявлен 41 вид (4.2% от видового состава) и 3 рода (10.0%) с женской двудомностью. Ранее рассмотрены особенности распространения гинодиэции в этом подсемействе (Godin, Akhmetgarieva, 2019), которые аналогичны тем, что перечислены выше для подсемейств Lamioideae и Scutellarioideae. Дополнительно следует отметить, что все представители этого подсемейства также обладают только двухклеточной зрелой пыльцой (Cantino, Sanders, 1986).

Самое крупное подсемейство Nepetoideae (3820 видов и 106 родов) характеризуется и максимальной долей гинодиэичных видов (5.0% от видового состава) и родов (33.0% от родового состава). Вероятной причиной такой широкой

встречаемости женской двудомности у таксонов этого подсемейства Е.И. Демьянова (Demjanova, 1985) считает наличие у них трехклеточной зрелой пыльцы. Тем не менее, в пределах этого подсемейства женская двудомность также распределена крайне неравномерно: в трибе Menthae отмечается наиболее высокая частота гинодиэичных видов и родов — 7.3% (от видового состава) и 44.6% (от числа родов). В двух других трибах — Ocimeae и Elsholtzieae — таксоны с женской двудомностью встречаются значительно реже: 0.7% и 1.4% на видовом уровне. Причины слабой представленности гинодиэции в этих двух трибах довольно сходные. Подавляющее большинство родов в этих трибах — представители субтропических и тропических флор, с широким спектром жизненных форм, однако, как правило, единичные гинодиэичные виды которых относятся к многовидовым родам (*Elsholtzia* Willd., *Hyptis* Jacq., *Isodon* (Benth.) Schrader ex Spach, *Lavandula* L., *Tetradenia* Benth.) и чаще всего представляя собой травянистые многолетники. Напротив, гинодиэичные виды в трибе Menthae встречаются в родах, насчитывающих довольно большое число видов, широко распространенных в умеренной зоне, однако иногда входящих в состав субтропических флор, преимущественно являющихся травянистыми поликарпиками (*Clinopodium* L., *Dracocephalum* L., *Mentha* L., *Nepeta* L., *Origanum* L., *Salvia* L., *Thymus* L.). Правда есть и в этой трибе исключения из общего правила: немногочисленные гинодиэичные виды относятся к олиготипным родам (*Bystropogon* L'Hér., *Cuminia* Colla, *Cunila* D. Royen ex L., *Dorystaechas* Boiss. et Heldr., *Meriandra* Benth., *Rosmarinus* L., *Zataria* Boiss.), распространенным исключительно в субтропических или тропических регионах, относящимся чаще всего к кустарникам и реже полукустарникам.

В трех подсемействах к настоящему времени не выявлены виды с женской двудомностью — Prostantheroideae, Symphorematoideae и Viticoideae. Возможные причины этого заключаются в сходных эколого-биологических особенностях таксонов этих подсемейств. Все три подсемейства представлены практически исключительно древесными или полудревесными жизненными формами (от деревьев до полукустарников и древесных лиан), за редким случаем распространенными в тропических или субтропических регионах. Как было показано выше, таксоны с такими признаками довольно редко характеризуются наличием женской двудомности.

Подводя итог выше сказанному, следует, что в семействе Lamiaceae, как и в семействе Caryophyllaceae, гинодиэция наиболее часто коррелирует с такими эколого-биологическими особенностями таксонов, как многочисленность видового состава рода, широкое распространение в умеренной зоне особенно северного полушария,

преобладание в спектре жизненных форм травянистых многолетников. Тем не менее, в семействе *Lamiaceae* существует и незначительное число исключений из выявленных закономерностей.

После рассмотрения особенностей распространения гинодиэции у семейств с наиболее высокой абсолютной и относительной долей видов, обладающих женской двудомностью, и выявленных корреляций с такими эколого-биологическими особенностями его представителей как травянистые жизненные формы и широкая представленность в умеренных широтах, необходимо остановиться на некоторых семействах, которые не укладываются в перечисленные закономерности. Возможно, наличие иных экологических корреляций у гинодиэчных растений позволит в дальнейшем расширить наши представления о данной половой форме и скорректировать имеющиеся в настоящее время данные.

Среди оставшихся семейств с наиболее высокой относительной и абсолютной долей гинодиэчных растений обособленное положение занимает сем. *Ericaceae*. В остальных семействах (*Boraginaceae*, *Malvaceae*, *Roaceae*) наблюдаются те же самые экологические корреляции женской двудомности, что и в упоминаемых выше семействах *Lamiaceae* и *Caryophyllaceae*. Напротив, в сем. *Ericaceae* преобладают представители с древесными жизненными формами (деревья, кустарники и кустарнички), встречающиеся наиболее часто в условиях субтропиков и тропиков, значительно меньше видов с травянистыми биоморфами, произрастающими главным образом в холодных или умеренно-теплых районах (Stevens et al., 2004). Различные формы половой дифференциации в этом семействе довольно редки и представлены диэцией, моноэцией и гинодиэцией. Объем и структура этого семейства претерпела заметные изменения в системе APG III (2009): несколько близкородственных семейств в настоящее время стали рассматриваться как подсемейства. Из восьми подсемейств семейства *Ericaceae* только в трех выявлены виды с женской двудомностью — *Ericoideae*, *Styphelioideae* и *Vaccinioideae*, — которые включают подавляющее большинство видов (94.7%) сем. *Ericaceae*. Эти три подсемейства можно расположить в следующий ряд по увеличению доли гинодиэчных видов: *Ericoideae* (0.06% от видового состава) — *Vaccinioideae* (2.1%) — *Styphelioideae* (4.2%). Все без исключения виды с женской двудомностью в этих подсемействах представляют собой кустарники, реже деревья или кустарнички, распространенные главным образом в горных условиях субтропиков и тропиков и редко заходящие в зону умеренных широт (например, *Planocarpa* C.M. Weiller и *Styphelia* J.E. Sm.). Особенно высокая численность видов с женской двудомностью отмечается

в роде *Gaultheria* L.: из признаваемых в настоящее время 141 вида у 30 выявлена гинодиэция (21.3% от видового состава). Виды данного рода характеризуются циркум-тихоокеанским распространением: Северная, Центральная и Южная Америка, Новая Зеландия, южная Австралия, Тасмания, Малайзия, Юго-Восточная Азия, Гималаи, Япония, Тайвань, южная Индия и Шри-Ланка. Представители этого рода распространены преимущественно в различных горных поясах, доходя до верхней границы леса (Middleton, 1991). Следовательно, в сем. *Ericaceae* гинодиэчные виды демонстрируют иной характер корреляций с эколого-биологическими особенностями видов, чем у рассмотренных ранее сем. *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae* и др., сходный с тем, что отмечается у видов сем. *Thymelaeaceae*. Тем не менее, отмечается тяготение представителей этого семейства к различным горным районам в условиях субтропиков и тропиков.

Недавно (Swenson et al., 2018) в сем. *Sapotaceae* впервые было выявлено 12 гинодиэчных видов из рода *Pleioluma* (Baill.) Baehni, которые все, как представители этого таксона, — исключительно деревья или кустарники, распространенные в тропических регионах. Согласно данным литературы (Pennington, 2004) виды этого семейства характеризуются преобладанием гермафродитных цветков, и лишь немногие представители обладают моно- или диэцией. U. Swenson с соавторами (2018) связывают выявление женской двудомности в роде *Pleioluma* со слабой изученностью в целом всего этого семейства, которая до сих пор базировалась исключительно лишь на исследовании гербарных образцов, а не на полноценном анализе в естественных условиях произрастания. Можно полагать, что в дальнейшем скрупулезное изучение многих тропических видов вскроет более глубокий характер их половой дифференциации, чем это известно в настоящее время, и позволит выявить новые виды с женской двудомностью.

Иногда в литературе встречаются сведения о наличии гинодиэции у видов из разных семейств цветковых растений, которые, однако, зачастую сложно однозначно отнести к таксонам с женской двудомностью. Так, например, еще в прошлом столетии С.Е. Kobuski (1941) и А.Л. Weitzman (1987) высказали предположение, что многие виды рода *Freziera* Willd. (сем. *Pentaphylacaceae*) обладают гинодиэцией. Недавние исследования (Santamaría-Aguilar, Monro, 2019) показали, что в состав популяций так называемых “гинодиэчных” видов этого рода входят два типа особей: одни образуют пестичные цветки, другие — “структурно обоеполые”. Последний тип цветков характеризуется тем, что после отцветания у цветков подсыхают и опадают не только тычинки, но и плодолистики. Иными словами, скорее всего эти

структурно “гинодиэичные” виды на самом деле характеризуются наличием функциональной двудомности, что иногда отмечают некоторые авторы (Zorzanelli et al., 2015; Santamaría-Aguilar, Mongro, 2019). В настоящее время пока не представляется возможным однозначно отнести данные виды к гинодиэичным из-за отсутствия детальных исследований биологии и экологии их цветения.

Исходя из всего выше сказанного, можно сделать следующие обобщения. Во-первых, гинодиэичия как половая форма наиболее широко встречается в умеренных районах преимущественно северного полушария. Во-вторых, возможно существование двух морфологических вариантов проявления женской двудомности: у одной группы видов (подавляющее число таксонов с гинодиэичией) обоеполые особи образуют гермафродитные цветки, в то время как у другой группы (представители сем. Морасеае) обоеполые особи формируют тычиночные и пестичные цветки. В-третьих, из десяти наиболее богатых гинодиэичными видами семейств в семи (Саруофиллацеае, Ламиацеае, Астерасеае, Саприфолиацеае, Роасеае, Мальвасеае и Ворагинасеае) отмечается устойчивая связь женской двудомности с такими эколого-биологическими признаками, как значительное число видов в роде, преобладание многолетних травянистых растений, широкое распространение в умеренной зоне. В настоящее время представители сем. Морасеае, Тумелаеасеае, Ериасеае и Сапотасеае демонстрируют совсем другие экологические корреляции гинодиэичии: преимущественное распространение в

условиях субтропических и тропических флор (часто на значительной высоте над ур. м.), устойчивая ассоциация с древесными жизненными формами. Возможно, что наблюдаемые у них экологические корреляции гинодиэичии представляют собой не исключение из тех закономерностей, которые отмечаются для целого ряда других семейств (например, Саруофиллацеае, Ламиацеае и т.д.), а показывают иной характер проявления женской двудомности в условиях субтропических и тропических регионов.

В заключение необходимо отметить, что экологические корреляции гинодиэичии даже в умеренных широтах не носят абсолютного характера: огромное число видов с такими же эколого-биологическими особенностями, что и у видов с женской двудомностью, не обладают этой формой половой дифференциации. Такая ситуация связана с тем, что наряду с гинодиэичией существует довольно большое число механизмов, исключающих или значительно снижающих вероятность идиогамии и способствующих ксеногамии. Среди таких факторов следует указать следующие: иные формы половой дифференциации растений (диэичия, моноэичия и др.), гетеростилия, диохогамия (неодновременное созревание мужских и женских генеративных органов в цветке или соцветии), система самонесовместимости, особенности биологии цветения и опыления и ряд других.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (см. REFERENCES)

DISTRBUTION OF GYNODIOECY IN FLOWERING PLANTS

V. N. Godin

*Moscow State Pedagogical University
Kibalchicha Str., 6, Bld. 3, Moscow, 129164, Russia
e-mail: vn.godin@mpgu.su*

Based on literature data, a list of new gynodioecious species of angiosperms within the world flora is composed, which includes 444 species from 61 genera and 49 families. By now, the gynodioecy has been detected in 1573 species, 364 genera, 97 families, and 36 orders of flowering plants. The features of gynodioecy distribution in the families such as Caprifoliaceae, Caryophyllaceae, Moraceae, Thymelaeaceae, Lamiaceae, Ericaceae are considered. It has been shown that there are two types of gynodioecious plants: the first group, where hermaphroditic individuals form only perfect flowers (the vast majority of gynodioecious species), and the second group, where hermaphroditic individuals have both pistillate and staminate flowers (family Moraceae). In the majority of gynodioecious species of the first group, a stable relationship is confirmed between the presence of gynodioecy in a taxon and such ecological and biological characteristics as a significant number of species in the genus, predominance of perennial herbaceous plants, and wide distribution in the temperate zone. Ecological correlations in gynodioecious species of the second group (family Moraceae), as well as in representatives of the families Thymelaeaceae and Ericaceae appear in close connection with another set of characters: tree life forms and distribution in subtropical and tropical floras.

Keywords: gynodioecy, flowering plants

REFERENCES

- Adams L.G. 1995. Corrigenda – *Chionogentias* (Gentianaceae), a new generic name for the Australasian ‘snow-gentians’, and a revision of the Australian species. – *Aust. Syst. Bot.* 8 (5): 935–1011. <https://doi.org/10.1071/SB9950935c>
- Akopian J.A. 2013. Biologo-morfologicheskie osobennosti i taksonomicheskii sostav semeistva marevyh (Chenopodiaceae Vent.) v yuzhnom Zakavkaz’e [Biomorphological peculiarities and taxonomical composition of the Chenopodiaceae Vent. family in South Transcaucasia]: Abstr. ... Diss. Doc. Sci. Yerevan. 2013. 49 p. (In Russ.).
- Aluri J.S.R., Chappidi P.R. 2018. Reproductive ecology of *Allmania nodiflora*, *Celosia argentea* var. *margaritacea*, and *Digera muricata* (Amaranthaceae). – *Bot. Serbica*. 42 (2): 185–198. <https://doi.org/10.5281/zenodo.1468294>
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. 2009. – *Bot. J. Linn. Soc.* 161 (2): 105–121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- 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>
- Andreasen K. 2012. Phylogeny, hybridization, and evolution of habit and breeding system in *Sidalcea* and *Eremalche* (Malvaceae). – *Int. J. Pl. Sci.* 59 (2): 532–548. <https://doi.org/10.1086/665269>
- Archer R.H., van Wyk A.E. 1998. A taxonomic revision of *Maurocena* (Celastraceae), a Western Cape monotypic endemic. – *Bothalia*. 28 (1): 7–10. <https://doi.org/10.4102/abc.v28i1.60>
- Ariza E.L. 1976. Sobre dos Compuestas nuevas para la flora Argentina. – *Kurtziana*. 9: 81–86.
- Arora D.K., Gupta P.K. 1984. Microsporogenesis in male sterile and male fertile *Crotalaria pallida* Ait. – *Cytologia*. 49 (4): 685–689. <https://doi.org/10.1508/cytologia.49.685>
- Atal C.K. 1958. Cytoplasmic male sterility in psyllium (*Plantago ovata* Forsk.). – *Curr. Sci.* 27 (7): 268.
- Baker M.A., Cloud-Hughes M.A. 2014. *Cylindropuntia chuckwallensis* (Cactaceae), a new species from Riverside and Imperial Counties, California. – *Madroño*. 61 (2): 231–243. <https://doi.org/10.3120/0024-9637-61.2.231>
- Balkwill K., Sebola J.R., Robinson E.R. 1996. Sex expression in *Canthium mundianum* (Rubiaceae). – *The Biodiversity of African Plants*. 1996. P. 650–655. https://doi.org/10.1007/978-94-009-0285-5_79
- Balounova V., Gogela R., Cegan R., Cangren P., Zluvovala J., Safar J., Kovacova V., Bergero R., Hobza R., Vyskot B., Oxelman B., Charlesworth D., Janousek B. 2019. Evolution of sex determination and heterogamety changes in section *Otites* of the genus *Silene*. – *Sci. Rep.* 9: 1045. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37412-x>
- Battandier J.A., Trabut L.C. 1888. Flore de l’Algérie. Ancienne “Flore d’Alger” transformée, contenant la description de toutes: les plantes signalées jusqu’à ce jour comme spontanées en Algérie. Paris. 892 p.
- Bell N., Griffin P.C., Hoffmann A.A., Miller A.D. 2018. Spatial patterns of genetic diversity among Australian alpine flora communities revealed by comparative phylogenomics. – *J. Biogeogr.* 45 (1): 177–189. <https://doi.org/10.1111/jbi.13120>
- Benevides C.R., Haddad I.V.N., Barreira N.P., de A. Rodarte A.T., Galetto L., de Santiago-Fernandes L.D.R., de Lima H.A. 2013. *Maytenus obtusifolia* Mart. (Celastraceae): a tropical woody species in a transitional evolutionary stage of the gynodioecy – dioecy pathway. – *Pl. Syst. Evol.* 299 (9): 1693–1707. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0826-6>
- Bhattacharjee R. 1982. *Stachys* L. – In: *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. Vol. 7. Edinburgh. P. 199–262.
- Bittrich V. 1993. Caryophyllaceae. – In: *Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 2. Springer. P. 206–236. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_21
- Blank C.M., Levin R.A., Miller J.S. 2014. Intraspecific variation in gender strategies in *Lycium* (Solanaceae): associations with ploidy and changes in floral form following the evolution of gender dimorphism. – *Amer. J. Bot.* 101 (12): 2160–2168. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400356>
- Bokhari M.H., Hedge I.C. 1971. Observations on the tribe Meriandreae of the Labiatae. – *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*. 31 (1): 53–67.
- Brookes R.H., Jesson L.K. 2010. Do pollen and ovule number match the mating environment? An examination of temporal change in a population of *Stylidium armeria*. – *Int. J. Pl. Sci.* 171 (8): 818–827. <https://doi.org/10.1086/655770>
- Bruns E.L., Miller I., Hood M.E., Carasso V., Antonovics J. 2019. The role of infectious disease in the evolution of females: Evidence from anthersmut disease on a gynodioecious alpine carnation. – *Evolution*. 73 (3): 494–510. <https://doi.org/10.1111/evo.13640>
- Bureš P., Šmerda J., Michálková E., Šmarda P., Knoll A., Vavrínek M. 2018. *Cirsium greimleri*: a new species of thistle endemic to the Eastern Alps and Dinarides. – *Preslia*. 90: 105–134. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.105>
- Burrows C.J. 2011a. Genus *Pimelea* (Thymelaeaceae) in New Zealand 4. The taxonomic treatment of ten endemic abaxially hairy-leaved species. – *N. Z. J. Bot.* 49 (1): 41–106. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2010.536558>
- Burrows C.J. 2011b. Genus *Pimelea* (Thymelaeaceae) in New Zealand 5. The taxonomic treatment of five endemic species with both adaxial and abaxial leaf hair. – *N. Z. J. Bot.* 49 (3): 367–412. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2011.577437>
- Cantino P.D., Sanders R.W. 1986. Subfamilial classification of Labiatae. – *Syst. Bot.* 11 (1): 163–185. <https://doi.org/10.2307/2418955>
- Casimiro-Soriguer I., Buide M.L., Narbona E. 2015. Diversity of sexual systems within different lineages of the genus *Silene*. – *AoB PLANTS*. 7: plv037. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv037>

- Chen J.-G., Niu Y., Yang Y., Sun H. 2016. Sexual allocation in the gynodioecious species *Cyananthus macrocalyx* (Campanulaceae) at high elevations in the Sino-Himalaya Mountains. — *Alpine Bot.* 126 (1): 49–57. <https://doi.org/10.1007/s00035-015-0154-2>
- Codd L.E. 1984. The genus *Tetradenia* Benth. Lamiaceae. II. Malagasy Republic. — *Bothalia*. 15 (1–2): 1–6. <https://doi.org/10.4102/abc.v15i1/2.1104>
- Cruden R.W., Lloyd R.M. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? — *Amer. J. Bot.* 82 (6): 816–825. <https://doi.org/10.2307/2445622>
- Datwyler S.L., Weiblen G.D. 2004. On the origin of the fig: phylogenetic relationships of Moraceae from ndhF sequences. — *Am. J. Bot.* 91 (5): 767–777. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.5.767>
- Davis P.H. 1949. Additamenta Ad Floram Anatoliae. I. — *Kew Bull.* 4 (3): 393–426. <https://doi.org/10.2307/4109202>
- Davis P.H. 1951. Additamenta ad floram anatoliae: II. — *Kew Bull.* 6 (1): 63–121. <https://doi.org/10.2307/4120290>
- Davis P.H. 1982. *Micromeria* Bentham. — In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 7. Edinburgh. P. 335–346.
- Davis P.H., Leblebici E. 1982. *Calamintha* Miller. — In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 7. Edinburgh. P. 323–329.
- Davis P.H., Mill R.R., Tan K. 1988. *Gypsophila* L. & *Silene* L. — In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 10 (suppl. 1). Edinburgh. P. 73–81.
- Davy A.J., Bishop G.F., Mossman H., Redondo-Gómez S., Castillo J.M., Castellanos E.M., Luque T., Figueroa M.E. 2006. Biological Flora of the British Isles: *Sarcocornia perennis* (Miller) A. J. Scott. — *J. Ecol.* 94 (5): 1035–1048. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01156.x>
- Delannay X. 1978. La gynodioécie chez les Angiosperms. — *Nat. Belg.* 59: 223–237.
- Delph L., Montgomery B. 2014. The evolutionary dynamics of gynodioecy in *Lobelia*. — *Int. J. Pl. Sci.* 175 (4): 383–391. <https://doi.org/10.1086/675572>
- Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Botanicheskii Zhurnal.* 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). — *Botanicheskii Zhurnal.* 96 (10): 1297–1315 (In Russ.).
- Dillon M.O., Sagástegui-Alva A. 1996. Revision of the dioecious genus *Chersodoma* Phil. (Senecioneae, Asteraceae), including a new species and status change. — *Brittonia*. 48 (4): 582–604. <https://doi.org/10.2307/2807880>
- Dorken M.E., Mitchard E.T.A. 2008. Phenotypic plasticity of hermaphrodite sex allocation promotes the evolution of separate sexes: an experimental test of the sex-differential plasticity hypothesis using *Sagittaria latifolia* (Alismataceae). — *Evolution*. 62 (4): 971–978. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00336.x>
- Edmondson J.R. 1982. *Ziziphora* L. — In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 7. Edinburgh. P. 395–399.
- Efremov A., Bolotova Y., Mesterházy A., Toma C. 2018. Features of distribution of *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle (Hydrocharitaceae) in North Eurasia. — *J. Coast. Res.* 34 (3): 675–686. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-17-00072.1>
- Eriksen B. 1991. Two new species of *Valeriana* (Valerianaceae) from the northern Peruvian Andes. — *Nord. J. Bot.* 11 (6): 619–622. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1991.tb01272.x>
- Etten M.L. Van, Sukkaewmanee P., Tate J.A., Robertson A. 2018. Pollinator service affects quantity but not quality of offspring in a widespread New Zealand endemic tree species. — *Conservation Genet.* 19 (4): 815–826. <https://doi.org/10.1007/s10592-018-1056-9>
- Fiz O., Vargas P., Alarcón M., Aedo C., García J.L., Aldasoro J.J. 2008. Phylogeny and historical biogeography of Geraniaceae in relation to climate changes and pollination ecology. — *Syst. Bot.* 33 (2): 326–342. <https://doi.org/10.1600/036364408784571482>
- Florence J. 2004. Flore de la Polynésie française. Vol. 2. Paris. 504 p.
- Fritsch P.W., Cruz B.C., Simison W.B., Campbell A.J., Harris J.K. 2015. Early phylogenetic divergence of gynodioecious species warrants the recognition of sub-series in *Styrax* series *Valvatae*. — *Syst. Bot.* 40 (4): 1081–1092. <https://doi.org/10.1600/036364415X690120>
- García Peña M.R., Lezama P.T. 1991. Especie nueva de *Cunila* (Lamiaceae) del estado de Durango, México. — *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México. Bot.* 68 (1): 1–5.
- Garnock-Jones P.J. 2014. Evidence-based review of the taxonomic status of New Zealand's endemic seed plant genera. — *N. Z. J. Bot.* 52 (2): 163–212. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2014.902854>
- Garnock-Jones P.J., Bayly M.J., Lee W.G., Rance B.D. 2000. *Hebe arganthera* (Scrophulariaceae), a new species from calcareous outcrops in Fiordland, New Zealand. — *N. Z. J. Bot.* 38 (3): 379–388. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2000.9512690>
- Ghazanfar S.A. 1982. A new perennial *Silene* (Caryophyllaceae) from Iraq. — *Kew Bull.* 37 (3): 458. <https://doi.org/10.2307/4110046>
- Ghazanfar S.A. 1983. New taxa combinations and notes on typification and nomenclature in *Silene* section *Siphonomorpha* and *Auriculatae*. — *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh.* 41 (1): 97–108.
- Giussani L.M., Gillespie L.J., Scataglini M.A., Negritto M.A., Anton A.M., Sorong R.J. 2016. Breeding system diversification and evolution in American *Poa* supersect. *Homalopoa* (Poaceae: Poaceae: Poinae). — *Ann. Bot.* 118 (2): 281–303. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw108>
- Godin V.N. 2007. Sex differentiation in plants. Terms and notions. — *Zhurnal Obshchey Biologii.* 68 (2): 98–108 (In Russ.).

- 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. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — *Botanicheskii zhurnal.* 104 (5): 669–683 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Godin V.N., Akhmetgarieva L.R. 2019. Gynodioecy of *Ajuga reptans* (Lamiaceae) in Moscow region. — *Botanicheskii Zhurnal.* 104 (8): 1211–1227 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- Godin V.N., Demyanova E.I. 2013. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Botanicheskii Zhurnal.* 98 (12): 1465–1487 (In Russ.).
- Grosse-Veldmann B., Weigend M. 2018. The geometry of gender: hyper-diversification of sexual systems in *Urtica* L. (Urticaceae). — *Cladistics.* 34 (2): 131–150.
<https://doi.org/10.1111/cla.12193>
- Gual-Díaz M., Diego-Pérez N. 2018. Diversidad de las subfamilias Grewioideae y Tilioideae (Malvaceae) en Guerrero, México. — *Acta Bot. Mex.* 122: 33–96.
<https://doi.org/10.21829/abm122.2018.1161>
- Hammer T.A., Davis R.W., Thiele K.R. 2018a. The noble and the exalted: a multidisciplinary approach to resolving a taxonomic controversy within *Ptilotus* (Amaranthaceae). — *Aust. Syst. Bot.* 31 (3): 262–280.
<https://doi.org/10.1071/SB17062>
- Hammer T.A., Davis R.W., Thiele K.R. 2018b. A key to *Ptilotus* (Amaranthaceae) in Western Australia. — *Nuytsia.* 29: 217–227.
- Harley R. 1986. *Cuminia eriantha* Labiatae. — *Kew mag.* 3 (4): 151–156.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-8748.1986.tb00312.x>
- Harley R.M., Atkins S., Budantsev A.L., Cantino P.D., Conn B.J., Grayer R., Harley M.M., De Kok R., Krestovskaja T., Morales R., Paton A.J., Ryding O., Upson T. 2004. Labiatae. — In: *The families and genera of vascular plants.* Vol. 7. Springer. P. 167–275.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-18617-2_11
- Hart J.A. 1985. Evolution of dioecism in *Lepechinia* Willd. sect. *Parviflorae* (Lamiaceae). — *Syst. Bot.* 10 (2): 147–154.
<https://doi.org/10.2307/2418340>
- Hedge I.C. 1982a. *Dorystaechas* Boiss. & Heldr. ex Benth. — In: *Flora of Turkey and the East Aegean Islands.* Vol. 7. Edinburgh. P. 461–462.
- Hedge I.C. 1982b. *Salvia* L. — In: *Flora of Turkey and the East Aegean Islands.* Vol. 7. Edinburgh. P. 400–461.
- Hedge I.C., Lamond J.M. 1968. Studies in the flora of Afghanistan VII. — *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh.* 28 (2): 89–161.
- Hedge I.C., Lamond J.M. 1982. *Nepeta* L. — In: *Flora of Turkey and the East Aegean Islands.* Vol. 7. Edinburgh. P. 264–288.
- Heenan P.B., Telford I.R.H., Bruhl J.J. 2013. Three new species of *Gingidia* (Apiaceae: Apioideae) from Australia and New Zealand segregated from *G. montana*. — *Austr. Syst. Bot.* 26 (3): 196–209.
<https://doi.org/10.1071/SB13007>
- Heiden G., Antonelli A., Pirani J.R. 2019. A novel phylogenetic infrageneric classification of *Baccharis* (Asteraceae: Astereae), a highly diversified American genus. — *Taxon.* 68: 1–34.
<https://doi.org/10.1002/tax.12128>
- Herber B.E. 2003. Thymelaeaceae. — In: *Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants.* Vol. 5. Springer. P. 373–396.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-07255-4_45
- Heslop-Harrison J.W. 1958. Botanical investigations in the Isles of Lewis, Harris and Great Bernera and in the Isles of Rhum in 1957. — *Proc. Univ. Durham Philos. Soc.* 13: 80–88.
- Holm A.K., Elameen A., Oliver B.W., Brandsæter L.O., Fløistad I.S., Brurberg M.B. 2017. Low genetic variation of invasive *Fallopia* spp. in their northernmost European distribution range. — *Ecol. Evol.* 8 (1): 755–764.
<https://doi.org/10.1002/ece3.3703>
- Jakobson E.L. 1994. Sexual polymorphism of species of the genus *Agastache* Clayt. ex Gronov. (Lamiaceae). — *Rastitelnye resursy.* 30 (1–2): 125–130 (In Russ.).
- James E.A., Ashburner G.R. 1997. Intraspecific variation in *Astelia australiana* (Liliaceae) and implications for the conservation of this Australian species. — *Biol. Cons.* 82 (3): 253–261.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00049-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00049-9)
- Jenkin T.J. 1931. Self-fertility in perennial rye-grass (*Lolium perenne* L.). — *Bull. Welsh Pl. Breed. Sta.* 12: 100–119.
- Jürgens A., Witt T., Gottsberger G. 2002. Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in Caryophylloideae: correlation with breeding system, pollination, life form, style number, and sexual system. — *Sex. Plant. Reprod.* 14: 279–289.
<https://doi.org/10.1007/s00497-001-0124-2>
- Kobuski C.E. 1941. Studies in the Theaceae. VIII. A synopsis of the genus *Freziera*. — *J. Arnold Arbor.* 22: 457–496.
- Kruckeberg A.R. 1961. Artificial crosses of Western North American Silenes. — *Brittonia.* 13 (4): 305–333.
<https://doi.org/10.2307/2805410>
- Kumar L.S.S., Visevshwaraiah S. 1952. Sex mechanism in *Coccinia indica* Wight and Arn. — *Nature.* 170 (4321): 330–331.
<https://doi.org/10.1038/170330a0>
- Kurbanov Je. 1992. Antiekologiya, embriologiya i nekotorye aspekty morfologii vazhneyshikh efiromaslinichnykh predstavitelei sem. Lamiaceae Lindl. Azerbaidzhana (v estestvennykh usloviyah, pri introduktsii i s primeneniem retardanta rosta) [Anthecology, embryology and some aspects of the morphology of the most important oil-bearing representatives of the family. I. Amiaceae Lindl. Azerbaijan (in vivo, during introduction and using growth retardant)]: Abstr. ... Diss. Doc. Sci. Yalta. 48 p. (In Russ.).
- Lay K.K. 1949. A revision of the genus *Heliocarpus* L. — *Ann. Miss. Bot. Gard.* 36 (4): 507–541.
<https://doi.org/10.2307/2394471>

- Levin R.A., Keyes E.M., Miller J.S. 2015. Evolutionary relationships, gynodioecy, and polyploidy in the Galápagos endemic *Lycium minimum* (Solanaceae). — *Int. J. Plant. Sci.* 176 (2): 197–210.
<https://doi.org/10.1086/679492>
- Lord J.M. 2015. Patterns in floral traits and plant breeding systems on Southern Ocean Islands. — *AoB Plants*. 7: plv095.
<https://doi.org/10.1093/aobpla/plv095>
- Luna V.I., Alcantara A.O. 2002. Theaceae. — In: *Flora De Guerrero*. Prensas de Ciencias, México. 20 p.
- Maire R. 1976. *Flore de l'Afrique du Nord*. Vol. 14. Paris. 397 p.
- Martinez S. 1993. Sinopsis del genero *Azorella* (Apiaceae, Hydrocotyloideae). — *Darwiniana*. 32 (1/4): 171–184.
- Meyer F.G. 1958. The genus *Valeriana* in East Tropical and South Africa. — *Bot. J. Linn. Soc.* 55 (363): 761–771.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1958.tb00038.x>
- Meyer F.G. 1965. New species of *Valeriana* from Colombia, Ecuador, and Peru. — *Brittonia*. 17 (2): 112–120.
<https://doi.org/10.2307/2805237>
- Mez C. 1934. Bromeliaceae. — In: *Das Pflanzenreich: regni vegetabilis conspectus*. Heft 100. Leipzig. P. 1–667.
- Middleton D. 1991. Ecology, reproductive biology and hybridization in *Gaultheria* L. — *Edinburgh J. Bot.* 48 (1): 81–89.
<https://doi.org/10.1017/S0960428600003656>
- Molins A., Bacchetta G., Rosato M., Rosselló J.A., Mayol M. 2011. Molecular phylogeography of *Thymus herbarona* (Lamiaceae): Insight into the evolutionary history of the flora of the western Mediterranean islands. — *Taxon*. 60 (5): 1295–1305.
<https://doi.org/10.1002/tax.605006>
- Moore L.B. 1964. The New Zealand Species of *Bulbinella* (Liliaceae). — *N. Z. J. Bot.* 2 (3): 286–304.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1964.10443948>
- Moyle L.C. 2006. Correlates of genetic differentiation and isolation by distance in 17 congeneric *Silene* species. — *Mol. Ecol.* 15 (4): 1067–1081.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02840.x>
- Nadia T. de L., Machado I.C. 2014. Interpopulation variation in the sexual and pollination systems of two Combretaceae species in Brazilian mangroves. — *Aquatic Bot.* 114: 35–41.
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.12.003>
- Nakada M., Sugawara T. 2011. Floral dimorphism and gynodioecy in *Thymus quinquecostatus* (Lamiaceae). — *Acta Phytotaxon. Geobot.* 62 (1): 25–34.
<https://doi.org/10.18942/apg.KJ00007694692>
- Nevling L.I.Jr. 1964. Note on the genus *Ovidia*. — *Darwiniana*. 13 (1): 72–86.
- Novara L.J. 2008. Valerianaceae Batsch. — In: *Flora del Valle De Lerma*. Vol. 8 (8). Buenos Aires. 22 p.
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Arunacus aethusifolius* (Rosaceae). — *Plant. Syst. Evol.* 304 (4): 473–484.
<https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4>
- Ohba H. 1981. A revision of the Asiatic species of Sedoideae (Crassulaceae). Part 2. *Rhodiola* (subgen. *Rhodiola* sect. *Rhodiola*). — *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot.* 3: 65–119.
- Pasquier P.-E. Du, Naciri Y., Jeanmonod D. 2015. Morphological analysis of the *Silene gigantea* complex (Caryophyllaceae) across the Balkan Peninsula, southwestern Turkey and Cyprus. — *Plant. Syst. Evol.* 301 (8): 2025–2042.
<https://doi.org/10.1007/s00606-015-1215-0>
- Paton A., Ryding O. 1998. *Hanceola*, *Siphocranion* and *Isodon* and their position in the Ocimeae (Labiatae). — *Kew Bull.* 53 (3): 723–731.
<https://doi.org/10.2307/4110492>
- Pearson H.J., Feilden H.W. 1899. Beyond Petsora eastward: two summer voyages to Novaya Zemlya and the islands of Barents Sea. London. 335 p.
- Pennington T.D. 2004. Sapotaceae. — In: *Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 6. Springer. P. 390–421.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8_41
- Pérez-Calix E. 2009. Tiliaceae. — In: *Flora Del Bajío Y De Regiones Adyacentes*. Fasc. 160. 38 p.
- Pierson K. 1999. The Reproductive biology and edaphic characteristics of a rare, gynodioecious Saxifrage: *Saxifraga bryophora* var. *tobiasiae*. Master's Thesis. Utah State University. 154 p.
- Pringle J.S. 2011. Five new species of South American *Gentianella* (Gentianaceae). — *Novon.* 21 (1): 78–89.
<https://doi.org/10.2307/23018504>
- Pringle J.S. 2017. Especies ginodioicas de *Gentianella* (Gentianaceae) en Colombia, Ecuador y Perú, con la descripción de *G. quipuscoana*, nueva especie del Perú. — *Arnaldoa*. 24 (1): 9–18.
<https://doi.org/10.22497/arnaldoa.241.24101>
- Proctor M.C.F. 1956. *Helianthemum* Mill. — *J. Ecol.* 44 (2): 675–692.
<https://doi.org/10.2307/2256855>
- Pusalkar P.K., Singh D.K., Lakshminarasimhan P. 2004. *Silene gangotriana* (Caryophyllaceae): a new species from Western Himalaya, India. — *Kew Bull.* 59 (4): 621–624.
<https://doi.org/10.2307/4110923>
- Ramírez N., Hokche O. 2019. Outbreeding and inbreeding strategies in herbaceous-shrubby communities in the Venezuelan Gran Sabana Plateau. — *AoB Plants*. 11 (4): plz032.
<https://doi.org/10.1093/aobpla/plz032>
- Ranarivelo-Randriamboavonjy T., Robbrecht E., Rabakonandrianana E., De Block P. 2007. Revision of the Malagasy species of the genus *Tricalysia* (Rubiaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 155 (1): 83–126.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2007.00688.x>
- Rao C.V. 1960. Studies in the Proteaceae I. Tribe Persoonieae. — *Proc. Nat. Inst. Sci. India*. 26 (5): 300–337.
- Rebman J.P. 1998. A new *Cholla* (Cactaceae) from Baja California, Mexico. — *Haseltonia*. 6 (1): 17–21.
- Recuerda G.A. 2013. Relaciones filogenéticas del género *Sarcocornia* A. J. Scott (Amaranthaceae): implicaciones taxonómicas, evolutivas y biogeográficas. Doctoral theses. Alicante. 266 p.
- Robertson C. 1892. Flower and insects — Labiatae. — *Trans. Acad. Sci. St. Louis*. 6 (4): 101–131.
- Rohwer J.G. 1986. Prodomus einer Monographie der Gattung *Ocotea* Aubl. (Lauraceae) sensu lato. — *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg*. 20. 278 p.

- Rohwer J.G., Berg C.C. 1993. Moraceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. Springer. P. 438–453.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_51
- Roumet M., Ostrowski M.-F., David J., Tollon C., Muller M.-H. 2012. Estimation of mating system parameters in an evolving gynodioecious population of cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). — *Heredity*. 108 (4): 366–374.
<https://doi.org/10.1038/hdy.2011.79>
- Roush E.M.F. 1931. A monograph of the genus *Sidalcea*. — *Ann. Miss. Bot. Gard.* 18 (2): 117–244.
<https://doi.org/10.2307/2394088>
- Ryding O. 2006. Revision of the *Clinopodium abyssinicum* group (Labiatae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 150 (3): 391–408.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00475.x>
- Rzedowski J. 2003. Valerianaceae. — In: Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fas. 112. 65 p.
- Rzedowski J., Calderón G. de Rzedowski. 2003. Dos especies nuevas de *Valeriana* (Valerianaceae) del centro de México. — *Acta Bot. Mex.* 62: 65–71.
- Sakai A.K., Wagner L.W., Ferguson D.M., Herbst D.R. 1995. Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian flora. — *Ecology*. 76 (8): 2530–2543.
<https://doi.org/10.2307/2265826>
- Sakata Y., Nakahama N. 2018. Flexible pollination system in an unpalatable shrub *Daphne miyabeana* (Thymelaeaceae). — *Plant. Spec. Biol.* 33 (4): 239–247.
<https://doi.org/10.1111/1442-1984.12212>
- Santamaría-Aguilar D., Monro A.K. 2019. Compendium of *Freziera* (Pentaphragmaceae) of South America including eleven new species and the typification of 22 names. — *Kew Bull.* 74: 14.
<https://doi.org/10.1007/s12225-018-9790-1>
- Schafer J.L., Sullivan L.L., Weekley C.W., Menges E.S. 2013. Effects of habitat and time-since-fire on recruitment, survival, and reproduction of *Paronychia chartacea* ssp. *chartacea*, a short-lived Florida scrub endemic herb. — *J. Torrey Bot. Soc.* 140 (2): 181–195.
<https://doi.org/10.3159/TORREY-D-13-00005.1>
- Schmidt-Lebuhn A.N. 2008. A revision of the genus *Minthostachys* (Labiatae). New York. 74 p.
- Shevchenko N.E., Godin V.N. 2015. The spectrum of sexual forms in the forest flora of the Central Ciscaucasia. — *Tomsk State University Journal of Biology*. 4 (32): 42–61.
<https://doi.org/10.17223/19988591/32/2>
- Sivarajan V.V., Joseph K.T. 1993. The genus *Nymphoides* Seguien Menyanthaceae in India. — *Aquatic Bot.* 45 (2–3): 145–170.
[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(93\)90019-S](https://doi.org/10.1016/0304-3770(93)90019-S)
- Skottsberg C. 1963. Zur Naturgeschichte der Insel San Ambrosio (Islas Desventuradas, Chile). 2. Blütenpflanzen. — *Ark. Bot.* 4: 465–488.
- Smith R.J., Waldren S. 2013. Gynodioecy in *Campanula trachelium* (Campanulaceae). — *New J. Bot.* 3 (2): 117–121.
<https://doi.org/10.1179/2042349713Y.0000000022>
- Smith-White S. 1955. Chromosome numbers and pollen types in the Epacridaceae. — *Aust. J. Bot.* 3 (1): 48–67.
<https://doi.org/10.1071/BT9550048>
- Stajsic V., Walsh N.G., Douglas R., Messina A., Molloy B.P.J. 2015. A revision of *Meliclytus* (Violaceae) in mainland Australia and Tasmania. — *Austr. Syst. Bot.* 27 (4): 305–323.
<https://doi.org/10.1071/SB14022>
- Starshova N.P. 1996. Partial androsterility in the populations of some Caryophyllaceae. — *Botanicheskii Zhurnal*. 81 (1): 64–74 (In Russ.).
- Steimann V.W. 2005. Urticaceae. — *Flora Del Bajío y De Regiones Adyacentes*. Fas. 134. 74 p.
- Stevens P.F., Luteyn J., Oliver E.G.H., Bell T.L., Brown E.A., Crowden R.K., George A.S., Jordan G.J., Ladd P., Lemson K., Mclean C.B., Menadue Y., Pate J.S., Stace H.M., Weiller C.M. 2004. Ericaceae. — In: Flowering Plants. Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 6. Springer. P. 145–194.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-07257-8_19
- Suzuki K., Akazome Y. 2000. Flexibility of pollinator-flower relationship in *Isodon umbrosus* and *I. effusus* (Lamiaceae) and its relation to fruit-set and seed-set. — *J. Plant. Res.* 113 (2): 149–155.
<https://doi.org/10.1007/PL00013925>
- Swenson U., Nylander J.A.A., Munzinger J. 2018. Phylogeny, species delimitation and revision of *Pleioluma* (Sapotaceae) in New Caledonia, a frequently gynodioecious genus. — *Aust. Syst. Bot.* 31 (2): 120–165.
<https://doi.org/10.1071/SB17040>
- Takano A. 2013. Gynodioecy in *Salvia omerocalyx* Hayata (Lamiaceae). — *Acta Phytotax. Geobot.* 63 (3): 149–153.
<https://doi.org/10.18942/apg.KJ00008609663>
- Takano A., Sera T., Kurosaki N. 2014. A new species of *Salvia* (Lamiaceae) from Chugoku District, Japan, *Salvia akiensis* sp. nov. — *Acta Phytotax. Geobot.* 65 (2): 99–104.
<https://doi.org/10.18942/apg.KJ00009406725>
- Teillier S. 1996. Las especies del genero *Suaeda* (Chenopodiaceae) en Chile. — *Cayana Bot.* 53 (2): 265–276.
- Thulin M., Razafimandimbison S.G. 2017. *Bourreria scabra* (Boraginaceae), a new species from southern Madagascar. — *Candollea*. 72 (2): 345–350.
<https://doi.org/10.15553/c2017v72a12>
- Tölken H.R. 1967. The species of *Arthrocnemum* and *Salicornia* (Chenopodiaceae) in southern Africa. — *Bothalia*. 9 (2): 255–307.
<https://doi.org/10.4102/abc.v9i2.1598>
- Tölken H.R. 1985. Notes on *Teucrium* L. (Labiatae). — *J. Adelaide Bot. Gard.* 7 (3): 295–300.
- Valdés B., Talavera S. 1991. Check-list of the vascular plants collected during Iter Mediterraneum I. — *Bocconea*. 1: 43–286.
- Valentin-Silva A., Godinho M.A.S., Cruz K.C., Lelis S.M., Vieira M.F. 2016. Three psychophilous Asteraceae species with distinct reproductive mechanisms in southeastern Brazil. — *N. Z. J. Bot.* 54 (4): 498–510.
<https://doi.org/10.1080/0028825x.2016.1236735>

- Vary L.B., Gillen D.L., Randrianjanahary M., Lowry P.P.II, Sakai A.K., Weller S.G. 2011. Dioecy, monoecy, and their ecological correlates in the littoral forest of Madagascar. — *Biotropica*. 43 (5): 582–590.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00742.x>
- Venugopal N., Langstang W. 2011. Floral biology of *Gaultheria fragrantissima* Wall. (Ericaceae) in Meghalaya, Northeast India. — *Int. J. Plant. Reprod. Biol.* 3 (1): 23–29.
- Wagner W.L., Herbst D.R., Sohmer S.H. 1990. Manual of the flowering plants of Hawaii. Vol. 1–2. University of Hawaii Press. 1919 p.
- Wakabayashi M., Ohba H. 1995. A taxonomic study of *Chrysosplenium fauriae* group (Saxifragaceae), with description of a new species. — *Acta Phytotax. Geobot.* 46 (1): 1–27.
<https://doi.org/10.18942/bunruichiri.KJ00001079075>
- Wakabayashi M., Takahashi H. 1999. A new species of *Chrysosplenium* (Saxifragaceae) from Central Honshu, Japan. — *Acta Phytotax. Geobot.* 50 (1): 1–12.
<https://doi.org/10.18942/bunruichiri.KJ00001077402>
- Wallnofer B. 1997. A revision of *Styrax* L. section *Pamphilia* (Mart. ex A. DC.) B. Walln. (Styracaceae). — *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 99B: 681–720.
- Walsh N., O'Brien E. 2013. Gynodioecy in *Teucrium racemosum* (Lamiaceae). — *Muelleria*. 31 (1): 77–80.
- Weiller C.M. 1996. *Planocarpa* (Epacridaceae), a New Generic Name. — *Austr. Syst. Bot.* 9 (4): 509–519.
<https://doi.org/10.1071/SB9960509>
- Weitzman A.L. 1987. Taxonomic studies in *Freziera* (Theaceae), with notes on reproductive biology. — *J. Arnold Arbor.* 68: 323–334.
<https://doi.org/10.5962/bhl.part.11936>
- Werff H. van der. 2013. Studies in Andean *Ocotea* (Lauraceae) II. Species with hermaphrodite flowers and densely pubescent lower leaf surfaces, occurring above 1000 meters in altitude. — *Novon*. 22 (3): 336–370.
<https://doi.org/10.3417/2012024>
- Wilson B.L., Otting N.B., Brainerd R.E. 2019. *Poa mansfieldii* (Poaceae), a new species endemic to Steens Mountain, Oregon, U.S.A. — *J. Bot. Res. Inst. Texas*. 13 (1): 19–30.
- Xena N.E. de. 1993. Contribucion al estudio del genero *Valeriana* L. en Venezuela: distribucion geografica, caracteres morfoanatomicos, cariologicos y palinologicos de interes taxonomico y evolutivo. — *Acta Bot. Venez.* 16 (2/4): 105–136.
- Yampolsky C., Yampolsky H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. — *Bibl. Genet.* 3: 1–62.
- Zhang Q., Onstein R., Little S., Sauquet H. 2019. Estimating divergence times and ancestral breeding systems in *Ficus* and *Moraceae*. — *Ann. Bot.* 123 (1): 191–204.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcy159>
- Zhmylev P.Yu. 2001. Pollination and sex forms in rockfoils in connection with genus *Saxifraga* L. evolution (Saxifragaceae s. str.). — *Bull. Moscow Soc. Natur. Biol. Ser.* 106 (3): 30–38 (In Russ.).
- Zhou Z., Hong D., Niua Y., Li G., Nie Z., Wend J., Sun H. 2013. Phylogenetic and biogeographic analyses of the Sino-Himalayan endemic genus *Cyananthus* (Campanulaceae) and implications for the evolution of its sexual system. — *Molec. Phylogen. Evol.* 68 (3): 482–497.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.04.027>
- Zorzanelli J.P.F., Carrijo T.T., Fiaschi P., Jardim J.G., Santamaria-Aguilar D., Amorim A.M. 2015. A first record of *Freziera* (Pentaphragaceae) from the Brazilian Atlantic Forest, with the description of a new species. — *Syst. Bot.* 40 (4): 1075–1080.
<https://doi.org/10.1600/036364415X690111>