

Посвящается светлой памяти моего учителя  
в области полового полиморфизма растений  
Евгении Ивановне Демьяновой (1936–2020)

## ТРИЭЦИЯ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

© 2022 г. В. Н. Годин

Московский педагогический государственный университет  
Малая Пироговская ул., 1, стр. 1, Москва, 119991, Россия  
e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 26.09.2021 г.

После доработки 14.10.2021 г.

Принята к публикации 26.10.2021 г.

Популяции триэичных растений состоят из особей с тычиночными, пестичными и обоеполыми цветками. Триэция очень редка у покрытосеменных растений, и сведения о ней крайне немногочисленны. На основе литературных данных и собственных исследований составлен список триэичных растений в рамках мировой флоры, который включает 80 видов из 46 родов, относящихся к 33 семействам и 21 порядку цветковых растений. У покрытосеменных растений триэция встречается у 7.9% семейств, 0.3% родов и 0.03% видов. Триэичные виды в настоящее время не выявлены в группе базальных покрытосеменных, единично встречаются у магнолиид и довольно немногочисленны в группе однодольных растений. Подавляющее большинство (87.5% всех видов) триэичных растений относятся к группам Superrosids (30 видов) и Superasterids (40 видов). Наибольшее число триэичных видов выявлено в семействах Rosaceae (9 видов из 2 родов), Saprotfoliaceae (7 видов из 1 рода), Scrophulariaceae (7 видов из 1 рода), Caryophyllaceae (6 видов из 2 родов) и Celastraceae (6 видов из 2 родов). Чуть меньше половины выявленных триэичных видов встречается в пяти родах: *Fragaria* L. (8 видов), *Valeriana* L. (7), *Buddleja* L. (7), *Maytenus* Molina (5), *Silene* L. (5). Проанализирована связь триэции с такими биологическими и экологическими характеристиками как жизненная форма, способ опыления, окраска околоцветника, консистенция околоплодника, наличие двудомных родственных видов в пределах рода, широтное расположение, распространение по флористическим фитохорионам. Обсуждаются лабильность половой дифференциации ряда триэичных растений, соотношение половых форм в популяциях, возможная связь с полиплоидией, а также механизмы самоподдержания и эволюции триэции у цветковых растений.

**Ключевые слова:** триэция, половая дифференциация, цветковые растения

**DOI:** 10.31857/S0006813622010033

В 2022 году исполняется 100 лет с момента выхода в свет исследования сестер Ямпольских (Yampolsky, Yampolsky, 1922), Cecil и Helen, которое до настоящего времени остается зачастую единственным источником представлений о распространении разных форм половой дифференциации у цветковых растений. Одна из таких половых форм – триэция – литературные сведения о которой крайне ограничены. Триэция (или трехдомность) характеризуется наличием в популяциях у одного и того же вида особей, несущих только обоеполые, либо пестичные или тычиночные цветки. По сведениям ряда авторов (Richards, 1997; Demyanova, 2011<sup>1</sup>; Renner, 2014; Godin, 2017),

данная половая форма очень редка среди покрытосеменных растений. A.J. Richards (1997) на основе анализа работы С. Yampolsky и Н. Yampolsky (1922) сообщает, что полигамных растений (включая субдиэичные и триэичные) насчитывается в мировой флоре 3.6%. Значительно реже триэция встречается, по данным Е.И. Демьяновой (Demyanova, 2011), в локальной флоре Урала – 0.17%. По сведениям В.Н. Година (Godin, 2017), во флоре Сибири таких видов насчитывается 0.11%.

К. Линней (Linnæi, 1735) впервые в своей классификации половых форм выделил полигамные, или триэичные, растения. К последним он отнес виды, у которых в пределах одной особи или на разных особях, кроме обоеполых цветков, отмечаются и однополые. Ему было известно два вида таких растений – *Ceratonia siliqua* L. и *Ficus carica* L.

<sup>1</sup> [Demyanova] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). – Бот. журн. 96 (10): 1297–1315. <https://doi.org/10.1134/S1234567811100016>

Ч. Дарвин (Darwin, 1877), анализируя группу полигамных растений (наличие одновременно у вида обоеполюх и однополюх цветков), описанную К. Линнеем (Linnæi, 1735), приходит к выводу о необходимости выделения в ней двух подгрупп. К первой подгруппе полигамных растений он отнес виды, у которых обоеполые, тычиночные и пестичные цветки встречаются на разных особях, сохранив для них название триэцичные, или трехдомные (trioicous, позднее ставшие в англоязычной литературе trioecious). Во вторую подгруппу он включил виды, у которых обоеполые, тычиночные и пестичные цветки встречаются в пределах одной особи, назвав их однодомными (monicous, в последнее время именуемые как polygamonoecious). Ч. Дарвину было известно о четырех триэцичных видах: *Euonymus europaeus* и трех видах рода *Fragaria*.

В последние несколько десятилетий триэция описана у представителей совершенно разных семейств и не только цветковых растений. Тем не менее, триэция как явление изучена совершенно недостаточно. Мало известно о ее приуроченности к разным таксонам цветковых растений, распространении внутри отдельных семейств, ее экологических корреляциях. В связи с этим цель данной работы – составление списка триэцичных видов в рамках мировой флоры и выявление экологических корреляций триэции у цветковых растений.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Триэция и субдиэция на первый взгляд довольно сходные понятия и зачастую многие авторы ошибочно относят триэцичные виды к субдиэцичным и наоборот. Следуя традиционному определению (Cruden, Lloyd, 1995; Godin, 2007<sup>2</sup>), под субдиэцичными понимаются такие популяции, которые состоят из особей с пестичными цветками и особей с тычиночными цветками, на которых иногда могут формироваться обоеполые цветки. Формально субдиэцичные популяции могут состоять из трех типов особей – женских, мужских и / или мужских с немногочисленными обоеполыми цветками – однако встречаемость последних крайне мала (Ehlers, Bataillon, 2007). При составлении списка к числу триэцичных растений мною отнесены виды только с тремя типами особей в популяциях (мужскими, женскими и гермафродитными).

На основании литературных сведений и собственных наблюдений составлен список триэцичных растений, встречающихся в разных флористических районах Земли. Для этого в

поисковых системах Web of Science (WOS, <https://www.webofknowledge.com>), Scopus (<https://www.scopus.com/>) и Google scholar (<https://scholar.google.com/>) осуществлялся поиск по таким ключевым словам, как “trioecy”, “trioecious”, а также по производным этих слов в разных языках. Для характеристики антропоэкологических особенностей многих видов использованы разнообразные обзоры по биологии цветения и опыления (Knuth, 1898, 1899, 1904) или первоописания видов.

Для каждого вида из списка указаны следующие его характеристики: жизненная форма (Raunkjær, 1934; Serebryakov, 1962<sup>3</sup>), способ опыления (биотическое, абиотическое, автофилия), окраска венчика или околоцветника, консистенция околоплодника (сухой или сочный), наличие диэцичных родственных видов в пределах рода, широтное расположение, распространение по флористическим фитохорионам (районирование по Takhtajan, 1986). Выбор определенных эколого-биологических признаков для анализа (жизненная форма, способ опыления, консистенция околоплодника, географическое распространение) связан с традиционным подходом, сложившимся при анализе любой флоры, и адекватном сопоставлении полученных результатов с имеющимися в литературе. Все виды из составленного списка отнесены к пяти группам жизненных форм (Raunkjær, 1934): фанерофитам, хамефитам, гемикриптофитам, криптофитам и терофитам, а также к четырем группам жизненных форм по классификации И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962): древесные (деревья, кустарники, кустарнички), полудревесные (полукустарники, полукустарнички), наземные (поли- и монокарпики) и водные травы. Консистенция околоплодника (сухие или сочные плоды) приведена по работе А.В. Боброва и др. (Bobrov et al., 2009<sup>4</sup>). Способ опыления и окраска цветков большинства видов даны по сводке Р. Knuth (1898, 1899, 1904). Типы широтного распространения видов указаны согласно методическим рекомендациям, приведенным в работе J. Ollerton et al. (2006): к умеренному поясу отнесены регионы между широтами 64–40°, субтропическому – от 39 до 30°, тропическому – от 29 до 0°. Отнесение ареала к широтной зоне проводилось на основе преимущественного распространения вида в конкретном климатическом поясе. В литературе по целому ряду анализируемых параметров существуют вероятностные предположения о соотношении древесных и травянистых жизненных форм (Fitz-John et al., 2014), биотически и абиотически опы-

<sup>2</sup> [Godin] Годин В.Н. 2007. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия. – Журн. общ. биол. 68 (2): 98–108.

<sup>3</sup> [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. Москва. 378 с.

<sup>4</sup> [Bobrov et al.] Бобров А.В., Мелихан А.П., Романов М.С. 2009. Морфогенез плодов Magnoliophyta. Москва. 400 с.

ляемых видах (Ollerton et al., 2011), распределении видового богатства цветковых растений в умеренных, субтропических и тропических регионах Земли (Kier et al., 2005; Ollerton et al., 2011). Поэтому есть возможность проанализировать не просто частоту встречаемости триэичных видов с определенными экологическими и биологическими параметрами, но и более или менее точно оценить связь триэции с этими параметрами. Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставлении частот триэичных видов с определенным параметром использован критерий  $\chi^2$  (Sokal, Rohlf, 2012).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Представленный список не претендует на исчерпывающий охват объектов, у которых отмечена триэция. Однако, к настоящему времени в рамках мировой флоры он, вероятно, наиболее полон. Семейства в приведенном списке и виды в пределах семейства даны в алфавитном порядке.

**Amaranthaceae.** *Rhagodia triandra* (G. Forst.) Aellen (для *Chenopodium triandrum* G. Forst.) (Knuth, 1904), *Salsola orientalis* S.G. Gmel. (Shamsutdinova, 2016<sup>5</sup>), *Spinacia oleracea* L. (Vitale, Freeman, 1986)

**Anacardiaceae.** *Filicium longifolium* (H. Perrier) Sapuron (для *Pseudoprotorhus longifolia* H. Perrier) (Perrier, 1946).

**Araliaceae.** *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. (Elumeev, 1978<sup>6</sup>).

**Asteraceae.** *Baccharidiopsis pohlii* (Baker) G.M. Barroso (Barroso, 1975), *Centaurea jacea* L. (Knuth, 1898).

**Bromeliaceae.** *Catopsis nutans* (Sw.) Griseb., *C. sessiliflora* (Ruiz et Pav.) Mez (Palací, 1997).

**Boraginaceae.** *Cordia monoica* Roxb., *C. sinensis* Lam. (Warfa, 1988).

**Burseraceae.** *Commiphora wightii* (Arn.) Bhandari (Tandon et al., 2010).

**Cactaceae.** *Echinocereus mombergerianus* G. Frank (Rebman, 2003), *Opuntia robusta* J.C. Wendl. (Castillo, Argueta, 2009), *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton et Rose (Fleming et al., 1994).

**Caprifoliaceae.** *Valeriana dinorrhiza* Graebn. (Kutschker, 2011), *V. effusa* Griseb. (Novara, 2008), *V. magellanica* Hombr. et Jacq. ex Decne. (для *Arcti-*

*astrum magellanicum* (Decne.) Skottsb.) (Weberling, Stützel, 2006), *V. montana* L. (Knuth, 1898), *V. ruizlealii* Borsini (Kutschker, 2011), *V. saxatilis* L. (Knuth, 1898), *V. tucumana* Borsini (Novara, 2008).

**Caricaceae.** *Carica papaya* L. (Storey, 1953), *Vasconcellea pubescens* A. DC. (для *Vasconcellea cundinamarcaensis* V.M. Badillo) (Gschwend et al., 2012).

**Caryophyllaceae.** *Honckenya peploides* (L.) Ehrh. (для *Halianthus peploides* Fr.) (Warming, 1886), *Silene acaulis* (L.) Jacq., *S. dioica* (L.) Clairv. (для *Melandrium rubrum* Garcke), *S. saxifraga* L. (Knuth, 1898), *S. suecica* (Lodd.) Greuter et Burdet (для *Viscaria alpina* (L.) G. Don) (Warming, 1886), *S. vulgaris* (Moench) Garcke (Knuth, 1898).

**Celastraceae.** *Euonymus europaeus* L. (Knuth, 1898), *Maytenus buchananii* (Loes.) R. Wilczek, *M. dhofarensis* Sebsebe, *M. gracilipes* (Welw. ex Oliv.) Exell, *M. obscura* (A. Rich.) Cufod., *M. parviflora* (Vahl) Sebsebe (Demissew, 1985).

**Clusiaceae.** *Garcinia indica* (Thouars) Choisy (Joseph, Murthy, 2015).

**Crassulaceae.** *Sedum roseum* (L.) Scop. (для *Rhodiola iremelica* Boriss.) (Ishmuratova, 2002<sup>7</sup>), *Rhodiola rosea* L. (Knuth, 1898).

**Elaeocarpaceae.** *Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz (Rejmánek, 2015).

**Euphorbiaceae.** *Mercurialis annua* L. (Perry et al., 2012).

**Fabaceae.** *Ceratonia siliqua* L. (Loock, 1940).

**Hydrocharitaceae.** *Elodea canadensis* Michx. (Knuth, 1899), *Ottelia alismoides* (L.) Pers. (Cook et al., 1984).

**Loranthaceae.** *Ileostylus micranthus* Tiegh. (Ladley et al., 1997), *Tupeia antarctica* (G. Forst.) Cham. et Schltdl. (Engler, Krause, 1935).

**Oleaceae.** *Fraxinus excelsior* L. (Knuth, 1899).

**Onagraceae.** *Fuchsia procumbens* R. Cunn. (Godley, 1955).

**Piperaceae.** *Piper sibulanum* C. DC. (Quisumbing, 1930).

**Poaceae.** *Poa palmeri* Soreng et P.M. Peterson (Soreng, Peterson, 2012), *P. stebbinsii* Soreng (Giusani et al., 2016), *Thysanolaena latifolia* (Roxb. ex Hornem.) Honda (для *Thysanolaena maxima* (Roxb.) Kuntze) (Soriano et al., 2007).

**Polygonaceae.** *Coccoloba cereifera* Schwacke (Silva et al., 2008), *Rumex confertus* Willd., *R. pseudonatronatus* (Borbás) Murb. (Demyanova, 2011).

**Rafflesiaceae.** *Rhizanthus zippelii* (Blume) Spach (Banziger, Bertel, 2000).

**Ranunculaceae.** *Coptis japonica* (Thunb.) Makino (Akemine, 1935).

<sup>5</sup> [Shamsutdinova] Шамсутдинова Э.З. 2016. Особенности биологии цветения, разнообразие сексуальных типов и семенная воспроизводительная функция у солянки восточной *Salsola orientalis* S. G. Gmel. — Сельскохозяйственная биол. 51 (6): 951–960.  
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.6.951rus>

<sup>6</sup> [Elumeev] Елумеев Э.А. 1978. Распускание и цветение цветков *Eleutherococcus senticosus* (Araliaceae). — Бот. журн. 63 (1): 52–59.

<sup>7</sup> [Ishmuratova] Ишмуратова М.М. 2002. *Rhodiola iremelica* (Crassulaceae) на Южном Урале. — Бот. журн. 87 (5): 38–50

**Rosaceae.** *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. (*Potentilla fruticosa* L.) (Godin, 2002<sup>8</sup>, 2008<sup>9</sup>), *Fragaria* × *anassa* (Duchesne ex Weston) Duchesne ex Rozier (Staudt, 1967), *F. cascadiensis* Hummer (Hummer, 2012), *F. chiloensis* (L.) Mill. (Staudt, 1967), *F. iturupensis* Staudt, *F. moschata* (Duchesne) Duchesne (Anmol, Singh, 2019), *F. orientalis* Losinsk., *F. vesca* L., *F. virginiana* Mill. (Staudt, 1967).

**Salicaceae.** *Salix myrsinifolia* Salisb. (Mirski, Brzozko, 2015)

**Santalaceae.** *Scleropyrum wallichianum* Arn. (для *Scleropyrum pentandrum* (Dennst.) Mabb. (Nianhe, Gilbert, 2003).

**Sapindaceae.** *Acer distylum* Siebold et Zucc., *A. glabrum* Torr., *A. griseum* (Franch.) Pax, *A. laurinum* Hassk., *A. mandshuricum* Maxim., *A. monspessulanum* L., *A. opalus* Mill. (Gleiser, Verdú, 2005), *A. pensylvanicum* L., *A. rubrum* L., *A. rufinerve* Siebold et Zucc., *A. saccharinum* L., *A. triflorum* Kom. (Rosado et al., 2018).

**Scrophulariaceae.** *Buddleja americana* L., *B. coriacea* Remy, *B. domingensis* Urb., *B. elegans* Cham. et Schtdl., *B. jamesonii* Benth., *B. rufescens* Willd. ex Roem. et Schult., *B. sessiliflora* Kunth (Norman, 2000).

**Triuridaceae.** *Triuris hyalina* Miers (Rübsamen-Weustenfeld, 1991).

**Vitaceae.** *Vitis amurensis* Rupr. (Elumeev, 1978), *V. vinifera* L. (Brizicky, 1965).

Анализ списка триэичных растений позволяет сделать следующие обобщения.

Список триэичных растений в настоящее время включает 80 видов из 46 родов и 33 семейств покрытосеменных растений мировой флоры. Триэция, скорее всего, возникла независимо в разных таксонах в ходе эволюции цветковых растений. Она встречается в разных группах, часто не связанных друг с другом. Тем не менее, в распределении обнаруживается вполне определенная закономерность: наибольшее число триэичных видов встречается в группах суперрозид и суперастерид.

Из 64 порядков цветковых растений, признаваемых в системе APG IV, в 21 (32.8%) выявлены виды с триэцией. Оставшиеся 43 порядка, в которых не выявлены триэичные виды, встречаются во всех группах цветковых растений: града ANA (базальные покрытосеменные), магнолииды (Magnoliids), однодольные (Monocots) и настоящие двудольные (Eudicots).

Триэция не обнаружена в группе базальных покрытосеменных растений (града ANA), а в группе магнолиид (Magnoliids) представлена одним видом. Группа однодольных растений (Monocots) характеризуется небольшим числом триэичных видов — 8 из 6 родов и 4 семейств. Наибольшее число видов с триэцией у однодольных растений отмечено в группе коммелиниды (Commelinids), в порядке Poales, в семействах Poaceae (3 вида) и Bromeliaceae (2 вида).

У настоящих двудольных растений (Eudicots) частота встречаемости триэции выше, чем у однодольных. Среди настоящих двудольных растений трехдомностью обладают 28 семейств из признанных 312 (9.0%), 39 родов из 10289 (0.38%) и 71 вид из 212189 (0.033%). У базальных двудольных растений отмечен только 1 вид с триэцией — представитель семейства Ranunculaceae.

У высших настоящих двудольных растений (Core eudicots) число видов с триэцией в группе суперрозиды (Superrosids) меньше, чем у суперастерид (Superasterids), 30 и 40 видов соответственно.

В группе суперрозид отмечается значительное преобладание триэичных видов у фабид (Fabids) по сравнению с мальвидами (Malvids), 21 и 5 видов соответственно. При этом у фабид виды с триэцией распределены более или менее равномерно: в пяти порядках из восьми. У мальвид триэичные виды выявлены только в двух порядках из восьми, причем 4 из выявленных 5 видов характерны для порядка Sapindales и семейства Sapindaceae.

Среди базальных суперастерид особенно выделяется порядок Caryophyllales, в котором выявлено наибольшее число триэичных видов — 17 из 5 семейств и 12 родов. В группах ламиид (Lamiids) и кампанулид (Campanulids) выявлено одинаковое число триэичных видов — по 10 соответственно.

По степени встречаемости триэции семейства цветковых растений можно распределить следующим образом: Rosaceae (9 видов из 2 родов), Caprifoliaceae (7 видов из 1 рода), Scrophulariaceae (7 видов из 1 рода), Caryophyllaceae (6 видов из 2 родов) и Celastraceae (6 видов из 2 родов). В остальных 28 семействах обнаружены единичные триэичные виды.

Чуть меньше половины триэичных видов (32 из 80) встречается единично в пределах одного рода. Исключение составляют пять родов, в состав которых входит от пяти до восьми видов: *Fragaria* L. (8 видов), *Valeriana* L. (7), *Buddleja* L. (7), *Maytenus* Molina (5), *Silene* L. (5).

Подводя итог вышесказанному, следует подчеркнуть, что у покрытосеменных растений триэция встречается у 7.88% семейств, 0.34% родов и 0.03% видов. Следовательно, полученные данные

<sup>8</sup> [Godin] Годин В.Н. 2002. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в естественных условиях Горного Алтая. — Бот. журн. 87 (9): 92–98.

<sup>9</sup> [Godin] Годин В.Н. 2008. Половая структура ценопопуляций *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) в Алтае-Саянской горной области. — Бот. журн. 93 (9): 1423–1444. <https://doi.org/10.1134/S1234567808090073>

демонстрируют чрезвычайно небольшое распространение триэции у цветковых растений особенно на видовом уровне, если сравнивать с другими половыми формами. Например, по данным S.S. Renner (2014), к диэцичным относятся 175 семейств (43.0%), примерно 987 родов (7.0%) и около 15600 видов (5–6%) цветковых растений. Гинодиэцию также можно рассматривать как более распространенную форму половой дифференциации, чем триэция: первая выявлена в настоящее время у 1598 видов из 368 родов и 99 семейств (Godin, 2019<sup>10</sup>, 2020<sup>11</sup>). Обращает на себя внимание, что триэция, как правило, приурочена к строго определенным родам в пределах семейств. Другие половые формы растений обычно встречаются у более многочисленных родов в конкретных семействах. Возможные причины такой спецификации триэции могут быть связаны как с ее высокой редкостью у цветковых растений, так и с ее эколого-биологическими корреляциями.

**Жизненные формы.** Триэцичные виды крайне неравномерно распределены в пяти группах жизненных форм (Raunkjær, 1934). Среди видов с триэцией преобладают фанерофиты (39 видов) и гемикриптофиты (32 вида). Хамефитов, криптофитов и терофитов встречается одинаковое число: по 3 вида в каждой группе. С учетом биологического спектра, предложенного в рамках мировой флоры (Raunkjær, 1934), частота встречаемости триэции среди фанерофитов, хамефитов, гемикриптофитов, криптофитов и терофитов не показывает какой-либо достоверной связи с какими-либо типами жизненных форм ( $\chi^2 = 7.782$ ,  $P = 0.100$ ). Тем не менее, на основе абсолютной и относительной частоты встречаемости чаще всего триэцичные виды представляют собой фанерофиты или гемикриптофиты.

Триэцичные виды встречаются во всех группах жизненных форм по классификации Серебрякова (Serebryakov, 1962). Однако, частота встречаемости триэции у видов с разными жизненными формами сильно варьирует. Триэция присуща в подавляющем большинстве древесным и наземным травянистым растениям, 39 и 38 видов соответственно. Среди полудревесных растений и водных трав выявлены единичные виды с триэцией. Среди древесных растений виды с триэцией чаще всего относятся к жизненной форме кустарник (61.5%) и реже – к деревьям (38.5%). В настоящее время этот вид половой дифференциации не выявлен среди растений с жизненной формой кустарничек. Подавляющее большинство наземных травянистых растений с триэцией представ-

лено поликарпическими видами (92.1%) и крайне редко – монокарпиками. С учетом примерной оценки доли древесных и травянистых растений в рамках мировой флоры (45 и 55% соответственно, FitzJohn et al., 2014) получается, что частота встречаемости триэции у древесных и травянистых растений достоверно не различается ( $\chi^2 = 0.568$ ,  $P = 0.456$ ). Таким образом, чаще всего триэцичные растения характеризуются жизненными формами фанерофитов, дерева или кустарника либо представляют собой гемикриптофиты и травянистые поликарпические растения.

**Способ опыления.** Выявлено три способа опыления у триэцичных растений – биотическое, абиотическое и автофилия. Подавляющее большинство видов с триэцией (83.8%) характеризуется разнообразными вариантами биотического опыления, реже триэцичные виды опыляются абиотически (15.0%) и только у одного вида описана автофилия. Согласно данным J. Ollerton et al. (2011), в настоящее время среди цветковых растений нашей планеты насчитывается 87.5% видов, опыляющихся биотически. Учитывая данное оценочное соотношение между биотически и абиотически опыляемыми видами у всех покрытосеменных растений, среди триэцичных видов частоты таксонов, пыльца которых переносится живыми организмами и агентами неживой природы, совпадают с теоретически ожидаемым ( $\chi^2 = 1.225$ ,  $P = 0.268$ ). Сравнение частоты встречаемости двух основных способов опыления у древесных и травянистых растений показало, что и те и другие могут в равной степени опыляться биотически и абиотически ( $\chi^2 = 3.810$ ,  $P = 0.051$ ). При этом у древесных и травянистых растений численно преобладают виды с биотическим способом переноса пыльцы. Однако, древесные и травянистые жизненные формы различаются по соотношению видов с разными способами опыления. У древесных растений наблюдаемые частоты видов, которые опыляются биотически и абиотически, полностью совпадают с теоретически ожидаемыми ( $\chi^2 = 1.938$ ,  $P = 0.164$ ). У травянистых же растений увеличивается доля видов с абиотическим способом опыления и распределение достоверно отличается от теоретически ожидаемого ( $\chi^2 = 3.989$ ,  $P = 0.046$ ). Следовательно, у травянистых растений с триэцией отмечается небольшая связь с абиотическим способом опыления, хотя численно преобладают виды с биотическим опылением. Поэтому в дальнейшем древесные и травянистые растения с разными способами опыления и их корреляции с другими биологическими и экологическими особенностями будут рассматриваться отдельно. Таким образом, древесные и травянистые триэцичные виды чаще всего опыляются биотически, но среди травянистых растений увеличена частота встречаемости абиотически опыляемых видов.

<sup>10</sup>[Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэции в системе APG IV. – Бот. журн. 104 (5): 669–683. <https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>

<sup>11</sup>[Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэции у цветковых растений. – Бот. журн. 105 (3): 236–252. <https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>

**Консистенция околоплодника.** У триэцичных растений выявлены оба варианта строения околоплодника – сухой и сочный. В целом преобладают триэцичные виды с сухими плодами – 58.8%. К сожалению, в доступной литературе есть только крайне приблизительные данные о соотношении в рамках мировой флоры таксонов с сухими и сочными околоплодниками. Так, согласно исследованиям Т.Н. Fleming (1991), 28% из 281 семейства цветковых растений образуют сочные плоды, 20% из них включают виды с сухими и сочными плодами и 52% формируют сухие плоды. Поэтому, в настоящее время невозможно точно оценить встречаемость триэцичных видов с разными вариантами консистенции стенки плодов. Тем не менее, у триэцичных видов четко прослеживается зависимость между способом опыления, особенностями строения околоплодника и жизненными формами. У древесных триэцичных растений доли видов с сочными и сухими околоплодниками практически близки – 53.8 и 46.2% соответственно. Однако, у древесных растений с разными вариантами строения околоплодника 94.5% видов опыляются биотически и лишь немногочисленные виды характеризуются абиотическим опылением. При этом совершенно не выявлено древесных триэцичных видов с абиотическим опылением и сочными плодами. Иная картина отмечается у травянистых жизненных форм с разным строением околоплодника и способом опыления. Среди травянистых растений как с биотическим, так и с абиотическим способом опыления чаще встречаются виды с сухими околоплодниками – 66.7 и 77.8% соответственно. Следовательно, у древесных триэцичных видов как с сухими, так и сочными плодами доминируют биотически опыляемые растения, в то время как у травянистых растений с разными вариантами опыления явно преобладают виды с сухими плодами. Подобный характер связи жизненных форм и консистенции околоплодников отмечен и другими авторами (French, 1991; Willson et al., 1989).

**Окраска околоцветника цветка.** У триэцичных видов выявлено четыре укрупненных варианта окраски покровов цветков – белый, желтый, зеленый и красный. Наиболее широко распространенный вариант окраски цветков у видов с триэцией – белый (48.8% видов), самый редкий – красный (8.8%). Число триэцичных видов с желтыми и зелеными цветками занимают промежуточное положение – 18.8 и 23.6% соответственно. Древесные и травянистые жизненные формы триэцичных видов с биотически опыляемыми цветками характеризуются преобладанием разной окраски покровов цветков. У древесных биотически опыляемых видов наиболее распространенный вариант окраски околоцветника белый (35.1% видов) и желтый (32.4%). У травянистых

биотически опыляемых растений преобладают виды с белой окраской цветков – 80.0% видов. Абиотически опыляемые как древесные, так и травянистые растения традиционно характеризуются невзрачными цветками зеленого или желтого (большой частью желто-зеленого) цвета.

**Широтное распространение.** Триэцичные виды встречаются в умеренных, субтропических и тропических широтах. Наиболее часто триэцичные растения встречаются в умеренных (40.0% видов) или тропических (35.0%) флорах суши и реке в субтропиках (25.0%). По данным G. Keir et al. (2005) и J. Ollerton et al. (2011), примерное широтное распространение видового богатства цветковых растений можно охарактеризовать следующим образом: умеренные флоры – 21.8%, субтропические – 27.7% и тропические – 50.5%. С учетом этих сведений получается, что триэцичные виды в большей степени свойственны умеренным широтам, и в гораздо меньшей степени – субтропическим и тропическим ( $\chi^2 = 7.258$ ,  $P = 0.027$ ). При этом у триэцичных видов отмечается связь между климатическим поясом и жизненными формами. Доля древесных видов с триэцией закономерно уменьшается в направлении от тропических широт (48.7% видов) к умеренным (20.5%), в то время как максимальное число триэцичных травянистых растений отмечается в умеренных широтах (60.0% видов). Наблюдается также связь между способом опыления, жизненными формами и климатическим поясом. Частота встречаемости биотически опыляемых растений среди древесных видов максимальна (51.4% видов) в условиях тропиков, а среди травянистых растений – в умеренных широтах (66.7%). Абиотически опыляемые древесные триэцичные растения не выявлены в условиях тропического пояса и крайне редко встречаются в субтропиках и умеренных широтах. Наоборот, у абиотически опыляемых видов с травянистыми жизненными формами распределение в умеренных, субтропических и тропических флорах примерно одинаковое. Согласно данным J. Ollerton et al. (2011), в настоящее время среди цветковых растений нашей планеты насчитывается 94.0% видов, опыляющихся биотически в условиях тропического пояса и 78.0% видов, опыляющихся с помощью разных живых агентов переноса пыльцы в умеренных широтах. Поскольку выявлена связь между жизненными формами и способами опыления (см. выше), можно проанализировать частоту встречаемости у древесных и травянистых растений с разными способами переноса пыльцы в умеренных и тропических флорах. Как среди древесных растений в тропических регионах, так и среди травянистых растений в умеренных широтах, доля биотически и абиотически опыляемых триэцичных видов не отличается от теоретически ожидаемых ( $\chi^2 = 0.115$ ,  $P = 0.735$  для древесных

растений и  $\chi^2 = 0.300$ ,  $P = 0.584$  для травянистых растений). Следовательно, отмечается связь триэции с умеренными широтами, где триэцичные виды чаще всего представлены биотически опыляемыми травянистыми растениями. Доля триэцичных древесных растений закономерно увеличивается в направлении от умеренных широт к тропикам, где они представлены в подавляющем большинстве биотически опыляемыми видами.

**Флористические провинции.** Особенно наглядно неравномерность географического распространения триэцичных растений видна при рассмотрении их встречаемости в разных фитохорионах нашей планеты. Триэцичные виды отмечены во многих флористических подцарствах и царствах, но пока не выявлены в следующих фитохорионах: Капское царство, Австралийское царство, Полинезийское и Новокаледонское подцарства Палеотропического царства. Подавляющее число триэцичных видов (66.3% всех видов) сосредоточено в трех фитохорионах: Бореальном и Древнесредиземноморском подцарствах Голарктического царства и в Неотропическом царстве. Примерно одинаковая встречаемость триэции характерна для Мадреанского, Африканского, Индо-Малайзийского подцарств и Голантарктического царства — от 7.5 до 8.8% всех видов. Крайне редко триэцичные растения встречаются в Мадагаскарском подцарстве — около 1.3% видов. С учетом примерного видового разнообразия Голарктического, Неотропического и Палеотропического флористических царств (около 75000, 80000 и 80000 видов соответственно, Takhtajan, 1986; Frodin, 2001) получается, что триэцичные виды в большей степени приурочены к Голарктическому царству. В Голантарктическом царстве также отмечается более высокий уровень триэцичных растений, чем это следовало ожидать, исходя из теоретических предположений (его видовое богатство насчитывает приблизительно 5700 видов). Скорее всего, приуроченность триэцичных видов к Голарктическому и Голантарктическому царствам связана с тем, что в умеренных поясах северного и южного полушарий выявлена более высокая доля растений с триэцией, чем в субтропических и тропических регионах.

**Родственные связи с диэцией.** По частоте встречаемости в пределах конкретных родов растений с диэцией и триэцией выделено три категории: 1) в роде с триэцией широко распространены двудомные растения; 2) двудомные растения встречаются редко и 3) двудомные растения не характерны. Подавляющее число таксонов с триэцией относится к родам, в которых одновременно выявлены эти две половые формы — 84.9% видов. Самый редкий вариант, когда в пределах рода с триэцичными растениями не характерно наличие диэцичных видов — 5.8% видов. Следовательно,

как правило в родах, в которых выявлена триэция, широко распространена двудомность.

На основе связей между проанализированными биологическими и экологическими особенностями триэцичных растений можно нарисовать приблизительный эколого-морфологический облик видов с данной формой половой дифференциации. В условиях тропических флор триэцичные растения чаще всего представляют собой фанерофиты, деревья или кустарники с биотическим способом опыления, сухими или сочными плодами, белой или желтой окраской цветков. В умеренных широтах триэцичные виды представлены преимущественно гемикриптофитами, травянистыми поликарпическими растениями с биотическим опылением, сухими плодами и белой окраской цветков. В целом триэцичные виды чаще всего встречаются в умеренных широтах и приурочены к родам, в которых широко представлена двудомность. К сожалению, в литературе отсутствуют сведения о корреляциях триэции с какими-либо биологическими и экологическими параметрами. Однако возможно провести сопоставление выявленных экологических корреляций триэции с диэцией. Например, наиболее часто диэцичные виды представлены древесными растениями тропического пояса, с мелкими цветками зеленого или белого цвета, опыляющимися неспециализированными насекомыми, ветром или водой (Fox, 1985; Tseng et al., 2008; Vary et al., 2011; Xia et al., 2020).

Из-за довольно большой редкости и слабой изученности в целом триэции у цветковых растений в настоящее время затруднительно дать обобщенную информацию по таким важным организменным и популяционным параметрам триэцичных растений, как фертильность пыльцы, обоеполюх и тычиночных цветков, семенная продуктивность обоеполюх и пестичных цветков и особей, соотношение половых форм в популяциях, вторичные половые признаки особей и т. д. Поэтому далее рассмотрим лишь некоторые примеры видов с триэцией.

**Лабильность половой дифференциации.** У ряда триэцичных видов выявлено наличие одновременного существования нескольких вариантов половой дифференциации, участие которых часто зависит от экологических и/или географических факторов. Например, популяции *Pachycereus pringlei* (Cactaceae) могут быть триэцичными и гинодиэцичными, что по мнению Т.Н. Fleming et al. (1998) напрямую зависит от частоты встречаемости основного опылителя данного вида *Leptonycteris curasoae* Miller (рукокрылые). Два указанных половых типа популяций этого вида располагаются близко друг от друга на расстоянии до 50 км. У другого вида *Silene acaulis* (Caryophyllaceae) также обнаружено два типа популяций: триэцичные

в субарктическом районе Финляндии (Atalano, Molau, 2001) и гинодиэтичные на Аляске (Morris, Doak, 1998). Лабильность половой дифференциации известна и у других триэтичных видов, например, у *Honckenya peploides* (моноэтия, диэтия, субдиэтия, Knuth, 1898), *Salix myrsinifolia* (диэтия, субдиэтия, Mirski, Brzosko, 2015), *Dasiphora fruticosa* (гермафродитизм, диэтия, Godin, 2002, 2008), *Vitis vinifera* (андродиэтия, гинодиэтия, диэтия, Brizicky, 1965), *Acer saccharinum* (андродиэтия, Rosado et al., 2018) и др. Возможно, что большинство видов, у которых выявлена в настоящее время триэтия, обладают подвижностью своей половой дифференциации, однако пока сведения по этому вопросу довольно сильно ограничены.

**Лабильность полового состава популяций.** Для нескольких хорошо исследованных триэтичных видов выявлена динамика полового спектра их популяций, т.е. варьирование соотношения особей с тычиночными, пестичными и обоеполыми цветками. В настоящее время выявлен широкий спектр половой структуры популяций триэтичных видов: от преобладания обоеполых особей (*Pachycereus pringlei*, Fleming et al., 1998; *Coptis japonica*, Akemine, 1935) до доминирования раздельнополых особей — мужских (*Eleutherococcus senticosus*, Elumeev, 1978; *Fraxinus excelsior*, Albert et al., 2013) или женских (*Garcinia indica*, Joseph, Murthy, 2015). Кроме того, у некоторых триэтичных растений отмечается варьирование полового спектра популяций даже у одного вида в довольно широких пределах. Например, у *Pachycereus pringlei* выявлены популяции с преобладанием как обоеполых, так женских и мужских особей. У *Dasiphora fruticosa* обнаружены популяции с преобладанием гермафродитных или пестичных особей, причем с увеличением высоты над уровнем моря доля раздельнополых особей у этого вида закономерно увеличивается (Godin, 2002, 2008). Таким образом, для ряда довольно хорошо изученных триэтичных видов характерна не только лабильность половой дифференциации, но и подвижность полового спектра их популяций. Можно предположить, что варьирование половой экспрессии и частоты встречаемости половых форм в популяциях представляет один из механизмов адаптации триэтичных видов в разных эколого-географических условиях существования.

**Фертильность пыльцы обоеполых и тычиночных цветков.** Сравнение фертильности пыльцы этих типов цветков, по мнению некоторых авторов (Maurice et al., 1994; Maurice, Fleming, 1995), необходимо для понимания вопроса об эволюции и поддержании триэтии у цветковых растений. Указанные авторы предполагают, что триэтия может быть стабильной половой формой, если особи с тычиночными цветками производят

большее число пыльцевых зерен и их пыльца обладает большей фертильностью, чем особи с обоеполыми цветками. К сожалению, подобных сведений у триэтичных растений недостаточно для однозначного подтверждения или опровержения такого предположения. У ряда видов с триэтией (*Silene acaulis*, *Fraxinus excelsior*, *Coccoloba cereifera*, *Eleutherococcus senticosus*) фертильность пыльцы тычиночных цветков в среднем выше, чем у обоеполых. У других видов (*Dasiphora fruticosa*, Godin, 2004<sup>12</sup>; *Pachycereus pringlei*, Fleming et al., 1998) различий по фертильности пыльцы между обоеполыми и тычиночными цветками не выявлено.

**Семенная продуктивность обоеполых и пестичных цветков и особей.** Сравнительная характеристика семенной продуктивности половых типов цветков также, по мнению ряда авторов (Maurice et al., 1994; Maurice, Fleming, 1995), важна для понимания эволюции триэтии. Как предполагают S. Maurice, T. Fleming (1995), для поддержания триэтии необходимо, чтобы семенная продуктивность пестичных цветков и особей была выше, чем обоеполых цветков и особей. Крайне немногочисленные данные можно найти в литературе по семенной продуктивности женских и гермафродитных особей триэтичных видов. Для многих триэтичных видов, по которым есть сведения, семенная продуктивность пестичных цветков и / или особей выше, чем у гермафродитных (*Silene acaulis*, *Eleutherococcus senticosus*, *Dasiphora fruticosa*, *Pachycereus pringlei*, *Rumex confertus*). Однако, у *Fraxinus excelsior* (Albert et al., 2013) не выявлены различия по семенной продуктивности между особями с пестичными и обоеполыми цветками у этого вида.

**Полиплоидия.** Положительная связь между плоидностью и наличием разнообразия половой дифференциации в таксонах отмечена целым рядом авторов, но в основном на примере диэтичных растений (Baker, 1984; Ashman et al., 2013; Glick et al., 2016; Zenil-Ferguson et al., 2019). Детальные исследования некоторых крупных родов цветковых растений (*Atriplex* L., *Lycium* L., *Leptinella* Cass., *Poa* L. и др.) отчетливо демонстрируют переход от диплоидов с исключительно обоеполыми цветками к полиплоидам с ярко выраженным половым полиморфизмом. Тем не менее, у небольшого числа родов выявлена противоположная ситуация, когда диплоиды образуют раздельнополые цветки, а полиплоиды — только обоеполые (*Bryonia* L., *Empetrum* L., *Mercurialis* L.). Как подчеркивают некоторые авторы (Glick et al., 2016), не во всех филетических линиях развития у

<sup>12</sup>[Godin] Годин В.Н. 2004. Биологические особенности пыльцы *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией в условиях культуры. — Бот. журн. 89 (4): 631–638. <https://doi.org/10.1134/S000681360404009X>



настоящее время такая корреляция выявлена, что связано в основном с отсутствием детальных сведений о числах хромосом в пределах многих таксонов. Связь между полиплоидией и триэцией отмечается и у ряда трехдомных растений. Так, например, в пределах рода *Fragaria* все виды с диплоидным набором хромосом характеризуются гермафродитизмом (формируют только обоеполые цветки), тетраплоидным и гексаплоидным — представлены диэцичными популяциями (тычиночные и пестичные цветки на разных особях), октаплоидным — триэцичными или субдиэцичными популяциями (Liston et al., 2014). Согласно концепции немецкого исследователя G. Staudt (1967) пол цветков у *Fragaria* контролируется тремя аллелями одного локуса *Su*: гомозиготы по нормальному аллелю ( $Su^+$ ) формируют обоеполые цветки, тогда как при наличии в генотипе растений других аллелей подавляется развитие либо андроцея ( $Su^M$ ), либо гинецея ( $Su^F$ ). Экспрессия пола у растений конкретных генотипов определяется отношениями доминирования внутри множественной серии —  $Su^M > Su^F > Su^+$ . Этим же автором установлено, что одна доза аллеля  $Su^M$  доминирует над 6–7 дозами  $Su^F$  или  $Su^+$ , а одна доза  $Su^F$  — над 6–7 дозами  $Su^+$ . Еще у ряда триэцичных видов отмечается связь между уровнем плоидности и наличием полового полиморфизма в форме триэции: *Dasiphora fruticosa* (Klackenberg, 1983; Godin, 2008), *Pachycereus pringlei* (Fleming et al., 1998), *Poa stebbinsii* (Giussani et al., 2016). Тем не менее, отсутствие детальных сведений о характере плоидности у многих триэцичных растений не позволяет в настоящее время однозначно говорить об устойчивой связи между уровнем плоидности и данной формой половой дифференциации.

**Эволюция.** Триэция встречается не только у цветковых растений. Известны триэцичные виды среди голосеменных растений (Sultangaziev et al., 2010), багрянок (Neefus et al., 2008) и ряда беспозвоночных животных (Cutter, 2005; Kaliszewicz, 2011; Armoza-Zvuloni et al., 2014). Как и для других форм полового полиморфизма, разные авторы демонстрируют диаметрально противоположные и не всегда однозначные взгляды на оценку, значение, стабильность и эволюцию триэции как варианта половой экспрессии у цветковых растений. Тем не менее, большинство авторов (Elumeev, 1978; Godin, 2008; Castillo, Argueta, 2009; Demyanova, 2011; Albert et al., 2013) рассматривают триэцию как стабильную форму полового полиморфизма, а не как промежуточный этап в развитии и эволюции по направлению к диэции в пределах определенного таксона. Как полагают некоторые авторы (Maurice et al., 1994; Maurice, Fleming, 1995) для стабильного существования триэции в естественных условиях необходимо, чтобы успех особей с тычиночными и пестичны-

ми цветками был выше, чем успех особей с обоеполыми цветками. Как было показано ранее, это должно выражаться в образовании более фертильной пыльцы особями с тычиночными цветками и большей семенной продуктивности особей с пестичными цветками, чем аналогичные показатели особей с обоеполыми цветками. Если для ряда триэцичных видов такие преимущества раздельнополых особей выявлены в сравнении с обоеполыми, то для большинства видов с триэцией они пока отсутствуют. С другой стороны, у некоторых триэцичных видов (например, *Fraxinus excelsior*, *Dasiphora fruticosa*, *Pachycereus pringlei*) не выявлено каких-либо достоверных различий или тем более преимуществ между раздельнополыми и обоеполыми особями по целому ряду показателей, что крайне затрудняет понимание процессов существования и поддержания триэции в таких случаях.

Некоторые авторы высказывают предположения о значении высокого варьирования полового спектра в популяциях у триэцичных видов цветковых растений. Например, по мнению В. Albert с соавторами (Albert et al., 2013), преимущество особей с тычиночными цветками над особями с обоеполыми цветками по качеству образуемой ими пыльцы у *Fraxinus excelsior* и более низкой семенной продуктивности особей с пестичными цветками по сравнению с особями с обоеполыми цветками может привести к трансформации триэцичного состояния у данного вида в сторону андроэциции путем “утраты” женских особей. Наоборот, более высокая семенная продуктивность пестичных цветков по сравнению с обоеполыми, а также сходная фертильность пыльцы тычиночных и обоеполых цветков у *Pachycereus pringlei* (Fleming et al., 1998) возможно приводит к переходу триэции в состояние гиноэциции за счет элиминации особей с тычиночными цветками. Ранее мною (Godin, 2008) было высказано предположение, что обоеполые особи *Dasiphora fruticosa*, входящие в состав триэцичных популяций, повышают их адаптивный потенциал и увеличивают возможность выживания популяции при меняющихся условиях. Дело в том, что только обоеполые особи способны вернуться к автофилии при неблагоприятных условиях для успешного опыления женских особей мужскими и обоеполыми. Хотя автофилия и является в известной степени “суррогатом” аллофилии, тем не менее она гарантирует опыление (Pervukhina, 1979<sup>13</sup>). Автофилия дает возможность растениям с обоеполыми цветками сохраняться и распространяться в новые для вида условия произрастания. С этой точки зрения, популяция, в состав которой входят женские, мужские и обоеполые растения,

<sup>13</sup>[Pervukhina] Первухина Н.В. 1979. Околоцветник покрытосеменных. Л. 111 с.

является наиболее гибкой и может под действием естественного отбора изменять механизм размножения, способствующий ее сохранению. Тем не менее, слабая изученность многих сторон популяционной жизни триэцичных растений, их довольно большая редкость среди цветковых растений в настоящее время не позволяет достаточно точно выявить механизмы ее самоподдержания в естественных условиях существования. Можно полагать, что дальнейшие исследования триэции как у цветковых растений, так и в других группах живых организмов позволят сформулировать обоснованные выводы об ее происхождении и эволюции.

**Заключение.** Триэция – крайне редкая форма полового полиморфизма у цветковых растений, о чем свидетельствует список триэцичных растений в рамках мировой флоры, который включает 80 видов из 46 родов, относящихся к 33 семействам и 21 порядку покрытосеменных. У цветковых растений триэция выявлена в 7.9% семейств, 0.3% родов и у 0.03% видов. Триэцичные виды пока не описаны в группе базальных покрытосеменных, единично встречаются в группе магнолиид и довольно немногочисленны в группе однодольных растений. Большая часть (87.5% всех видов) триэцичных растений входят в состав групп Superrosids (30 видов) и Superasterids (40 видов). Наиболее богаты триэцичными видами пять семейств цветковых растений: Rosaceae (9 видов из 2 родов), Caprifoliaceae (7 видов из 1 рода), Scrophulariaceae (7 видов из 1 рода), Caryophyllaceae (6 видов из 2 родов) и Celastraceae (6 видов из 2 ро-

дов). Триэцичные виды наиболее часто встречаются в пяти родах покрытосеменных растений: *Fragaria* L. (8 видов), *Valeriana* L. (7), *Buddleja* L. (7), *Maytenus* Molina (5), *Silene* L. (5). Анализ целого ряда биологических и экологических характеристик триэцичных видов позволил выявить ее связи с некоторыми показателями. Триэцичные растения в тропических флорах чаще всего представляют собой фанерофиты, деревья или кустарники с биотическим способом опыления, сухими или сочными плодами, белыми или желтыми цветками. Триэцичные виды во флорах умеренных широт представлены преимущественно гемикриптофитами, травянистыми поликарпическими растениями с биотическим опылением, сухими плодами и белыми цветками. Триэция наиболее часто встречается в различных районах умеренных (Бореальное подцарство Голарктического царства, 36.0% от всех видов) или тропических широт (Неотропическое царство, 21.3%). Как правило, триэцичные виды приурочены к родам, в которых широко представлена диэция. При анализе следует учитывать возможные связи триэции с такими биологическими и экологическими показателями, как фертильность пыльцы обоеполюх и тычиночных цветков, семенная продуктивность обоеполюх и пестичных цветков и особей, соотношение половых форм в популяциях, связь с полиплоидией, а также механизмы поддержания этой формы полового полиморфизма на популяционном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (см. REFERENCES)

## TRIOECY IN FLOWERING PLANTS

V. N. Godin

Moscow Pedagogical State University  
Malaya Pirogovskaya Str., 1/1, Moscow, 119991, Russia

e-mail: vn.godin@mpgu.su

The populations of trioecious plants consist of individuals with staminate, pistillate, and hermaphrodite flowers. Trioecy is very rare in angiosperms and information about it is extremely insufficient. On the basis of published data and original research, a list of trioecious plants in the world flora is compiled, comprising 80 species from 46 genera belonging to 33 families and 21 orders of flowering plants. In angiosperms, trioecy is found in 7.9% of families, 0.3% of genera, and 0.03% of species. Currently, trioecious species are not found in the group of basal angiosperms, are uncommon among magnolids and rather few among monocotyledonous plants. The great majority of trioecious plants, namely 87.5% of all species, belong to the Superrosids (30 species) and Superasterids (40 species). The largest number of trioecious species were found in the next five families: Rosaceae (9 species from 2 genera), Caprifoliaceae (7 species from 1 genus), Scrophulariaceae (7 species from 1 genus), Caryophyllaceae (6 species from 2 genera), and Celastraceae (6 species from 2 genera). Slightly less than half of the identified trioecious species are found in five genera: *Fragaria* L. (8 species), *Valeriana* L. (7 species), *Buddleja* L. (7 species), *Maytenus* Molina (5 species), and *Silene* L. (5 species). In tropical floras, trioecious plants are most often phanerophytes, i.e. trees or shrubs with a biotic pollination mode, dry or fleshy fruits, and white or yellow flowers. In temperate latitudes, trioecious plants are mainly represented by hemicryptophytes, i.e. herbaceous polycarpic species with biotic pollination mode, dry fruits, and white flowers. Trioecious plants are most often occur in temperate latitudes (Boreal subkingdom of the

Holarctic kingdom, 36% of all species) or in tropical latitudes (Neotropical kingdom, 21.3% of all species) and are confined to genera in which dioecy is widespread. The variety of sexual differentiation of some trioecious plants, sex ratios in their populations, a possible connection with polyploidy, as well as the mechanisms of self-maintenance and evolution of trioecy in flowering plants are discussed.

*Keywords:* trioecy, flowering plants, sexual polymorphism

## REFERENCES

- Akemine T. 1935. On the sex expression of *Coptis japonica* Makino. — J. Faculty Sci. Hokkaido Imperial Univ. Ser. 5. Bot. 5 (1): 1–7.
- Albert B., Morand-Prieur M.-É., Brachet S., Gouyon P.-H., Frascaria-Lacoste N., Raquin C. 2013. Sex expression and reproductive biology in a tree species, *Fraxinus excelsior* L. — Compt. Rend. Biol. 336 (10): 479–485. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2013.08.004>
- Anmol, Singh S. K. 2019. Species diversity and genetic evolution in *Fragaria*. — In: Advances in Horticultural Crop Management and Value Addition. P. 75–89.
- Armoza-Zvuloni R., Kramarsky-Winter E., Loya Y., Schlesinger A., Rosenfeld H. 2014. Trioecy, a unique breeding strategy in the sea anemone *Aiptasia diaphana* and its association with sex steroids. — Biol. Reprod. 90 (6): 1–8. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.113.114116>
- Ashman T.-L., Kwok A., Husband B.C. 2013. Revisiting the dioecy–polyploidy association: Alternate pathways and research opportunities. — Cytogenet. Genome Res. 140 (2–4): 241–255. <https://doi.org/10.1159/000353306>.
- Atalano J.M., Molau U. 2001. Pollen viability and limitation of seed production in a population of the circumpolar cushion plant, *Silene acaulis* (Caryophyllaceae). — Nord. J. Bot. 21 (4): 365–372. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2001.tb00780.x>
- Baker H.G. 1984. Some functions of dioecy in seed plants. — Am. Nat. 124 (2): 149–158. <https://doi.org/10.1086/284260>
- Banziger H., Bertel H. 2000. A new taxonomic revision of a deceptive flower, *Rhizanthus Dumortier* (Rafflesiaceae). — Nat. Hist. Bull. Siam Soc. 48 (1): 117–143.
- Barroso G.M. 1975. *Baccharidiopsis* — um gênero novo da subtribo Baccharidinae Hoffmann (tribo Astereae). — Sellowia. 27 (26): 95–101.
- Bobrov A.V., Melikian A.P., Romanov M.S. 2009. Morphogenesis of fruits of Magnoliophyta. Moscow. 400 p. (In Russ.).
- Brizicky G.K. 1965. The genera of Vitaceae in the south-eastern United States. — J. Arnold Arbor. 46 (1): 48–67.
- Castillo R.F. del, Argueta S.T. 2009. Reproductive implications of combined and separate sexes in a trioecious population of *Opuntia robusta* (Cactaceae). — Am. J. Bot. 96 (6): 1148–1158. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800301>
- Cook C.D.K., Symoens J.-J., Urmí-König K. 1984. A revision of the genus *Ottelia* (Hydrocharitaceae) I. Generic considerations. — Aquatic Bot. 18 (3): 263–274. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(84\)90068-8](https://doi.org/10.1016/0304-3770(84)90068-8)
- Cruden R.W., Lloyd R.M. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? — Am. J. Bot. 82 (6): 816–825. <https://doi.org/10.2307/2445622>
- Cutter A.D. 2005. Mutation and the experimental evolution of outcrossing in *Caenorhabditis elegans*. — J. Evol. Biol. 18 (1): 27–34. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00804.x>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Demissew S. 1985. The genus *Maytenus* (Celastraceae) in NE tropical Africa and tropical Arabia. — Acta Universitatis Upsaliensis. Symbolae botanicae Upsalienses. 25 (2): 1–101.
- Demyanova E.I. 2011. The Spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- And Trans-Urals). — Bot. Zhurn. 96 (10): 1297–1315 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1234567811100016>
- Ehlers B.K., Bataillon T. 2007. “Inconstant males” and the maintenance of labile sex expression in subdioecious plants. — New Phytol. 174 (1): 194–211. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.01975.x>
- Elumeev E.A. 1978. Opening and blooming of flowers *Eleutherococcus senticosus* (Araliaceae). — Bot. Zhurn. 63 (1): 52–59 (In Russ.).
- Engler A., Krause K. 1935. Loranthaceae. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Vol. 16b. Leipzig. P. 98–203.
- FitzJohn R.G., Pennell M.W., Zanne A.E., Stevens P.F., Tank D.C., Cornwell W.K. 2014. How much of the world is woody? — J. Ecol. 102 (5): 1266–1272. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12260>
- Fleming T.H. 1991. Fruiting plant–frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. — In: Plant–animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. New York. P. 119–144.
- Fleming T.H., Maurice S., Buchmann S.L., Tuttle M.D. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). — Am. J. Bot. 81 (7): 858–867. <https://doi.org/10.2307/2445767>
- Fleming T.H., Maurice S., Hamrick J.L. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). — Evol. Ecol. 12 (3): 279–289. <https://doi.org/10.1023/a:1006548132606>
- Fox J. 1985. Incidence of dioecy in relation to growth form, pollination and dispersal. — Oecologia. 67 (2): 244–249. <https://doi.org/10.1007/BF00384293>
- French K. 1991. Characteristics and abundance of vertebrate-dispersed fruits in temperate wet sclerophyll forest in southeastern Australia. — Aust. J. Ecol. 16 (1): 1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1991.tb01476.x>

- Frodin D.G. 2001. Guide to standard floras of the world. An annotated, geographically arranged systematic bibliography of the principal floras, enumerations, checklists and chorological atlases of different areas. Cambridge University Press, Cambridge. 1126 p.
- Giussani L.M., Gillespie L.J., Scataglini M.A., Negritto M.A., Anton A.M., Soreng R.J. 2016. Breeding system diversification and evolution in American *Poa* supersect. *Homalopoa* (Poaceae: Poaceae: Poinae). — *Ann. Bot.* 2016. 118 (2): 281–303. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw108>
- Gleiser G., Verdú M. 2005. Repeated evolution of dioecy from androdioecy in *Acer*. — *New Phytol.* 165 (2): 633–640. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01242.x>
- Glick L., Sabath N., Ashman T.-L., Goldberg E., Mayrose I. 2016. Polyploidy and sexual system in angiosperms: Is there an association? — *Am. J. Bot.* 103 (7): 1223–1235. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500424>
- Godin V.N. 2002. Sexual structure of coenopopulations of *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz in natural conditions of Mountain Altai. — *Bot. Zhurn.* 87 (9): 92–98 (In Russ.).
- Godin V.N. 2004. Biological characters of *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) pollen in the context of sex differentiation. — *Bot. Zhurn.* 89 (4): 631–638 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S000681360404009X>
- Godin V.N. 2007. Sex differentiation in plants. Terms and notions. — *Zhurn. Obshch. Biol.* 68 (2): 98–108 (In Russ.).
- Godin V.N. 2008. Sexual structure of *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) coenopopulations in the Altay-Sayan Mountain region. — *Bot. Zhurn.* 93 (9): 1423–1444 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1234567808090073>
- 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. — *Bot. Zhurn.* 104 (5): 669–683 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 105 (3): 236–252 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Godley E.J. 1955. Breeding systems in New Zealand Plants. I. *Fuchsia*. — *Ann. Bot.* 19 (4): 549–559. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083446>
- Gschwend A.R., Wai C.M., Zee F., Arumuganathan A.K., Ming R. 2012. Genome size variation among sex types in dioecious and trioecious Caricaceae species. — *Euphytica*. 189 (3): 461–469. <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0815-9>
- Hummer K.E. 2012. A new species of *Fragaria* (Rosaceae) from Oregon. — *J. Bot. Res. Institute Texas*. 6 (1): 9–15.
- Ishmuratova M.M. 2002. *Rhodiola iremelica* (Crassulaceae) in the Southern Urals. — *Bot. Zhurn.* 87 (5): 38–50 (In Russ.).
- Joseph K.S., Murthy H.N. 2015. Sexual system of *Garcinia indica* Choisy: geographic variation in trioecy and sexual dimorphism in floral traits. — *Plant Syst. Evol.* 301 (3): 1065–1071. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1120-y>
- Kaliszewicz A. 2011. Interference of asexual and sexual reproduction in the green hydra. — *Ecol. Res.* 26 (1): 147–152. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0771-6>
- Kier G., Mutke J., Dinerstein E., Ricketts T.H., Küper W., Krefth H., Barthlott W. 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. — *J. Biogeogr.* 32 (7): 1107–1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01272.x>
- Klackenberg J. 1983. The holarctic complex *Potentilla fruticosa* (Rosaceae). — *Nord. J. Bot.* 3 (2): 181–191. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1983.tb01061.x>
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Knuth P. 1899. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. II. T. II. Leipzig. 705 S.
- Knuth P. 1904. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. III. T. I. Leipzig. 570 S.
- Kutschker A. 2011. Revisión del género *Valeriana* (Valerianaceae) en Sudamérica austral. — *Gayana Bot.* 68 (2): 244–296. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432011000200016>
- Ladley J.J., Kelly D., Robertson A.W. 1997. Explosive flowering, nectar production, breeding systems, and pollinators of New Zealand mistletoes (Loranthaceae). — *N. Z. J. Bot.* 35 (3): 345–360. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1997.10410160>
- Linnaeus C. 1735. *Systema naturae, sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, et species*. Lugduni Batavorum. 12 p.
- Liston A., Cronn R., Ashman T. 2014. *Fragaria*: A genus with deep historical roots and ripe for evolutionary and ecological insights. — *Am. J. Bot.* 101 (10): 1686–1699. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400140>
- Loock E.E.M. 1940. The carob or locust tree (*Ceratonia siliqua* L.). — *J. S. African For. Ass.* 4 (1): 78–80. <https://doi.org/10.1080/03759873.1940.9630981>
- Maurice S., Belhassen E., Couvet D., Gouyon P. 1994. Evolution of dioecy: can nuclear-cytoplasmic interactions select for maleness? — *Heredity*. 73 (4): 346–354. <https://doi.org/10.1038/hdy.1994.181>
- Maurice S., Fleming T. 1995. The effect of pollen limitation on plant reproductive systems and the maintenance of sexual polymorphisms. — *Oikos*. 74 (1): 55–60. <https://doi.org/10.2307/3545674>
- Mirski P., Brzosko E. 2015. Are hermaphrodites better adapted to the colonization process in trioecious populations of *Salix myrsinifolia*? — *Acta Soc. Bot. Poloniae*. 84 (2): 167–175. <https://doi.org/10.5586/asbp.2015.013>
- Morris W.F., Doak D.F. 1998. Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices. — *Am. J. Bot.* 85 (6): 784–793. <https://doi.org/10.2307/2446413>

- Neefus C.D., Mathieson A.C., Bray T.L., Yarish C. 2008. The distribution, morphology, and ecology of three introduced asiatic species of *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) in the northwestern Atlantic. — *J. Phycology*. 44 (6): 1399–1414.  
<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00607.x>
- Nianhe X., Gilbert M.G. 2003. Santalaceae. — In: *Flora of China*. Vol. 5. P. 208–219.
- Norman E.M. 2000. Buddlejaceae. — In: *Flora Neotropica Monograph*. Vol. 81. New York. 224 p.
- Novara L. 2008. Valerianaceae. — In: *Aportes Botanicos de Salta – Serie Flora*. 8 (8): 1–22.
- Ollerton J., Johnson S., Hingston A. 2006. Geographical variation in diversity and specificity of pollination systems. — In: *Plant – pollinator interactions: from specialization to generalization*. Univ. Chicago Press. P. 283–308.
- Ollerton J., Winfree R., Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? — *Oikos*. 120 (3): 321–326.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Palaci C.A. 1997. A systematic revision of the genus *Catopsis* (Bromeliaceae): PhD thesis. University of Wyoming. Laramie. USA. 245 p.
- Perrier de la Bathie H. 1946. Anacardiaceae. — In: *Flore de Madagascar et des Comores*. Tananarive. P. 1–85.
- Perry L.E., Pannell J.R., Dorken M.E. 2012. Two's company, three's a crowd: experimental evaluation of the evolutionary maintenance of trioecy in *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae). — *Plos One*. 7 (4): e35597.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035597>
- Pervukhina N.V. 1979. Perianth of Angiosperms. Leningrad. 111 p. (In Russ.).
- Quisumbing E. 1930. Philippine Piperaceae. — *Philippine J. Sci.* 43 (1): 1–246.
- Raunkiaer C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford. 632 p.
- Rebman J.P. 2003. The genus *Echinocereus* in Lower California, Mexico – taxonomy, rarity and reproductive biology. — *Cact. Succ. J. Am.* 75: 194–196.
- Rejmánek M. 2015. Invasion of *Rubus praecox* (Rosaceae) is promoted by the native tree *Aristotelia chilensis* (Elaeocarpaceae) due to seed dispersal facilitation. — *Gayana Bot.* 72 (1): 27–33.  
<https://doi.org/10.4067/S0717-66432015000100004>
- Renner S.S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. — *Am. J. Bot.* 101 (10): 1588–1596.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.1400196>
- Richards A.J. 1997. *Plant Breeding Systems*. Springer. 529 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3043-9>
- Rosado A., Vera-Velez R., Cota-Sanchez J.H. 2018. Floral morphology and reproductive biology in selected maple (*Acer* L.) species (Sapindaceae). — *Brazil. J. Bot.* 41 (2): 361–374.  
<https://doi.org/10.1007/s40415-018-0452-1>
- Rübsamen-Weustenfeld T. 1991. Morphologische, embryologische und systematische Untersuchungen an Triuridaceae. — *Bibl. Bot.* 140: 1–113.
- Serebryakov I.G. 1962. *Ecological Morphology of Plants*. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Shamsutdinova E.Z. 2016. Biology of flowering, diversity of sexual types and seed production in *Salsola orientalis* S.G. Gmel – *Agricult. Biol.* 51 (6): 951–960 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.6.951rus>
- Silva C.A., Oliva M.A., Vieira M.F., Fernandes G.W. 2008. Trioecy in *Coccoloba cereifera* Schwacke (Polygonaceae), a narrow endemic and threatened tropical species. — *Braz. Arch. Biol. Technol.* 51 (5): 1003–1010.  
<https://doi.org/10.1590/S1516-89132008000500017>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 4th edition. New York. 937 p.
- Soreng R., Peterson P.M. 2012. Revision of *Poa* L. (Poaceae, Pooideae, Poeae, Poinae) in Mexico: new records, re-evaluation of *P. ruprechtii*, and two new species, *P. palmeri* and *P. wendtii*. — *PhytoKeys*. 15 (15): 1–104.  
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.15.3084>
- Soriano A.M., Salazar G.A., Dávila P.D. 2007. Phylogenetic relationships in *Zeugites* (Poaceae: Centothecoideae) inferred from plastid and nuclear DNA sequences and morphology. — *Syst. Bot.* 32 (4): 722–730.  
<https://doi.org/10.1043/06-75.1>
- Staudt G. 1967. Die Genetik und Evolution der Heterözie in der Gattung *Fragaria*. I. Untersuchungen an *Fragaria orientalis*. — *Z. Pflanzenzuchtung*. 58 (3): 245–277.
- Storey W.B. 1953. Genetics of papaya. — *J. Hered.* 44 (2): 70–78.  
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a106358>
- Sultangaziev O., Schueler S., Geburek T., 2010. Morphometric traits and sexual dimorphisms do not strongly differentiate populations of Zeravshan juniper (*Juniperus seravschanica* Kom.) in Kyrgyzstan. — *Flora*. 205 (8): 532–539.  
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.12.019>
- Takhtajan A.L. 1986. *The floristic regions of the world*. UC Press, Berkeley. 522 p.
- Tandon R., Shivanna K.R., Mohan Ram H.Y. 2010. Reproductive biology of some gum-producing Indian desert plants. — In: *Desert Plants*. Springer. P. 177–195.
- Tseng Y.-H., Hsieh C.-F., Hu J.-M. 2008. Incidences and ecological correlates of dioecious angiosperms in Taiwan and its outlying Orchid Island. — *Bot. Stud.* 49 (3): 261–276.
- Val'tsova O.V. 1953. To the biology of *Fraxinus excelsior* L. flowering. — *Byull. Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otd. Biol.* 58 (4): 61–75 (In Russ.).
- Vary L.B., Gillen D.L., Randrianjanahary M., Lowry II P.P., 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>

- Vitale J.J., Freeman D.C. 1986. Partial niche separation in *Spinacia oleracea* L.: an examination of reproductive allocation. — *Evolution*. 40 (2): 426–430.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1986.tb00484.x>
- Warfa A.M. 1988. *Cordia* (Boraginaceae) in NE Tropical Africa and Tropical Arabia. — *Acta Universitatis Upsaliensis*. Uppsala Universitet. 174. 78 p.
- Warming M.E. 1886. Sur la structure et le procédé présumé de pollination chez quelques fleurs groenlandaises. — *Res. Bull. de l'Académie royale des sciences et des lettres de Danemark*. P. 25–33.
- Weberling F., Stützel Th. 2006. Morphological and anatomical investigations of *Aretiastrum magellanicum* (Hombr. et Jacq.) Skottsbo. — *Wulfenia*. 13: 193–205.
- Willson M.F., Irvine A.K., Walsh N.G. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. — *Biotropica*. 21 (2): 133–147.  
<https://doi.org/10.2307/2388704>
- Xia F., Cheng F., Liu Z., Lin L., Wang H., Wang G. 2020. Sexual system and ecological links of flowering plants in Changbai Mountain. — *Russ. J. Ecol.* 51 (4): 345–350.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413620040062>
- Zenil-Ferguson R., Burleigh J.G., Freyman W.A., Igić B., Mayrose I., Goldberg E.E. 2019. Interaction among ploidy, breeding system and lineage diversification. — *New Phytol.* 224 (3): 1252–1265.  
<https://doi.org/10.1111/nph.16184>
- Yampolsky C., Yampolsky H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. — *Bibl. Genet.* 3: 1–62.