

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

© 2023 г. В. Н. Годин^{1,2,*}

¹Московский педагогический государственный университет
ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164, Россия

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

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

Поступила в редакцию 12.10.2022 г.

После доработки 23.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

Изучена гинодиэция у кистекорневого поликарпического растения *Ranunculus acris* L. в Московской области. Установлено, что *R. acris* образует три типа цветков, различающиеся степенью развития андроцея: обоеполые (с фертильными тычинками и плодolistиками), частично андростерильные (часть тычинок представлено стаминодиями, образующими стерильную пыльцу) и пестичные (крайняя степень редукции тычинок и полное отсутствие фертильной пыльцы). По изученным морфологическим параметрам эти цветки образуют размерный ряд от самых крупных обоеполых до наиболее мелких пестичных. Каждый тип цветка формируется на отдельных особях. В половом спектре 10 исследованных ценопопуляций доля особей с обоеполыми цветками варьирует от 43.9 до 53.0%, с частично андростерильными цветками – от 45.5 до 54.4%. Особи с пестичными цветками всегда встречаются крайне редко (1.5–2.0%). Выявлено, что за три года наблюдений (2020–2022) особи разных половых форм не меняли пол цветков, и половая структура ценопопуляций оставалась стабильной, без резких колебаний.

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

DOI: 10.31857/S0006813622120031, **EDN:** EHRWJK

Ranunculus L. – обширный род семейства Ranunculaceae, который насчитывает до 600 видов, встречающихся во всех географических зонах – от арктических тундр до пустынь и от низкогорий до альпийских поясов (Prantl, 1891; Tamura, 1993). Традиционно цветки его представителей характеризуют как обоеполые (Ovczinnikov, 1937; Benson, 1948). Тем не менее, у целого ряда лютиков выявлены разные формы половой дифференциации: гиномоноэция, гинодиэция, андромоноэция, андродиэция (Schulz, 1890; Knuth, 1898; Demyanova, 2011, 2013). Например, по данным Е.И. Демьяновой (Demyanova, 2011), в локальных флорах Урала доля видов этого рода с раздельнополыми цветками (андромоноэция и гинодиэция) составляет 18.8%. Предварительный подсчет участия лютиков с однополыми цветками во флоре Московской области (неопубликованные данные), с учетом заносных видов, показал, что для 9 видов из 21 (42.9%) характерны разные половые формы, из которых наиболее распространена гинодиэция. К сожалению, других сведений о представленности разных половых типов цветков у видов рода *Ranunculus* не обнаружено.

В качестве объекта исследования выбран *Ranunculus acris* L. (лютик едкий) – кистекорневое поликарпическое растение с эпигеогенным коротким корневищем, гемикриптофит (Rabotnov, Saurina, 1971). Это широко распространенный европейский мезофильный вид, свойственный лесной и лесостепной зонам (Jelenevsky, Derviz-Sokolova, 1981). Встречается в европейской части России, по всей Европе (за исключением Португалии, Сицилии, Швеции), на Кавказе, в Западной Сибири, в Средней, Северной и Южной Азии, в Северной Америке (Ovczinnikov, 1937; Tzvelev, 2001). Обитает в светлых лесах, на различных, особенно послелесных лугах (часто массивно), у дорог и в других антропогенно нарушенных местообитаниях, в лесостепной полосе чаще на лугах в долинах рек (Harper, 1957; Jelenevsky, Derviz-Sokolova, 1981).

У *R. acris* описаны разные половые формы на территории Англии и Германии (Whitelegge, 1878; Schulz, 1890; Knuth (1898; Parkin, 1929a, b; Marsden-Jones, Turrill, 1929a, b, 1935, 1952) и под Санкт-Петербургом (Sorokin, 1927): гиномоноэция, гинодиэция и диэция. Т. Whitelegge (1878)

впервые сообщает о наличии гинодиэзии у *R. acris*. Позднее А. Schulz (1890), а вслед за ним Р. Knuth (1898), цитируя работу Whitelegge, почему-то говорят о гиномоноэзии у этого вида. Скорее всего, это можно считать курьезной ошибкой, поскольку дальнейшие исследователи никогда больше не описывали такую форму половой дифференциации у *R. acris*. Детальное изучение морфологических особенностей, проведенное Е.М. Marsden-Jones и W.B. Turrill (1929a, b, 1935, 1952), выявило существование у *R. acris* в Англии непрерывного ряда цветков от “нормальных” обоеполых до чисто пестичных. Ими описано пять типов цветков: 1) обоеполые (с фертильными тычинками и плодолистиками); 2) обоеполые с фертильными плодолистиками, но со слегка редуцированными тычинками, образующими меньше фертильной пыльцы; 3) обоеполые с фертильными плодолистиками, но с редуцированными тычинками, дающими незначительное число фертильных пыльцевых зерен; 4) пестичные (с сильно редуцированными тычинками, без фертильной пыльцы, с функционирующими плодолистиками); 5) бесполое (без функционирующих тычинок и плодолистиков). Кроме того, Parkin (1929a, b) обнаружил тычиночные цветки, образующие обильную жизнеспособную пыльцу, но без функционирующих плодолистиков. Интересно отметить, что этот автор описал и существенные морфологические отличия тычиночных цветков: их лепестки очень узкие и в целом по внешнему виду напоминали цветки *Ranunculus ficaria* L. Насколько известно из литературы, это единственное упоминание о тычиночных цветках *R. acris*. В локальных флорах Урала Демьяновой (Demjanova, 2011) показано, что для *R. acris* характерна гинодиэзия. Следовательно, учитывая анализ литературных данных, скорее всего наиболее распространенным вариантом половой дифференциации (кроме гермафродитизма) у этого вида можно считать гинодиэзию. Однако, все авторы, описывавшие половой полиморфизм у *R. acris*, не определяли соотношение особей с разными типами цветков в популяциях, ограничиваясь лишь упоминанием о “редкости” или “большой редкости” женских особей. В связи с этим цель данной работы – изучение полового полиморфизма *Ranunculus acris* в Московской области и выявление полового спектра его популяций.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для изучения половой дифференциации цветков *R. acris* собран в 2021 г. в естественных условиях Московской области (ценопопуляция 1 – ЦП 1). Всего изучено по 100 цветков каждой половой формы. С отдельной особи проанализировано по 5 цветков. Всего в ЦП 1

изучено по 20 особей каждой половой формы. Морфология цветков описана согласно “Atlas...” (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L.P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветка измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 и 40 в зависимости от величины измеряемого органа. Произведены измерения следующих частей цветка: диаметр чашечки, длина и ширина чашелистиков, диаметр венчика, длина и ширина лепестков, число фертильных тычинок и/или стаминодиев, длина тычиночных нитей, длина и ширина пыльников фертильных тычинок и стаминодиев, число плодолистиков, длина и ширина завязи, длина рыльца.

Для определения качества пыльцы использован метод окрашивания ацетокармином. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все пыльники из цветка. Препарат изучен под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16×10. Подсчет пыльцевых зерен проведен в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пыльцевых зерен. Всего изучена пыльца 100 обоеполых и 100 частично андростерильных цветков 20 особей разного пола. Определение размеров пыльцевых зерен осуществлено на тех же препаратах. Измерение проведено с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40. Изучена пыльца по двум признакам: экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены пределы его варьирования (min-max), среднее значение (M) и ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t-критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

С 2020 по 2022 г. изучена половая структура 10 ценопопуляций (ЦП) *R. acris* в разных растительных сообществах на территории Московской области.

ЦП 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Таволгово-разнотравный луг. Общее проективное покрытие (ОПП) – 95%, проективное покрытие вида (ППВ) – 5%. Доминанты: *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Carex cespitosa* L., *Galium uliginosum* L., *Myosotis palustris* (L.) Hill, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch.

ЦП 2. МО, Истринский р-н, окр. г. п. Нахабино. Разреженный ельник с таволгово-разнотравным травостоем. ОПП – 75%, ППВ – 2%. Доминанты: *Picea abies* (L.) Karst., *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa*, *Rubus saxatilis* L., *Fragaria vesca* L.

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

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
1	2	3	4	5
Диаметр чашечки, мм Calyx diameter, mm	b	10–16	12.4 ± 0.9	1.014*
	ms	9–14	11.2 ± 0.8	4.102**
	p	8–9	8.6 ± 0.2	3.250***
Длина чашелистиков, мм Sepal length, mm	b	4.7–6.0	5.3 ± 0.21	0.608
	ms	4.5–5.8	5.1 ± 0.18	7.111
	p	3.7–3.9	3.8 ± 0.02	7.158
Ширина чашелистиков, мм Sepal width, mm	b	2.9–3.8	3.3 ± 0.2	0.357
	ms	2.8–3.7	3.2 ± 0.2	4.577
	p	2.2–2.5	2.3 ± 0.1	5.204
Диаметр венчика, мм Corolla diameter, mm	b	15–22	18.6 ± 1.3	0.710
	ms	14–20	17.4 ± 1.1	5.019
	p	10–13	11.4 ± 0.6	4.841
Длина лепестков, мм Petal length, mm	b	8.0–11.4	9.2 ± 0.6	0.691
	ms	7.4–9.7	8.7 ± 0.5	4.944
	p	5.5–6.6	6.0 ± 0.2	5.232
Ширина лепестков, мм Petal width, mm	b	7.2–9.8	8.1 ± 0.4	1.089
	ms	7.0–8.8	7.6 ± 0.3	5.256
	p	4.6–4.9	4.8 ± 0.1	9.393
Число фертильных тычинок, шт. Number of fertile stamens, pcs.	b	40–80	63.2 ± 3.7	6.606
	ms	12–37	24.0 ± 4.6	
Число стаминодиев, шт. Number of staminodes, pcs.	ms	28–40	30.4 ± 3.9	7.574
	p	36–78	62.2 ± 3.9	
Длина тычиночных нитей, мм Length of filaments, mm	b	1.4–2.2	1.8 ± 0.2	0.599
	ms	1.3–2.1	1.7 ± 0.2	8.171
	p	0.1–0.2	0.2 ± 0.1	9.808
Длина пыльников фертильных тычинок, мм Length of anthers of fertile stamens, mm	b	1.27–1.32	1.29 ± 0.01	1.348
	ms	1.25–1.30	1.27 ± 0.01	
Ширина пыльников фертильных тычинок, мм Width of anthers of fertile stamens, mm	b	0.79–1.10	0.91 ± 0.05	0.631
	ms	0.75–1.00	0.87 ± 0.04	
Длина пыльников стаминодиев, мм Length of staminode anthers, mm	ms	1.35–1.45	1.40 ± 0.02	47.361
	p	0.30–0.35	0.32 ± 0.01	
Ширина пыльников стаминодиев, мм Width of staminode anthers, mm	ms	0.85–0.95	0.89 ± 0.02	33.000
	p	0.20–0.25	0.23 ± 0.01	
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, mkm	b	24.0–30.2	27.8 ± 0.6	0.471
	ms	23.8–30.0	27.4 ± 0.6	
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b	93.1–99.3	97.6 ± 1.2	0.452
	ms	92.3–98.4	96.8 ± 1.3	
Число плодолистиков, шт. Number of carpels, pcs.	b	25–50	41.3 ± 3.5	0.097
	ms	24–52	40.8 ± 3.8	0.157
	p	28–54	42.1 ± 3.7	0.245

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
1	2	3	4	5
Длина завязи, мм Length of ovary, mm	b	1.2–1.4	1.28 ± 0.03	0.899
	ms	1.1–1.3	1.24 ± 0.03	12.838
	p	0.8–0.9	0.87 ± 0.01	10.681
Ширина завязи, мм Width of ovary, mm	b	0.8–1.1	0.85 ± 0.05	0.700
	ms	0.7–1.0	0.80 ± 0.05	4.298
	p	0.6–0.7	0.63 ± 0.01	3.260
Длина рыльца, мм Stigma length, mm	b	0.21–0.30	0.25 ± 0.01	1.217
	ms	0.20–0.28	0.23 ± 0.01	7.455
	p	0.15–0.18	0.17 ± 0.01	4.596

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

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

ЦП 3. МО, Истринский р-н, окр. г. п. Нахабино. Ельник лещиновый. ОПП – 65%, ППВ – 1%. Доминанты: *Picea abies*, *Corylus avellana* L., *Oxalis acetosella* L., *Fragaria vesca*, *Rubus saxatilis*, *Galeobdolon luteum* Huds., *Stellaria holostea* L.

ЦП 4. МО, Истринский р-н, окр. ст. Аникеевка. Костянично-вейниковый ельник. ОПП – 70%, ППВ – 2%. Доминанты: *Picea abies*, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Rubus saxatilis*, *Convallaria majalis* L., *Peridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Oxalis acetosella*, *Solidago virgaurea* L., *Paris quadrifolia* L.

ЦП 5. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Заросли с преобладанием *Salix myrsinifolia*. ОПП – 60%, ППВ – 3%. Доминанты: *Salix cinerea* L., *S. pentandra* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Geum rivale* L., *Angelica sylvestris* L., *Viola palustris* L., *Geranium palustre* L. и *Ranunculus acris*.

ЦП 6. МО, Истринский р-н, окр. г. п. Нахабино. Лесной суходольный разнотравно-злаковый луг. ОПП – 90%, ППВ – 5%. Доминанты: *Alopecurus pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds., *Fragaria viridis* Duch., *Vicia cracca* L., *Galium verum* L.

ЦП 7. МО, городской округ Подольск, окр. с. Александровка. Остепненный суходольный разнотравно-злаковый луг. ОПП – 95%, ППВ – 2%. Доминанты: *Dactylis glomerata*, *Elymus caninus* (L.) L., *Phleum pratense* L., *Galium verum*, *Artemisia vulgaris* L., *Vicia cracca*.

ЦП 8. МО, городской округ Домодедово, окр. ст. Ленинская. Остепненный суходольный злако-

во-разнотравный луг. ОПП – 98%, ППВ – 3%. Доминанты: *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Fragaria viridis*, *Vicia cracca*, *Galium verum*.

ЦП 9. МО, Одинцовский р-н, окр. с. Успенское. Разнотравно-злаковый полидоминантный остепненный луг. ОПП – 95%, ППВ – 1.5%. Доминанты: *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Medicago falcata* L., *Fragaria viridis*, *Vicia sepium* (L.) Moench.

ЦП 10. МО, Рузский р-н, окр. д. Дубки. Лесной суходольный разнотравно-злаковый луг. ОПП – 90%, ППВ – 1%. Доминанты: *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Fragaria viridis*, *Trifolium pratense* L., *Vicia cracca*, *Galium verum*.

В исследованных ЦП регулярным способом на трансектах закладывались учетные площадки размером 1.0 × 1.0 м. Общая площадь трансекты составляла от 10 до 60 м², что зависело от численности особей изучаемого вида. В качестве счетной единицы использована особь. На трансекте проанализированы все встречающиеся генеративные особи *R. acris* во время массового цветения вида и определен их половой статус. В каждой ЦП изучено от 100 до 500 особей генеративного периода.

Для выявления флуктуаций половой структуры в двух ЦП (№ 1, 5) проведен анализ полового спектра в течение трех лет. Кроме того, поставлен опыт по выявлению возможности смены половой дифференциации цветков у особей разных половых форм. Для этого в ЦП 1 в 2020 г. этикетированы по пять особей разных половых форм и в даль-

Таблица 2. Половой спектр ценопопуляций *Ranunculus acris* в Московской области
Table 2. Sex ratio in populations of *Ranunculus acris* in Moscow region

№ ЦП Number of populations	Число особей, шт. Number of individuals	Соотношение особей (в %) с Sex ratio of plants with, %		
		обоеполыми цветками perfect flowers	частично андростериль- ными цветками partially male-sterile flowers	пестичными цветками pistillate flowers
1	500	47.8 ± 2.2	50.4 ± 2.2	1.8 ± 0.6
2	344	52.0 ± 2.7	46.5 ± 2.7	1.5 ± 0.6
3	384	48.1 ± 2.5	50.3 ± 2.6	1.6 ± 0.6
4	347	47.0 ± 2.7	51.3 ± 2.7	1.7 ± 0.7
5	334	50.6 ± 2.7	47.6 ± 2.7	1.8 ± 0.7
6	132	53.0 ± 4.3	45.5 ± 4.3	1.5 ± 1.1
7	180	43.9 ± 3.7	54.4 ± 3.7	1.7 ± 0.9
8	177	46.3 ± 3.7	52.0 ± 3.8	1.7 ± 0.9
9	197	47.2 ± 3.6	50.8 ± 3.6	2.0 ± 1.0
10	202	49.5 ± 3.5	49.0 ± 3.5	1.5 ± 0.8

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

Note. M – mean value; m – mean error.

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

Год Year	Число особей Number of individuals	Соотношение особей с, % Sex ratio of plants with, %			G	P
		обоеполыми цветками perfect flowers	частично андростериль- ными цветками partially male-sterile flowers	пестичными цветками pistillate flowers		
ЦП 1/Population 1						
2020	479	48.2 ± 2.3	50.1 ± 2.3	1.7 ± 0.6	0.059	0.971
2021	500	47.8 ± 2.2	50.4 ± 2.2	1.8 ± 0.6		
2022	472	47.8 ± 2.3	50.4 ± 2.3	1.8 ± 0.6		
ЦП 5/Population 5						
2020	353	50.4 ± 2.7	47.6 ± 2.7	2.0 ± 0.7	0.073	0.964
2021	334	50.6 ± 2.7	47.6 ± 2.7	1.8 ± 0.7		
2022	291	50.9 ± 2.9	47.4 ± 2.9	1.7 ± 0.8		

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

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

нейшем каждый год проанализирован их тип цветков.

Оценка частот половых фенотипов проведена с учетом рекомендаций R.R. Sokal и F.J. Rohlf (2012). Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот половых фенотипов в ЦП использован критерий G . Величина G распределена как хи-квадрат, а число степеней свободы

вычисляется по формуле $df = (k - 1) \times (m - 1)$, где k – число сравниваемых ЦП; m – число фенотипов. Результаты вычислений представлены в табл. 2 и 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение половой дифференциации *Ranunculus acris* показало, что этот вид образует три типа

цветков: обоеполые, частично андростерильные и пестичные.

Обоеполые цветки. Цветки гемициклические, с двойным околоцветником, гетеромерные: как правило, пентамерные в чашечке и венчике, полимерные в андроцее и гинеце. Цветоложе сильно выпуклое, голое. Чашечка обычно из 5 свободных желто-зеленых яйцевидных чашелистиков, горизонтально распростертых, опушенных прижатыми простыми светлыми одноклеточными волосками. Почкосложение элементов чашечки и венчика варьирует. Наиболее распространенный вариант – пятерное полуприкрывающее, когда из пяти членов чашечки и венчика два наружных свободны, у третьего прикрыт один край, а у четвертого и пятого прикрыты оба края. Венчик из 5 (иногда из 6) широко обратнойцевидных, золотисто-желтых лепестков, в основании с нектарной ямкой, прикрытой чешуйкой. Над ямкой расположено более светлое пятно – указатель нектара. Лепестки сверху глянцевого, снизу матовые. Как показал Н. Kugler (1970), глянец обусловлен маслянистыми каплями в клетках верхнего эпидермиса и блестящим тапетумом, действующим как отражатель.

Андроцей полимерный. Тычинки свободные, расположены по спирали, прикреплены основанием к цветоложу, дуговидно изогнуты к вертикальной оси цветка, почти равные (наружные немного длиннее внутренних), короче венчика, все фертильные. Пыльники 4-гнездные, овальные, желтые, сидячие, неподвижные, верхушечные, равные у всех тычинок, вскрываются экстрорзно продольной щелью. Тычиночные нити незначительно кверху утолщающиеся, длинные, тонкие, связники довольно тонкие в сравнении с пыльниками. Пыльцевые зерна 3-бороздные, 2-клеточные, сфероидальные, желтые, образуются в большом числе. Фертильность пыльцы высокая (от 93.1 до 99.3%).

Гинецей полимерный, апокарпный. Плодолистики расположены по спирали, мелкие с очень коротким, почти прямым, тупым, сдвинутым носиком (стилодий). Завязи в очертании округло-треугольные, сплюснутые. Рыльца низбегающие по брюшному шву, при созревании покрыты сочками, имеющими маслянистый блеск.

Частично андростерильные цветки. Различий в строении околоцветника, андроцея и гинецея между обоеполыми и частично андростерильными цветками не выявлено. Однако последние отличаются наличием в составе андроцея стаминодиев – видоизмененных тычинок, которые образуют немногочисленные, полностью стерильные пыльцевые зерна. По внешнему виду даже в полевых условиях достаточно легко отличить фертильные и стерильные тычинки по следующим признакам. 1. Стерильные тычинки занимают пе-

риферическое положение в андроцее, в то время как фертильные тычинки расположены во внутренних витках спирали. 2. Пыльники стаминодиев светло-желтого цвета, а пыльники фертильных тычинок – ярко-желтые. 3. Пыльники стаминодиев линейной формы, с хорошо выраженным, более широким связником, более длинные, чем пыльники фертильных тычинок, имеющие овальную форму и довольно тонкий связник.

Сравнение размерных показателей обоеполых и частично андростерильных цветков показывает следующее (табл. 1). Обоеполые цветки и их составные части, как правило, больше, чем у андростерильных, однако различия статистически недостоверны. Другими словами, только по размерам венчика отличить эти два типа цветков в полевых условиях невозможно. Исключение составляет только один признак – число фертильных тычинок, которых всегда достоверно больше в обоеполых цветках, чем в андростерильных.

Пестичные цветки. В околоцветнике и гинецее не выявлено структурных различий между обоеполыми, частично андростерильными и пестичными цветками. В пестичных цветках наблюдается крайняя редукция тычинок, которые почти незаметные, расположены по периферии гинецея. Пестичные цветки по размерам всех исследованных признаков статистически меньше, чем аналогичные параметры обоеполых и андростерильных цветков (табл. 1). Исключение составляет только один признак – число плодolistиков, по которому все три типа цветков достоверно не различаются.

Половая структура ценопопуляций. Изучение характера распределения обоеполых, частично андростерильных и пестичных цветков у *R. acris* показало, что каждый тип цветка характерен строго для отдельной особи. Следовательно, *R. acris* – гинодиэцичный вид, поскольку с функциональной точки зрения частично андростерильные цветки с функционирующими тычинками и плодolistиками выполняют роль обоеполых. Однако, в ценопопуляциях отмечается разная частота встречаемости этих трех типов особей (табл. 2). Как показали проведенные исследования (табл. 2), в половом спектре ценопопуляций *R. acris* примерно с одинаковой и высокой частотой встречаются особи, образующие обоеполые (от 43.9 до 53.0%) и частично андростерильные цветки (от 45.5 до 54.4%). Напротив, особи с пестичными цветками крайне редки (их доля варьирует от 1.5 до 2.0%).

Этикетированные особи с разными типами цветков за трехлетний период наблюдений не показали смены пола своих цветков. У особей *R. acris* разных половых форм не зарегистрировано ни одного случая появления цветков противополож-

ного пола, и смены, хотя бы частичной, половой дифференциации у них не отмечено.

Соотношение особей с разными типами цветков в пределах двух отдельных ЦП (№ 1 и 5) не претерпело заметных изменений во времени ($G = 0.059-0.073$ при $P > 0.964$) (табл. 3). Половая структура ЦП *R. acris* достаточно стабильна и может служить одним из маркеров, характеризующих данный вид на популяционном уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что *Ranunculus acris* в Московской области обладает половым полиморфизмом в форме гинодиэтии, а также широким размахом варьирования счетных и мерных показателей частей цветков. Такая высокая изменчивость признаков характерна как для вегетативных органов данного вида (Efimik, Polina, 2005), так и для генеративных, что описано ранее в литературе другими исследователями в основном на территории Великобритании. Например, по сведениям O.V.S. Heath и B. Orchard (1957) число лепестков у *R. acris* варьировало от 4 до 30. Согласно данным E.J. Salisbury (1919) отмечено разнообразие числа всех структурных элементов цветка: чашелистиков (от 5 до 12), лепестков (от 5 до 13), тычинок (от 44 до 167) и плодолистиков (от 14 до 83). Кроме того, варьирование характера почкосложения элементов венчика у этого вида подробно описал L.A.M. Riley (1923), показавший наличие четырех разных типов листосмыкания лепестков, которые могут одновременно встречаться даже в пределах одной особи.

Несмотря на широкий диапазон изменчивости как счетных, так и мерных показателей цветков *R. acris*, тем не менее четко выделяются три типа цветков – обоеполые, частично андростерильные и пестичные – различающиеся степенью развития андроцея и размером структурных элементов. Если для ряда семейств цветковых растений, для которых характерна гинодиэтия, многочисленными исследованиями (Delph et al., 1996; Demyanova, 1981, 2017, 2019; Godin, 2009, 2018; Oak et al., 2018; Godin, Akhmetgarieva, 2019; Kučera et al., 2021) показано существование двух размерных типов цветков – крупных обоеполых и мелких пестичных – то для сем. Ranunculaceae такие сведения единичны. По данным С.Н. Andreas (1954), *Ranunculus ficaria* в Нидерландах представляет собой гинодиэтичный вид. У него, как и у *R. acris*, также отмечается широкий диапазон варьирования размерных показателей частей венчика, тем не менее лепестки пестичных цветков всегда короче и уже, чем обоеполых. По мнению Andreas (1954) редукцию андроцея в пестичных цветках *R. ficaria* можно рассматривать как приспособление, предохраняющее от малоэффективной автогамии и способствующее ксеногамии при актив-

ном посещении цветков разнообразными насекомыми-опылителями. Следовательно, для гинодиэтичных представителей сем. Ranunculaceae характерна такая же закономерность – формирование двух размерных стандартов цветков, что и для других семейств цветковых растений с женской двудомностью (Caruso et al., 2016; Godin, 2019, 2020).

В настоящее время имеются лишь ограниченные сведения о наличии полового полиморфизма у представителей рода *Ranunculus*. Обращает на себя внимание тот факт, что только у видов этого рода, встречающихся в Европе, выявлены разные половые формы (Schulz, 1890; Knuth, 1898), что, несомненно, связано с лучшей их изученностью. Однако, и в других географических регионах у лютиков отмечены тенденции изменения функционального пола особей. Например, у пяти видов с обоеполыми цветками (*Ranunculus muelleri* Benth., *R. dissectifolius* F. Muell. ex Benth., *R. graniticola* Melville, *R. millanii* F. Muell. и *R. niphophilus* B.G. Briggs) в альпийских высокогорьях Австралии С.М. Pickering и J.E. Ash (1993) выявлена внутрипопуляционная дифференциация особей на два типа: одни передавали своим потомкам гены преимущественно через спермии (пыльцевой родитель), а другие – через яйцеклетки (семенной родитель). Особи в популяциях изученных видов отличаются степенью выраженности отцовства и материнства, что можно рассматривать как начальную ступень половой дифференциации. Широкое географическое распространение, высокий полиморфизм качественных и количественных параметров вегетативных и генеративных органов, описанный у целого ряда представителей, позволяют предполагать существование разнообразных форм половой дифференциации и у других видов этого крупного рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ranunculus acris в Московской области образует три типа цветков: обоеполые (с функционирующими тычинками и плодолистиками), частично андростерильные (часть наружных тычинок представлена стаминодиями, формирующими стерильную пыльцу) и пестичные (тычинки сильно редуцированы до незаметных стаминодиев без пыльцевых зерен). Обоеполые цветки и их составные части, как правило, крупнее, чем у андростерильных, однако различия статистически недостоверны. Пестичные цветки по размерам всех исследованных признаков меньше, чем аналогичные параметры обоеполых и андростерильных цветков. *R. acris* относится к гинодиэтичным видам, поскольку каждый тип цветка формируется на отдельных особях. В половом спектре ценопопуляций преобладают особи с обоеполыми (от 43.9 до 53.0%) и с частично андростерильными (от

45.5 до 54.4%) цветками. За трехлетний период наблюдений особи разных половых форм не меняли пол цветков, а половая структура ценопопуляций оставалась стабильной без резких флюктуаций.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Andreas C.H. 1954. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. I. Introduction. — Reductional trends as a possible interpretation of flower types. — *Acta Bot. Neerlandica*. 3 (4): 446–453.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1954.tb00309.x>
- Benson L. 1948. A treatise on the North American *Ranunculi*. — *Am. Midl. Nat.* 40 (1): 1–264.
<https://doi.org/10.2307/2421547>
- Caruso C.M., Eisen K., Case A.L. 2016. An angiosperm-wide analysis of the correlates of gynodioecy. — *Int. J. Plant Sci.* 177(2): 115–121.
<https://doi.org/10.1086/684260>
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — *Amer. Nat.* 148 (2): 299–320.
<https://doi.org/10.1086/285926>
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 1981. Об особенностях распространения гинодиэзии в семействе Губоцветных. — *Биол. науки*. 9: 69–74.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). — *Бот. журн.* 96(10): 1297–1315.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2013. О половом полиморфизме некоторых андродиэцичных растений. — *Бот. журн.* 98 (9): 1139–1146.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2017. Антэкология и семенная продуктивность шалфея дубравного (*Salvia nemorosa* L.) при интродукции на Урале. — *Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология*. 2: 135–144.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2019. О половом полиморфизме в роде *Nepeta* L. — *Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология*. 1: 12–20.
<https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-1-12-20>
- [Efimik, Polina] Ефимик Е.Г., Полина Е.В. 2005. Особенности внутривидовой изменчивости некоторых видов рода *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae* Juss.). — *Вест. Перм. ун-та*. 6: 25–27.
- [Fedorov, Artyushenko] Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- [Godin] Годин В.Н. 2009. Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (*Lamiaceae*) в связи с половой дифференциацией. — *Бот. журн.* 94 (12): 1784–1790.
- [Godin] Годин В.Н. 2018. Гинодиэзия *Valeriana officinalis* (*Valerianaceae*) в Московской области. — *Бот. журн.* 103 (10): 1265–1279.
<https://doi.org/10.7868/S0006813618100058>
- [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэзии в системе APG IV. — *Бот. журн.* 104 (5): 345–356.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- [Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. — *Бот. журн.* 105(3): 236–252.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- [Godin, Akhmetgarieva] Годин В.Н., Ахметгариева Л.Р. 2019. Гинодиэзия *Ajuga reptans* (*Lamiaceae*) в Московской области. — *Бот. журн.* 104 (8): 1211–1227.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- Harper J.L. 1957. Biological flora of the British Isles: *Ranunculus acris* L. (*Ranunculus acer* auct. plur.). — *J. Ecol.* 45 (1): 289–314.
<https://doi.org/10.2307/2257092>
- Heath O.V.S., Orchard B. 1957. Variation in the number of buttercup petals. — *Nature*. 180 (4578): 179–180.
<https://doi.org/10.1038/180179b0>
- [Jelenevsky, Derviz-Sokolova] Еленевский А.Г., Дервиз-Соколова Т.Г. 1981. Ревизия лютиков (*Ranunculus* L., *Ranunculaceae*) цикла Акри Овчз. — *Новости сист. высш. раст.* 18: 177–190.
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Kučera J., Svitok M., Gbúrová Štubňová E., Mártonfiová L., Lafon Placette C., Slovák M. 2021. Eunuchs or females? Causes and consequences of gynodioecy on morphology, ploidy, and ecology of *Stellaria graminea* L. (*Caryophyllaceae*). — *Front. Plant Sci.* 12: 589093.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.589093>
- Kugler H. 1970. *Blütenökologie*. Jena. 345 S.
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1929a. Studies in *Ranunculus*. — *J. Genetics*. 21 (2): 169–181.
<https://doi.org/10.1007/BF02984205>
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1929b. Variations in sex expression in *Ranunculus*. — *Nature*. 123: 798–799.
<https://doi.org/10.1038/123798b0>
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1935. Studies in *Ranunculus*. III. Further experiments concerning sex in *Ranunculus acris*. — *J. Genetics*. 31 (3): 363–378.
<https://doi.org/10.1007/BF02982407>
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1952. Studies in *Ranunculus*. IV. Additional experiments with *Ranunculus bulbosus* and *R. acris*. — *J. Genetics*. 51 (1): 26–31.
<https://doi.org/10.1007/BF02986701>
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (*Rosaceae*). — *Plant Syst. Evol.* 304 (4): 473–484.
<https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4>
- [Ovczinnikov] Овчинников П.Н. 1937. Род *Ranunculus* L. — В кн.: *Флора СССР*. Т. 7. М., Л. С. 351–509.
- Parkin J. 1929a. Dioecism in *Ranunculus acris*. — *Nature*. 123 (3102): 568.
<https://doi.org/10.1038/123568b0>
- Parkin J. 1929b. Reduced flowers of *Ranunculus*. — *Nature*. 123 (3111): 911.
<https://doi.org/10.1038/123911a0>
- Pickering C.M., Ash J.E. 1993. Gender variation in hermaphrodite plants: evidence from five species of alpine

- Ranunculus*. — Oikos. 68 (3): 539–548.
<https://doi.org/10.2307/3544923>
- Prantl K. 1891. Ranunculaceae. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III(2). Leipzig. P. 43–66.
- [Rabotnov, Saurina] Работнов Т.А., Саурина Н.И. 1971. Численность и возрастной спектр некоторых ценологических популяций лютиков *Ranunculus acris* L. и *R. auricomus* L. — Бот. журн. 56 (4): 476–484.
- Riley L.A.M. 1923. Variable aestivation of *Ranunculus bulbosus* and *R. acer*. — J. Bot. 61: 209–212.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Salisbury E.J. 1919. Variation in *Eranthis hyemalis*, *Ficaria verna*, and other members of the Ranunculaceae with special reference to trimery and the origin of the perianth. — Ann. Bot. 33 (1): 47–79.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089702>
- Schulz A. 1890. Beitrage zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. — Bibliotheca Botanica. 3 (17): 1–224.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Sorokin H. 1927. Cytological and morphological investigations on gynodimorphic and normal forms of *Ranunculus acris* L. — Genetics. 12 (1): 59–83.
<https://doi.org/10.1093/genetics/12.1.59>
- Tamura M. 1993. Ranunculaceae. — In: The families and genera of vascular plants. II. P. 563–583. Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_67
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2001. Род Лютик — *Ranunculus* L. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 100–158.
- Whitelegge T. 1878. Gyno-Dioecious Plants. — Nature. 18 (466): 588.
<https://doi.org/10.1038/018588a0>

SEXUAL POLYMORPHISM OF *RANUNCULUS ACRIS* (RANUNCULACEAE) IN THE MOSCOW REGION

V. N. Godin^{a,b,#}

^aMoscow Pedagogical State University

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

^bCentral Siberian Botanical Garden SB RAS

Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

[#]e-mail: vn.godin@mpgu.su

The gynodioecy of the polycarpic *Ranunculus acris* L. was studied in the Moscow Region. This plant has three types of flowers that differ in androecium structure: perfect flowers (with fertile stamens and carpels), partially male-sterile ones (some of the stamens become staminodes to form sterile pollen), and pistillate ones (an extreme reduction of stamens and the complete absence of fertile pollen). These three types of flowers form a size gradient from the largest perfect to the smallest pistillate ones. Each flower type is formed on separate plants. The share of plants with perfect flowers in 10 studied coenopopulations varied from 43.9 to 53.0%, that of the plants with partially male-sterile flowers from 45.5 to 54.4%. Plants with pistillate flowers are extremely rare (1.5–2.0%). Over three years of observations (2020–2022), we found that the sexual forms of the plants did not change the sex of their flowers, and the sex ratio in the coenopopulations remained stable, without significant fluctuations.

Keywords: *Ranunculus acris*, gynodioecy, flower morphology, sex ratio, coenopopulation

ACKNOWLEDGEMENTS

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

REFERENCES

- Andreas C.H. 1954. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. I. Introduction. — reductional trends as a possible interpretation of flower types. — Acta Botanica Neerlandica. 3 (4): 446–453.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1954.tb00309.x>
- Benson L. 1948. A treatise on the North American Ranunculid. — Am. Midl. Nat. 40 (1): 1–264.
<https://doi.org/10.2307/2421547>
- Caruso C.M., Eisen K., Case A.L. 2016. An angiosperm-wide analysis of the correlates of gynodioecy. — Int. J. Plant Sci. 177 (2): 115–121.
<https://doi.org/10.1086/684260>
- Demyanova E.I. 1981. On the peculiarities of the distribution of gynodioecy in the family of Labiatae. — Biol. nauki. 9: 69–74 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2011. The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). — Bot. Zhurn. 96 (10): 1297–1315 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2013. On the sexual polymorphism of some androdioecious plants. — Bot. Zhurn. 98 (9): 1139–1146 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2017. Anthecology and seed production of *Salvia nemorosa* L. introduced in the Urals. — Bulletin of Perm University. Biology. 2: 135–144 (In Russ.).

- Demyanova E.I. 2019. Concerning sexual polymorphism in *Nepeta* L. — Bulletin of Perm University. Biology. 1: 12–20 (In Russ.). 10.17072/1994-9952-2019-1-12-20
- Efimik E.G., Polina E.V. 2005. The changeability within of some species of the genus buttercup (*Ranunculus* L., Ranunculaceae Juss.). — Bulletin of Perm University. Biology. 6: 25–27 (In Russ.).
- Fedorov Al.A., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Godin V.N. 2009. Flower morphology of *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) in the context of their sex differentiation. — Bot. Zhurn. 94 (12): 1784–1790 (In Russ.).
- Godin V.N. 2018. Gynodioecy in *Valeriana officinalis* (Valerianaceae) in Moscow region. — Bot. Zhurn. 103 (10): 1265–1279 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0006813618100058>
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — Bot. Zhurn. 104 (5): 345–356 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 105 (3): 236–252 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Godin V.N., Akhmetgarieva L.R. 2019. Gynodioecy of *Ajuga reptans* (Lamiaceae) in Moscow region. — Bot. Zhurn. 104 (8): 1211–1227 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- Harper J.L. 1957. Biological flora of the British Isles: *Ranunculus acris* L. (*Ranunculus acer* auct. plur.). — J. Ecol. 45 (1): 289–314. <https://doi.org/10.2307/2257092>
- Heath O.V.S., Orchard B. 1957. Variation in the number of buttercup petals. — Nature. 180 (4578): 179–180. <https://doi.org/10.1038/180179b0>
- Jelenevsky A.G., Derviz-Sokolova T.G. 1981. Revisio cyclo *Acri* Ovcz. generis *Ranunculus* L. (Ranunculaceae). — Novitates systematicae plantarum vascularium. 18: 177–190 (In Russ.).
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Kučera J., Svitok M., Gbúrová Štubňová E., Mártonfiová L., Lafon Placette C., Slovák M. 2021. Eunuchs or females? Causes and consequences of gynodioecy on morphology, ploidy, and ecology of *Stellaria graminea* L. (Caryophyllaceae). — Front. Plant Sci. 12:589093. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.589093>
- Kugler H. 1970. Blütenökologie. Jena. 345 S.
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1929a. Studies in *Ranunculus*. — J. Genetics. 21 (2): 169–181. <https://doi.org/10.1007/BF02984205>
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1929b. Variations in sex expression in *Ranunculus*. — Nature. 123: 798–799. <https://doi.org/10.1038/123798b0>
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1935. Studies in *Ranunculus*. III. Further experiments concerning sex in *Ranunculus acris*. — J. Genetics. 31 (3): 363–378. <https://doi.org/10.1007/BF02982407>
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1952. Studies in *Ranunculus*. IV. Additional experiments with *Ranunculus bulbosus* and *R. acris*. — J. Genetics. 51 (1): 26–31. <https://doi.org/10.1007/BF02986701>
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 304 (4): 473–484. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4>
- Ovczinnikov P.N. 1937. *Ranunculus*. — In: Flora URSS. Vol. 7. Moscow, Leningrad. P. 351–509 (In Russ.).
- Parkin J. 1929a. Dioecism in *Ranunculus acris*. — Nature. 123 (3102): 568. <https://doi.org/10.1038/123568b0>
- Parkin J. 1929b. Reduced flowers of *Ranunculus*. — Nature. 123 (3111): 911. <https://doi.org/10.1038/123911a0>
- Pickering C.M., Ash J.E. 1993. Gender variation in hermaphrodite plants: evidence from five species of alpine *Ranunculus*. — Oikos. 68 (3): 539–548. <https://doi.org/10.2307/3544923>
- Prantl K. 1891. Ranunculaceae. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III (2). Leipzig. P. 43–66.
- Rabotnov T.A., Saurina N.I. 1971. The density and the age composition of certain populations of *Ranunculus acris* L. and *R. auricomus* L. — Bot. Zhurn. 56 (4): 476–484 (In Russ.).
- Riley L.A.M. 1923. Variable aestivation of *Ranunculus bulbosus* and *R. acer*. — J. Bot. 61: 209–212.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Salisbury E.J. 1919. Variation in *Eranthis hyemalis*, *Ficaria verna*, and other members of the Ranunculaceae with special reference to trimery and the origin of the perianth. — Ann. Bot. 33 (1): 47–79. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089702>
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. — Bibliotheca Botanica. 3 (17): 1–224.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Sorokin H. 1927. Cytological and morphological investigations on gynodimorphic and normal forms of *Ranunculus acris* L. — Genetics. 12 (1): 59–83. <https://doi.org/10.1093/genetics/12.1.59>
- Tamura M. 1993. Ranunculaceae. — In: The families and genera of vascular plants. Springer. Vol. II. P. 563–583. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_67
- Tzvelev N.N. 2001. *Ranunculus* L. — In: Flora Europae Orientalis. Vol. 10. Petropoli. P. 100–158 (In Russ.).
- Whitelegge T. 1878. Gyno-Dioecious plants. — Nature. 18 (466): 588. <https://doi.org/10.1038/018588a0>