

ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ПОДКЛАССА *LAMIIDAE* В СИБИРИ. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В.Н. Годин

Московский педагогический государственный университет,
129164, Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5, e-mail: godinvn@yandex.ru

У 15.2 % (88 видов и подвидов) покрытосеменных растений подкласса *Lamiidae* в Сибири встречаются 4 формы половой дифференциации: моноэция, андромоноэция, гиномоноэция и гинодиэция, самая распространенная из них – гинодиэция (57 видов, 9.8 %). Из 19 семейств наиболее богаты видами с половой дифференциацией *Callitrichaceae*, *Hippuridaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*.

Ключевые слова: половая дифференциация, *Lamiidae*, Сибирь.

SEXUAL POLYMORPHISM IN *LAMIIDAE* IN SIBERIA. REVIEW PUBLICATIONS

V.N. Godin

Moscow State Pedagogical University,
129164, Moscow, Kibalchicha str., 6, build. 5, e-mail: godinvn@yandex.ru

In 15.2 % (88 species and subspecies) flower plants of subclass *Lamiidae* in Siberia have 4 forms of sexual differentiation: monoecy, andromonoecy, gynomonoecy and gynodioecy. The most frequent form of a sexual expression is gynodioecy (57 species, 9.8 %). From 19 families are richest with species with sexual differentiation *Callitrichaceae*, *Hippuridaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*.

Key words: sexual differentiation, *Lamiidae*, Siberia.

Впервые Ч. Дарвин (Darwin, 1877) описал явление гинодиэции (женской двудомности) в семействах *Lamiaceae*, *Boraginaceae*, *Plantaginaceae* и др. В дальнейшем список гинодиэцичных видов значительно пополнился, и были описаны другие формы половой дифференциации в этих семействах (Демьянова, 1981, 1985, 1990; Knuth, 1899, 1905; Yampolsky C., Yampolsky H., 1922; и др.). Однако мало что известно о приурочен-

ности разнообразных вариантов половой дифференциации к разным таксонам цветковых растений, о распространении их внутри отдельных семейств, особенно на территории Сибири. В связи с этим целью работы было выявление видов с половым полиморфизмом и анализ взаимосвязей половой дифференциации с биологическими и экологическими их особенностями на примере растений подкласса *Lamiidae* в Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

К подклассу *Lamiidae* в Сибири относятся 8 порядков, 19 семейств, 124 рода и 579 видов и подвидов (Конспект флоры Сибири, 2005). Список видов и подвидов для исследования основан на “Конспекте флоры Сибири” (2005) и “Флоре Сибири” (1996а,б, 1997, 2004). Для каждого вида и подвида указаны следующие характеристики: половая дифференциация, жизненная форма, вегетативная подвижность, тип ареала, поясно-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению. Жизненные формы, типы ареалов, поясно-зональные группы, экологическая приуроченность видов приведены по работам А.В. Куминовой (1960), Растительный покров Хакасии (1976), Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой (1984), Г.А. Пешковой (2001), Н.А. Секретаревой (2004),

А.Б. Безделева и Т.А. Безделевой (2006), А.Ю. Королюка (2006), Флора Салаирского кряжа (2007). Жизненные формы классифицированы по системе И.Г. Серебрякова (1962) и выделены соответственно: древесные, полудревесные растения, наземные (многолетние и однолетние) и водные травы. Для выявления особенностей структуры жизненных форм у видов крупных родов использованы работы Т.Н. Беляевой (1986), Г.Р. Денисовой (2008), Е.Б. Колеговой (2010) и Н.П. Савиных (2006). Выделены 5 типов ареалов (циркумполярные, евразийские, азиатско-американские, азиатские, геми- и эндемики) и 5 экологических групп растений по степени увлажнения (ксерофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты). Все виды и подвиды отнесены к 6 поя-

но-зональным группам: степные, лесостепные, борельные, высокогорные, арктические и гипарктические, азональные.

В приведенном ниже списке семейства, роды и виды внутри семейства расположены по алфавиту. Для каждого вида указана его половая дифференциация. Если вид характеризуется половым полиморфизмом, то приведены авторы, описавшие ту или иную форму половой дифференциации, а варианты половой дифференциации перечислены по степени уменьшения их встречаемости. Приняты следующие условные обозначения: М – моноэция, АМ – андромоноэция, ГМ – гиномоноэция, Д – диэция, ГД – гинодиэция, АД – андродиэция.

Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот видов с половой дифференциацией

использован критерий χ^2 (Животовский, 1991). Величина χ^2 вычисляется по формуле

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^m \frac{(n_{ij} - \tilde{n}_{ij})^2}{\tilde{n}_{ij}},$$

где \tilde{n}_{ij} – ожидаемые численности, определяемые как $\tilde{n}_{ij} = (N_i \cdot n_j) / N$ (здесь $N = N_1 + N_2 + \dots + N_k$, $n_j = n_{1j} + n_{2j} + \dots + n_{kj}$); k – общее число выборок, n_{ij} – численность фенотипа j в i -выборке; N_i – объем i -выборки; N – суммарная численность всех k -выборок; n_j – суммарная численность фенотипа j во всех k выборках. Число степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k - 1) \cdot (m - 1)$, где k – число сравниваемых выборок, а m – общее число разных фенотипов. Статистическая обработка материала проведена с помощью программы Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Boraginaceae. *Echium vulgare* L. [ГД] (Darwin, 1877), *Myosotis palustris* (L.) L. [ГД] (Knuth, 1899).

Callitrichaceae. *Callitriche hermaphroditica* L. (для *Callitriche autumnalis* L.) [М], *C. palustris* L. (для *Callitriche vernalis* W.D.J. Koch) [М], *C. stagnalis* Scop. [М] (Knuth, 1899), *C. subanceps* V. Petrov [М] (Рах, 1896).

Convolvulaceae. *Convolvulus arvensis* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1899).

Hippuridaceae. *Hippuris vulgaris* L. [ГД] (Loew, 1894).

Gentianaceae. *Dasystephana pneumonanthe* (L.) V. Zuev (для *Gentiana pneumonanthe* L.) [ГД] (Демьянова, 1985).

Lamiaceae. *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy [ГД, ГМ], *Betonica officinalis* L. [ГМ] (Knuth, 1899), *Clinopodium vulgare* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894), *Dracocephalum foetidum* Bunge [ГМ, ГД], *D. fruticosum* Steph. [ГМ, ГД], *D. grandiflorum* L. [ГМ, ГД], *D. imberbe* Bunge [ГМ, ГД] (Гуськова, 1987), *D. moldavica* L. [ГД] (Darwin, 1877), *D. nutans* L. [ГД] (Knuth, 1905), *D. origanoides* Steph. [ГД] (Гуськова, 1987), *D. peregrinum* L. [ГД] (Демьянова, 1985), *D. ruyschiana* L. [ГД] (Knuth, 1899), *D. thymiflorum* L. [ГД] (Демьянова, 1981), *Galeopsis ladanum* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894; Knuth, 1899), *G. tetrahit* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894; Knuth, 1899), *Glechoma hederacea* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894), *Hyssopus ambiguus* (Trautv.) Iljin (для *Hyssopus officinalis* L.) [ГД] (Darwin, 1877), *Lycopus europaeus* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894), *L. exaltatus* L. f. [ГД, ГМ] (Loew, 1894; Knuth, 1899), *Mentha aquatica* L. [ГМ, ГД], *M. arvensis* L. [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *M. canadensis* L. [ГД] (Макаров, 1964), *M. dahurica* Benth. [ГД] (Briquet, 1895), *M. longifolia* (L.) Huds. (для *Mentha sylvestris* L.) [ГМ, ГД] (Loew, 1894), *M. × piperita* L. [ГД, ГМ], *M. spicata* L. [ГМ, ГД] (Knuth, 1899), *Nepeta cataria* L. [ГМ, ГД] (Loew, 1894), *N. nuda* L. [ГМ, ГД] (Knuth, 1899), *N. sibirica* L. [ГД, ГМ] (Демьянова, 1981; Гуськова, 1987), *N. ucranica* L. [ГД] (Briquet, 1895), *Origanum*

vulgare L. [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *Panzerina lanata* (L.) Sojak s. str. [ГМ] (Гуськова, 1987), *Prunella vulgaris* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1899), *Salvia deserta* Schang. [ГД] (Демьянова, 1985), *S. stepposa* Shost. (для *S. pratensis* var. *dumetorum* Briq.) [ГД] (Briquet, 1895), *S. tesquicola* Klok. et Pobed. [ГД] (Хохлов, Зайцева, 1975), *S. verticillata* L. [ГД, ГМ], *Satureja hortensis* L. [ГД], *Schizonepeta multifida* (L.) Briq. [ГД], *Scutellaria galericulata* L. [ГД, ГМ], *S. hastifolia* L. [ГД] (Loew, 1894), *Stachys palustris* L. [ГМ] (Демьянова, 1990), *S. sylvatica* L. [ГД] (Антонова, 1976), *Thymus altaicus* Klok. et Shost., *T. baicalensis* Serg., *T. dahuricus* Serg. (для *Thymus serpyllum* s. l.) [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *T. elegans* Serg. [ГМ] (Банаева, Гордеева, 2008), *T. gobicus* Tscherneva, *T. jennisseensis* Iljin (для *Thymus serpyllum* s. l.) [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *T. marschallianus* Willd. [ГД] (Злобина, 1967), *T. minussinensis* Serg., *T. mongolicus* (Ronn.) Ronn., *T. narymensis* Serg. (для *Thymus serpyllum* s. l.) [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *T. paucifolius* Klok. (для *Thymus talijevii* s. l.) [ГД] (Демьянова, 1990), *T. pavlovii* Serg., *T. reverdattoanus* Serg., *T. roseus* Schipcz., *T. sibiricus* (Serg.) Klok. et Shost., *T. turczaninovi* Serg. (для *Thymus serpyllum* s. l.) [ГД, ГМ] (Loew, 1894), *Ziziphora clinopodioides* Lam. [ГМ, ГД] (Гуськова, 1987).

Plantaginaceae. *Plantago lanceolata* L. [ГД, ГМ], *P. major* L. s. str., *P. major* L. ssp. *intermedia* (DC.) Arcang. [ГД, ГМ], *P. media* L. [ГД, ГМ, АМ, АД] (Knuth, 1899).

Polemoniaceae. *Polemonium caeruleum* L. [ГД] (Ostenfeld, 1923).

Rubiaceae. *Cruciata glabra* (L.) Ehrend. s. str. [АМ], *C. glabra* (L.) Ehrend. ssp. *krylovii* (Iljin) Naumova [АМ] (для *Galium vernalis* Scop.) (Schumann, 1891), *Galium boreale* L. [АМ], *G. mollugo* L. [АМ], *G. ruthenicum* Willd. [АМ], *G. tinctorium* (L.) Scop. [АМ], *G. uliginosum* L. [АМ], *G. verum* L. [АМ] (Демьянова, 1990).

Scrophulariaceae. *Digitalis grandiflora* Mill. [ГД] (Knuth, 1899), *Pedicularis dasystachys* Schrenk [ГД]

(Демьянова, 1985), *P. kaufmannii* Pinzg. [ГД] (Пономарев, Демьянова, 1975), *P. oederi* Vahl [ГД] (Кайгородова, 1976), *Verbascum lychnitis* L. [ГД] (Loew, 1894), *V. phoeniceum* L. [ГД, ГМ] (Knuth, 1899).

Анализ половой дифференциации растений подкласса *Lamiidae* в Сибири показывает, что из 579 видов и подвидов для 88 из них (15.2 %) характерны негермафродитные цветки. Среди видов и подвидов с половым полиморфизмом наиболее часто встречаются гинодиэтичные (57 видов, 9.8 %). Остальные варианты половой дифференциации встречаются намного реже и представлены: гиномоноэцией (19 видов,

3.3 %), андромоноэцией (8 видов, 1.4 %) и моноэцией (4 вида, 0.7 %).

На уровне семейств в 10 из 19 (52.6 %) встречаются таксоны с разными вариантами половой дифференциации. В одном семействе на территории Сибири встречаются виды и подвиды только с негермафродитными цветками: *Callitrichaceae*. В одном из 19 семейств все виды имеют только один тип полового полиморфизма: 4 вида семейства *Callitrichaceae* – моноэтичны. В 9 из 19 семейств наблюдаются разнообразные варианты половой экспрессии. По степени уменьшения числа видов и подвидов с негермафро-

Связь разных биологических и экологических особенностей видов и подвидов подкласса *Lamiidae* с их половой дифференциацией

Биологические особенности	Число видов	Половые формы			
		Виды и подвиды с половой дифференциацией		Виды и подвиды с гермафродитными цветками	
		n_{ij}	\tilde{n}_{ij}	n_{ij}	\tilde{n}_{ij}
<i>Жизненные формы</i>					
Древесные	8	5	1.2	3	6.8
Полудревесные	45	13	6.8	32	38.2
Наземные травы:					
многолетние	347	56	52.7	291	294.3
1, 2-летние	166	9	25.2	157	140.8
Водные травы	13	5	2.0	8	11.0
$\chi^2 (P)$		32.60 ($P = 0$)		5.84 ($P = 0.211$)	
<i>Вегетативная подвижность</i>					
Вегетативно неподвижные	348	39	52.9	309	295.1
Вегетативно подвижные	231	49	35.1	182	195.9
$\chi^2 (P)$		9.14 ($P = 0.0025$)		1.64 ($P = 0.205$)	
<i>Экологические группы по степени увлажнения</i>					
Ксерофиты	165	22	25.1	143	139.9
Мезоксерофиты и ксеромезофиты	108	15	16.4	93	91.6
Мезофиты	185	30	28.1	155	156.9
Гигрофиты	108	16	16.4	92	91.6
Гидрофиты	13	5	2.0	8	11.0
$\chi^2 (P)$		5.27 ($P = 0.261$)		0.944 ($P = 0.918$)	
<i>Типы ареалов</i>					
Циркумполярные	73	20	11.1	53	61.9
Евразийские	162	35	24.6	127	137.4
Азиатско-американские	19	0	2.9	19	16.1
Азиатские	241	30	36.6	211	204.4
Геми- и эндемики	84	3	12.8	81	71.2
$\chi^2 (P)$		23.08 ($P = 0.0001$)		4.137 ($P = 0.388$)	
<i>Поясно-зональные группы</i>					
Степные	185	24	28.1	161	156.9
Лесостепные	79	14	12.0	65	67.0
Бореальные	94	14	14.3	80	79.7
Высокогорные	43	4	6.5	39	36.5
Арктические и гипарктические	46	3	7.0	43	39.0
Азональные	132	29	20.1	103	111.9
$\chi^2 (P)$		8.184 ($P = 0.146$)		1.466 ($P = 0.917$)	

Примечание. n_{ij} – наблюдаемая численность фенотипа; \tilde{n}_{ij} – ожидаемая численность фенотипа; χ^2 – критерий хи-квадрат; P – достоверность различий; полужирным шрифтом выделены значения хи-квадрата, имеющие достоверные различия.

дитными цветками эти семейства располагаются в следующем порядке: *Hippuridaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*, *Plantaginaceae*, *Polemoniaceae*, *Convolvulaceae*, *Scrophulariaceae*, *Gentianaceae* и *Boraginaceae*.

Из 124 родов в 32 (25.8 %) отмечены виды и подвиды с половым полиморфизмом. К родам, все виды которых в Сибири образуют негермафродитные цветки, относятся: *Acinos*, *Callitriche*, *Clinopodium*, *Cruciata*, *Digitalis*, *Echium*, *Glechoma*, *Hyssopus*, *Mentha*, *Nepeta*, *Origanum*, *Prunella*, *Salvia* и *Satureja*.

Изучение взаимосвязей половой дифференциации растений с их биологическими и экологическими особенностями может способствовать решению ряда важных вопросов проблемы пола у растений. Один из них – выяснение эволюционных причин разделения полов у растений. До настоящего времени среди исследователей нет единого мнения по этому вопросу, хотя многие считают, что разделение полов – действенное средство, обеспечивающее ксеногамию у растений (Шереметьев, 1983; Lewis, 1942; Westergaard, 1958; и др.).

Интересно было выявить связь между жизненными формами растений и их половой организацией. Анализ данных таблицы показывает, что процесс половой дифференциации наиболее выражен среди древесных и полудревесных растений, а среди трав – у многолетних видов. Ч. Дарвин (Darwin, 1877) первый обратил внимание на более высокую частоту встречаемости раздельнополых растений среди древесных видов. Это можно объяснить тем, что время вступления особей в репродуктивный период имеет большое значение для эволюции вида (Солбриг О., Солбриг Д., 1982). Не все потомки доживают до стадии половой зрелости. Чем продолжительней жизнь особей вида, тем меньше потомков доживает до половой зрелости и медленнее происходит обновление популяции. Это предъявляет жесткие требования к эволюционному совершенствованию таких видов растений, и одно из направлений повышения эволюционной пластичности долгоживущих видов лежит на пути перехода их

половой организации с гермафродитной на раздельнополую основу.

В литературе мною не встречены данные о связи половой дифференциации растений с вегетативной подвижностью особей, размерами ареалов видов и их распространением в разных растительных поясах и зонах.

У растений подкласса *Lamiidae* в Сибири установлена связь между вегетативной подвижностью и половой дифференциацией. Процесс половой дифференциации наиболее выражен среди видов и подвидов с вегетативной подвижностью особей, чем у вегетативно неподвижных видов (см. таблицу).

Не выявлено связи, с одной стороны, между половой дифференциацией растений и их экологическими группами по степени увлажнения, с другой стороны, между половой дифференциацией растений и распространением их в разных растительных поясах и зонах (см. таблицу).

Интересно отметить связь между размерами ареалов видов и половой экспрессией растений. Анализ данных таблицы показывает, что среди видов растений с широким ареалом (циркумполярные, евразийские) намного чаще встречается половая дифференциация, чем у видов растений с гем- и эндемичными ареалами. Это можно объяснить тем, что виды с широким ареалом имеют широкую норму реакции, одним из составных компонентов которой и является наличие половой дифференциации. Приспособительное значение полового полиморфизма заключается в уменьшении внутривидовой конкуренции в результате дифференциации половых форм по экологическим нишам, повышения общей конкурентоспособности вида и расселения в местообитаниях с более сложными условиями произрастания, в которых существование гермафродитных растений может быть затруднено (Шереметьев, 1983; Cox, 1981; Bierzychudek, Eckhart, 1988).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для 88 видов и подвидов из 579 покрытосеменных растений из подкласса *Lamiidae* в Сибири описаны 4 формы полового полиморфизма: гинодиэция (57 видов, 9.8 %), гиномоноэция (19 видов, 3.3 %), андромоноэция (8 видов, 1.4 %) и моноэция (4 вида, 0.7 %). По степени уменьшения числа видов с половой дифференциацией семейства располагаются в следу-

ющем порядке: *Hippuridaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*, *Plantaginaceae*, *Polemoniaceae*, *Convolvulaceae*, *Scrophulariaceae*, *Gentianaceae* и *Boraginaceae*. Для растений подкласса *Lamiidae* в Сибири наблюдается связь между половой организацией и жизненными формами, вегетативной подвижностью особей и размерами ареалов видов.

ЛИТЕРАТУРА

Антонова Л.А. Антэкология растений широколиственного леса // Экология опыления. Пермь, 1976. С. 30–63.
Банаева Ю.А., Гордеева Н.И. Половая дифференциация *Thymus elegans* Serg. (*Lamiaceae* Juss.) в условиях лесостепной зоны Новосибирской области // Растительный мир Азиатской России. 2008. № 2. С. 61–66.

Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России. Владивосток, 2006. 296 с.

Беляева Т.Н. Род *Pedicularis* L. в горах Южной Сибири (систематика, география, биология): Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1986. 196 с.

- Гуськова И.Н. Гинодиэция видов семейства яснотковых в Сибири // Проблемы размножения цветковых (прикладные аспекты): Тез. докл. Совещания по цветению, опылению и семенной продуктивности растения. Пермь, 1987. С. 80.
- Демьянова Е.И. Об особенностях распространения гинодиэции в семействе губоцветных // Биол. науки. 1981. № 9. С. 69–73.
- Демьянова Е.И. Распространение гинодиэции у цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. Т. 2. 349 с.
- Денисова Г.Р. Жизненные формы рода *Dracocephalum* L. горных систем Северной Азии // Изв. АН Республики Таджикистан. Отд. биол. и мед. наук. 2008. Т. 3, № 164. С. 22–29.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М., 1991. 271 с.
- Злобина Л.М. Цветение и опыление тимьяна (*Thymus marschallianus* Willd.) // Ботаника. Исследования. Белорусское отделение ВБО. Минск, 1967. Вып. 6. С. 111–117.
- Кайгородова М.С. Экология цветения и опыления трех видов мытников (*Pedicularis*) в верховьях рек Соби и Ельца // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 5. С. 726–730.
- Колегова Е.Б. Морфогенез видов рода *Thymus* L. и структура их ценопопуляций в Хакасии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2010. 17 с.
- Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск, 2005. 362 с.
- Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–28.
- Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Макаров В.В. Некоторые особенности в биологии цветения мяты // Бюл. ГБС. 1964. Вып. 53. С. 61–66.
- Мальшев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.
- Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодиэции у растений // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 1. С. 3–15.
- Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 424 с.
- Савиных Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.
- Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., 1982. 488 с.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Исследование гинодиэции и возможности апомиксиса у некоторых видов семейства Губоцветных // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975. С. 3–16.
- Флора Салаирского края. Новосибирск, 2007. 252 с.
- Флора Сибири. *Geraniaceae–Cornaceae*. Новосибирск, 1996а. Т. 10. 253 с.
- Флора Сибири. *Solanaceae–Lobeliaceae*. Новосибирск, 1996б. Т. 12. 207 с.
- Флора Сибири. *Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae)*. Новосибирск, 1997. Т. 11. 296 с.
- Флора Сибири. Дополнения, исправления, указатели к тт. 1–13. Новосибирск, 2004. Т. 14. 188 с.
- Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
- Bierzchudek P., Eckhart V. Spatial segregation of the sexes of dioecious plant // Amer. Natur. 1988. V. 132, N 1. P. 34–43.
- Briquet J. *Labiatae* Juss. // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1895. T. 4. Abt. 3a. S. 183–374.
- Cox P.A. Niche partitioning between sexes of dioecious plants // Amer. Natur. 1981. V. 117, N 3. P. 295–307.
- Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. L., 1877. 352 p.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1899. Bd. II; T. II. 705 s.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1905. Bd. III; T. II. 598 s.
- Lewis D. The evolution of sex in flowering plants // Biol. Rev. 1942. V. 17, N 1. P. 46–67.
- Loew E. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den Letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart, 1894. 424 s.
- Ostenfeld C.H. Genetic studies in *Polemonium caeruleum* // Hereditas. 1923. V. 4, N 1–2. P. 17–26.
- Pax F. *Callitrichaceae* Link // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1896. T. 3. Abt. 5. S. 120–123.
- Schumann K. *Rubiaceae* Juss. // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1891. T. 4. Abt. 4. S. 1–156.
- Westergaard M. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants // Adv. Genetics. 1958. V. 9, N 2. P. 217–281.
- Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora // Bibl. Genet. Leipzig, 1922. V. 3. P. 1–62.