

Генетическое и негенетическое определение пола растений

Брухин, Владимир // Academia Molecular Biology and Genomics 3 (1) (2026).
<https://doi.org/10.20935/AcadMolBioGen8191> Обзорная статья

Аннотация

Половое размножение возникло на заре эволюции живых существ и является определяющим моментом для дарвиновской эволюции и приспособленности. Его основное значение заключается в смешивании генов в популяции и создании новых геномных комплексов в каждом новом поколении. С этой точки зрения, разделение особей в популяции по полу и контроль этого разделения являются важными атрибутами полового размножения. Несмотря на обширные исследования определения и контроля половой экспрессии у растений, эта область исследований остается актуальной и менее изученной, чем у животных. В данном обзоре обсуждаются современные исследования и взгляды на генетическое и негенетическое определение пола у растений; наличие и роль половых хромосом у двудомных видов; гены, определяющие пол, и нижестоящие регуляторы; гормональные и эпигенетические факторы, регулирующие половую экспрессию; влияние внешних и экологических факторов; пластичность половой экспрессии растений и переход от бисексуальных особей к женским и мужским и наоборот. Также рассматривается влияние генов, определяющих пол, на консервативные гены идентичности цветочной меристемы *A*, *B*, *C*, *D* и *E*, которые в конечном итоге определяют пол.

1. Введение

Половое размножение у растений возникло задолго до перехода к наземным местообитаниям, который произошел в ордовикский период около 470 миллионов лет назад [1]. К тому времени предки наземных растений уже дифференцировали женские и мужские гаметы и репродуктивные структуры для их производства — архегонии и антеридии соответственно. В ходе эволюции у наземных растений развилось чередование гаплоидных и диплоидных поколений (гаметофитов и спорофитов), при этом развитие репродуктивных органов, производящих яйцеклетки и сперматозоиды, происходило в гаметофитной фазе [2–4]. Однако контроль полового развития варьируется у представителей разных таксономических групп и может осуществляться спорофитом, гаметофитом или обеими фазами [5, 6]. Определение пола у растений включает динамическое взаимодействие генетической, эпигенетической и гормональной регуляции, а также факторов окружающей среды. Разделение мужских и женских особей у растений, называемое двудомностью, развивалось независимо и многократно в разных группах растений, включая множество молекулярных и генетических стратегий [7]. Наличие двудомности, обусловленное существованием мужских и женских хромосом, даже у такого реликтового голосеменного растения, как *гинкго двулопастное*, свидетельствует о его очень древнем происхождении [8]. У покрытосеменных разнообразие соцветий — причудливые формы, цвета, ароматы и способы привлечения опылителей — постоянно удивляло людей с древних времен. Большинство видов покрытосеменных, встречающихся на Земле, имеют обоеполые, то есть гермафродитные цветки, содержащие как

женские (карпеллы), так и мужские (тычинки) структуры в одном цветке. Гермафродитизм гораздо более распространен среди растений, чем среди животных. Согласно исследованиям, примерно 65% видов голосеменных являются двудомными [9], тогда как двудомность у покрытосеменных — гораздо более редкое явление, наблюдаемое лишь у 5–6% всех видов. Однако ее наличие зафиксировано у довольно большого числа филогенетических таксонов, включая около 15 600 видов, принадлежащих к 175 семействам [10, 11]. Около 10% покрытосеменных имеют однополые цветки, расположенные либо на одном и том же экземпляре у однодомных растений, либо на разных экземплярах у двудомных растений [12, 13]. Двудомные растения могут проявлять гинодиэцию, или женскую двудомность, когда присутствуют экземпляры, несущие как женские (пестичные), так и обоеполые цветки, и андродиэцию, или мужскую двудомность, когда наблюдаются растения с мужскими (тычиночными) и обоеполыми цветками [14, 15]. Гинодиогенез часто поддерживается ядерно-цитоплазматическими генетическими взаимодействиями и наблюдается у таких растений, как дикий тимьян *Тимьян обыкновенный*; клиновидный пузырек, *Silene vulgaris*; *Silene acaulis* (с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС), наблюдаемой у *S. vulgaris*); подорожник, *Plantago lanceolata*; североамериканская герань, *Geranium maculatum*; *Beta vulgaris* ssp. *maritima* (морская свекла); лобелия обыкновенная, *Lobelia siphilitica*; *Daphne kamtschatica* и другие [16 – 21]. С адаптивной точки зрения, двудомность представляет собой экологически рискованную стратегию для сидячих организмов, таких как растения, и возможна только в средах с определенными благоприятными условиями опыления для двудомных видов [22]. Тем не менее, у таких растений значительное количество особей остается неопыленным, что может объяснить многократное возвращение двудомных растений к гермафродитизму в ходе репродуктивной эволюции [23 – 25]. Андродиэция — относительно редкая система полового размножения, встречающаяся у однолетних растений *Mercurialis annua* [26], *Fraxinus lanuginosa* (японский ясень) [27], *Ulmus minor* [28] и некоторых других видов растений. Многие популяции «андродиэционных» растений на самом деле функционально однодомны или частично двудомны, поэтому истинные случаи являются предметом дискуссий. Андродиэция, как и гинодиэция, считается не очень распространенной и представляет собой своего рода переходную репродуктивную систему. Эволюционные модели предполагают, что андродиэция стабильна только при строгих условиях — например, при высокой скорости самоопыления и сильных репродуктивных преимуществах от обилия пыльцы [29]. Исторически выделяли две категории однополых цветков: цветки типа I имеют рудиментарные структуры противоположного пола (например, мужские цветки сохраняют рудиментарный гинецей, а женские — рудиментарный андроцей), тогда как цветки типа II полностью лишены рудиментарных структур противоположного пола, что означает, что цветки строго однополые и не проявляют признаков двуполого происхождения [13, 30]. Эволюционное значение этого разделения может заключаться в том, что тип I предполагает, что двудомность возникла из гермафродитного предка сравнительно недавно, с сохранением рудиментарных органов противоположного пола. Тип II, однако, указывает на более специализированную двудомность, где эволюция устранила все следы противоположного пола. Динамика развития и эволюции однополости следовала гораздо более сложным сценариям и различным путям у представителей разных групп растений, что также подтверждается разнообразием способов генетической, гормональной и внешней регуляции определения пола у разных видов и родов растений [15, 31].

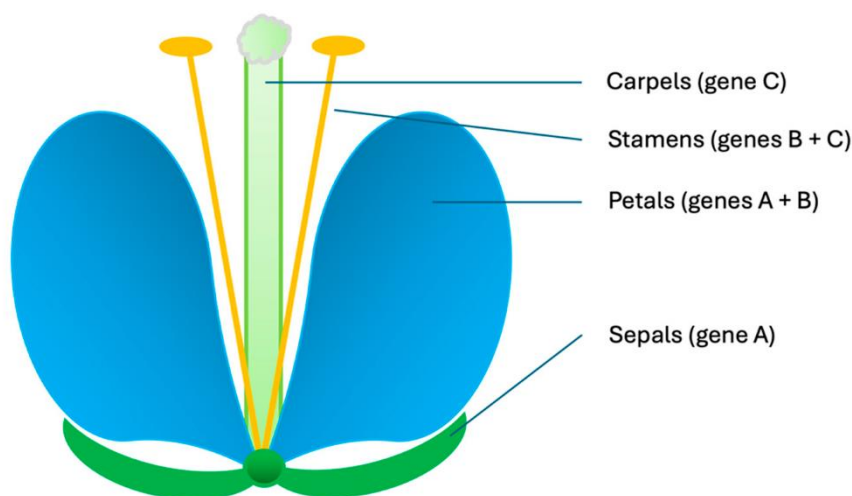
У большинства покрытосеменных и голосеменных гаметофитная фаза значительно редуцирована по сравнению со спорообразующими растениями, и гаметофиты состоят всего из нескольких клеток — обычно семь в женском гаметофите покрытосеменных (зародышевый мешок) и три в мужском гаметофите (пыльца), погруженных в ткани спорофита [2]. Пол определяется диплоидным спорофитом. Спорофиты могут быть гермафродитами, образуя как пыльники, так и семязачатки, или исключительно мужскими, образуя только пыльцу, или исключительно женскими, образуя только семязачатки, содержащие женские гаметофиты, у однодомных видов растений. То есть у семенных растений, особенно у покрытосеменных, спорофит определяет пол, контролируя расположение и количество женских и мужских репродуктивных структур внутри себя. Определение пола может происходить посредством генетических факторов (ГД = генетическое определение пола) или посредством негенетических компонентов, опосредованных окружающей средой (ЭОД = определение пола в условиях окружающей среды), таких как положение соцветия на стебле, температура, плотность посадки растений и другие факторы [32]. Несмотря на обширные исследования и анализ причин определения пола у растений, эта тема остается актуальной и изучена у растений гораздо меньше, чем у животных. В данном обзоре рассматриваются генетические и негенетические факторы определения пола у растений; внутренние и внешние факторы, влияющие на половую идентичность у двудомных, однодомных и гермафродитных растений; а также их периодическое взаимопревращение.

2. Идентичность цветочных органов определяется экспрессией генов в цветочной меристеме.

Переход от верхушечной меристемы побега к цветочной меристеме требует активации генов, ответственных за идентичность цветочной меристемы, которые способствуют прекращению образования стволовых клеток и определяют формирование цветочных органов. Было показано, что взаимодействие генов *AGAMOUS* (*AG*), *LEAFY* (*LFY*) и *WUSCHEL* (*WUS*) важно для поддержания идентичности и специфичности цветка. *AGAMOUS* (*AG*) — это гомеотический ген, необходимый для поддержания функции цветочной меристемы и для правильного развития тычинок и пестиков [33]. *AG* предотвращает реверсию цветочной меристемы в меристему побега, но не участвует непосредственно в переходе от меристемы побега к цветочной меристеме [34]. *AG* активируется двумя другими генами цветочной меристемы, *LFY* и *WUS*, и ограничен центром цветочной меристемы или двумя внутренними мутовками [35]. *WUS* активирует *AG*, связываясь с консенсусной последовательностью во втором интроне *AG*, а *LFY* связывается с соседними сайтами распознавания. Активированный *AG* подавляет экспрессию *WUS*, что приводит к прекращению развития меристемы [36]. Генетика развития гермафродитных цветков хорошо изучена с использованием модели *ABC*, которая объясняет идентичность цветочных органов, формируемых в четырех мутовках цветочной меристемы, посредством перекрывающейся экспрессии трех классов регуляторных гомеотических генов, кодирующих факторы транскрипции [37]. Позже гены, определяющие идентичность цветочных органов, были клонированы у *Arabidopsis* и нескольких других видов; они были гомологичны у разных видов и могут быть условно разделены на три группы генов в зависимости от мутовки цветочной меристемы, в которой они экспрессируются. У *Arabidopsis* эти гены следующие: *A* (*APETALA1* и *APETALA2*), *B* (*APETALA3* и *PISTILLATA*) и *C* (*AGAMOUS*) [38, 39]. Развитие полоспецифических органов зависит от комбинаторной и дифференциальной экспрессии гомеотических генов

во времени и пространстве. Эти гены отвечают за координацию формирования всех органов цветка, которые образуются в четырех кругах цветочной меристемы: чашелистиков, лепестков, пестиков и тычинок. Таким образом, было показано, что формирование чашелистиков кодируется геном *A*, лепестков — совместной экспрессией генов *A* и *B*, тычинок — совместной экспрессией генов *B* и *C*, а пестиков — геном *C* ([рис. 1](#); [табл. 1](#)). Мутации в этих генах вызывают гомеотические трансформации и эктопическое формирование органов цветка, например, превращение тычинок в лепестки. Потеря гена *A* приводит к расширению активности гена *C* в цветочных мутовках 1 и 2, так что тычинки и пестики заменяют чашелистики и лепестки. Потеря гена *C* приводит к расширению активности гена *A* в цветочных мутовках 3 и 4, так что чашелистики и лепестки заменяют тычинки и пестики. Эти мутации были особенно хорошо изучены на крестоцветном растении *Arabidopsis thaliana* и отдаленно родственном львином зеве *Antirrhinum majus*. Мутации в каждом из этих генов приводят к характерному фенотипу с нарушенным паттерном формирования цветочных органов. Например, у мутанта *apetala2* чашелистики превращаются в плодolistики, а лепестки — в тычинки, тогда как у мутанта *apetala3* лепестки превращаются в чашелистики, а тычинки — в плодolistики [40]. На основании этих наблюдений был сделан вывод, что ряды видоизмененных листьев, соответствующие определенным органам формирования цветков, возникают из соответствующих четырех мутовок. Мутовки эквивалентны сегментам в структуре тела животных. Их развитие контролируется гомеотическими генами, так же как и последовательности сегментов в структуре тела животных контролируются [40].

a.



b.



Рисунок 1. Модель регуляции цветочных органов гомеотическими генами *ABC*: (a) Схематическое представление цветочных органов, образующихся в четырех мутовках цветочной меристемы, и генов, ответственных за их идентичность. (b) Блок-схема, демонстрирующая перекрытие экспрессии гомеотических генов во второй и третьей мутовках цветочной меристемы — *AB* и *BC*, где образуются, соответственно, лепестки и тычинки, и активность отдельных генов *A* в первой мутовке и *C* в четвертой мутовке, где образуются, соответственно, чашелистики и плодolistики. *Se* — чашелистики; *P* — лепестки; *St* — тычинки; *C* — плодolistики.

Позже была предложена расширенная модель, в которую были добавлены [гены D](#) и [E](#) к первоначальной модели *ABC*, предложенной ранее ([таблица 1](#)). Гены класса *D* (*SEEDSTICK* (*STK*)) у *Arabidopsis* определяют и контролируют развитие плаценты и семязачатков в плодolistиках [41–44]. Гены класса *E* (*SEPALLATA1–*

4) образуют комплексы с белками A, B, C и D и необходимы для идентичности всех цветочных органов [42, 44, 45]. Потеря гена *E* приводит к трансформации цветочных органов в листовидные структуры, поскольку комплекс, определяющий идентичность органа, не может сформироваться.

Таблица 1. Роль каждого класса генов *MADS*-box.

Сорт	Функция	Активный	Основные гены в <i>Arabidopsis</i>	Ссылка
A	Определяет чашелистики (с B → лепестки)	завитки 1 и 2	<i>АПЕТАЛА1 (AP1)</i> , <i>АПЕТАЛА2 (AP2)</i>	[38, 39, 46]
Б	Обозначает лепестки (буквой А) и тычинки (буквой С).	завитки 2 и 3	<i>АПЕТАЛА3 (AP3)</i> , <i>ПЕСТИЛЛАТЫ (PI)</i>	[38, 39, 46]
С	Определяет плодолистики (вместе с B → тычинки)	завитки 3 и 4	<i>АГАМУС (AG)</i>	[38, 39, 46]
Д	Определяет расположение семяпочек внутри плодолистиков.	4-й круг (семяпочки)	<i>Семена (STK)</i>	[41 – 44]
Е	Выступает в качестве кофактора для всех органов. (обязательно везде)	все завитки	<i>SEPALLATA1-4 (SEP1-4)</i>	[42, 44, 45]

Несмотря на сохранение генов классов A, B, C, D и E, они практически не играют никакой роли в определении пола у двудомных растений, то есть, станет ли растение мужским или женским; хотя, будучи активированными генами, определяющими пол, они влияют на репродуктивные признаки. У животных, млекопитающих и некоторых насекомых самцы являются гетерогаметным полом, то есть несут две разные половые хромосомы, обозначенные X и Y, в то время как самки являются гомогаметным полом, несущим две X-хромосомы. У насекомых может быть система XO, где самки несут две X-хромосомы, а самцы только одну. У птиц и некоторых рептилий самка является гетерогаметным полом, поскольку кариотип самки содержит ZW-хромосомы, тогда как кариотип самца содержит идентичные ZZ-хромосомы [11]. Растения также демонстрируют гетерогаметные системы определения пола типов XY и ZW. Однако, в отличие от животных, гетероморфные половые хромосомы у растений до настоящего времени были обнаружены лишь у некоторых видов [10, 11, 47, 48]. В природе растения с гомоморфными половыми хромосомами встречаются чаще. Эти хромосомы сходны или почти идентичны по размеру и структуре, за исключением наличия сцепленного с мужским полом фактора на прото-Y-хромосоме, которая всегда гетерозиготна у мужских растений. Они легко рекомбинируют. Цитологически их трудно различить.

3. Половые хромосомы и генетические системы растений

Понимание эволюционных закономерностей возникновения раздельнополых и двудомных растений, возможно, даже более актуально для последних, чем для животных, поскольку, в отличие от животных, где большинство линий имеют общие древние системы половых хромосом, накапливающиеся данные указывают на то, что двудомность и половые хромосомы возникли независимо, по меньшей мере, 40–50 раз, у цветковых растений от гермафродитных предков, не имеющих генетического полиморфизма, определяющего пол, при этом области, определяющие пол, возникли специфическим для линии образом, а не из общего

предкового SDR [10, 25, 49 – 52]. У некоторых двудомных растений области, определяющие пол (SDR) генома, физически малы, в то время как у других локусы, которые не рекомбинируют во время мейоза, иногда образуют большие области со свойствами, очень похожими на свойства половых хромосом животных. Исследования показывают, что до 10% цветковых растений имеют генетическое определение пола [25, 47], что согласуется с долей растений, имеющих однополые цветки. У некоторых двудомных покрытосеменных растений половые хромосомы эволюционировали от аутосом к системам XY или ZW (таблица 2). Механизм системы определения пола XY у растений был подробно изучен, особенно у таких видов, как *Silene latifolia* [50, 53], где Y-хромосома несет гены, специфичные для мужского пола и ответственные за запуск мужского развития. Наличие специфичного для мужского пола региона Y-хромосомы (MSY) и специфичного для женского пола региона на X-хромосоме играет решающую роль в определении пола [47]. На рисунке 2 схематически изображено предполагаемое происхождение Y-хромосомы от X-хромосомы посредством постепенного появления на гомологичной хромосоме гомоморфного, а затем гетероморфного нерекombинирующего локуса, который увеличивается до размера отдельной Y-хромосомы. Регионы, в которых рекомбинируют пары половых хромосом, называются «псевдоаутосомными регионами» или PAR [25, 54].

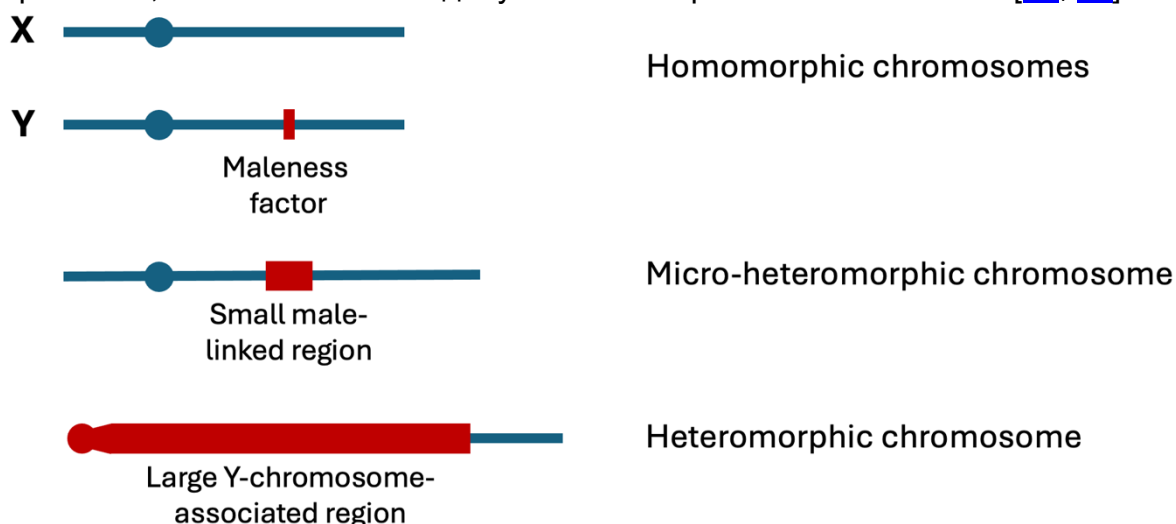


Рисунок 2. Примеры трех различных типов Y-сцепленных областей, наблюдаемых у мужских гетерогаметных покрытосеменных растений, которые, по-видимому, отражают эволюцию Y-хромосомы. На верхнем рисунке изображена X-хромосома, напоминающая исходное состояние до эволюции генетического определения пола; ее центромера обозначена кружком. Три рисунка ниже показывают различные типы «Y-хромосом», где тонкие горизонтальные линии обозначают рекомбинирующие псевдоаутосомные области (PAR), а толстые прямоугольники, выделенные красным, обозначают нерекombинирующие области. Верхняя Y-хромосома идентична X-хромосоме, т.е. гомоморфна, за исключением наличия мужского фактора, который всегда гетерозиготен у самцов. На втором рисунке мужской локус расположен в небольшой, полностью нерекombинирующей области, которая может включать несколько генов, всегда гетерозиготных по отношению к X-хромосоме у самцов; это состояние также можно классифицировать как относительно гомоморфное или микрогетероморфное, поскольку отличительная область представляет собой небольшую часть хромосомы. На нижнем рисунке показана выраженная гетероморфная ситуация, в которой локус, определяющий мужской пол, находится в большом, полностью нерекombинирующем регионе, охватывающем большую часть плеча хромосомы, включая центромеру, и имеет больший размер плеча, чем гомологичное плечо X-хромосомы. Адаптировано из [25].

Эмпирические исследования подтверждают наличие мужской гетерогаметности (XY) во многих растительных системах (*силена*, *каннабис*, *тополь*, *спаржа* и другие) [55–63]; женской гетерогаметности (ZW) у ив (*Salix viminalis*, *S. purpurea*)

[64, 65], некоторых видов *Fragaria* [66, 67] и фисташек [68, 69]; а также сложных систем, таких как XY1Y2 у *Rumex acetosa* (таблица 2). Система ZW изучена значительно меньше по сравнению с системами XY, но остается критически важной для некоторых семейств растений. Сравнительные геномные и картирующие исследования подтверждают закономерности происхождения хромосомных систем у некоторых видов растений [70–72]. У гвоздики (например, *Silene latifolia*), щавеля (*Rumex*) и финиковой пальмы дифференциация половых хромосом происходит по схеме рекомбинационного подавления, дегенерации Y-хромосомы, потери генов и накопления повторов ДНК [31]. *Rumex acetosa* имеет множественную половую систему с $2n = 12 + XX$ у самок и $2n = 12 + XY_1 Y_2$ у самцов. В зависимости от соотношения X-хромосом к аутосомам образуются женские, мужские, двуполые или интерсексуальные цветки. Таким образом, пол у *Rumex* определяется не только наличием X и Y хромосом, но и соотношением X-хромосом к аутосомам [73, 74].

В ходе эволюции многих двудомных видов рекомбинантные области на одной Y (или W) хромосоме были значительно или полностью удалены, а в гетероморфной области накапливались гены, которые были гемизиготными, то есть не имели своей аллельной пары на гомологичной X (или Z) хромосоме. Таким образом, гетерогаметия постепенно эволюционировала у двудомных видов из гермафродитных предков. Примеры некоторых гетерогаметных двудомных видов растений приведены в таблице 2. В различных таксонах двудомных растений, у которых были обнаружены половые хромосомы, мужская гетерогаметия встречается в пять раз чаще, чем женская [75].

Таблица 2. Примеры видов растений с половыми хромосомами.

Разновидность	Семья	Система половых хромосом	Определение пола	Примечания	Ссылка
<i>Silene latifolia</i> (Белая гвоздика)	Caryophyllaceae	XY	Мужской	Модель ранней эволюции половых хромосом; Y-хромосома больше по размеру и гетерохроматична	[50, 53, 70]
<i>Rumex acetosa</i> (Щавель обыкновенный)	Polygonaceae	$XY_1 Y_2$	Мужской гетерогаметный (две Y-хромосомы)	Сложная система с двумя Y-хромосомами; у женщин — XX.	[73, 74]
<i>Populus trichocarpa</i> (Черный тополь)	Salicaceae	XY	Мужской гетерогаметный	У разных видов топей наблюдаются как XY-, так и ZW-системы.	[44, 76, 77]
<i>Salix viminalis</i> (Ива обыкновенная, ива корзиночная)	Salicaceae	ZW	Женский гетерогаметный	Для ив обычно используется система нулевой посадочной мощности (в	[64, 65]

Разновидность	Семья	Система половых хромосом	Определение пола	Примечания	Ссылка
<i>Carica papaya</i> (Папайя)	Caricaceae	XY	Мужской гетерогаметный	отличие от тополей). Гермафродитизм возникает в результате мутаций в Y-хромосоме.	[78]
<i>Coccinia grandis</i> (плющелистная тыква)	Тыквенные	XY	Мужской гетерогаметный	Чёткое разграничение между X и Y; хорошая модель двудомного растения.	[79]
<i>Diospyros kaki</i> (хурма, финиковая слива)	Эбеновые	XY	Мужской гетерогаметный	Ген OGI на Y-хромосоме подавляет женское развитие.	[11, 76, 77, 80]
<i>Mercurialis annua</i>	Euphorbiaceae	XY	Мужской гетерогаметный	Молодые половые хромосомы; изучались в контексте эволюции раздельнополости.	[81]
<i>Fragaria chiloensis</i> , <i>F. virginiana</i> (дикая земляника)	Розовые	ZW	Женский гетерогаметный	Съедобные ягоды; октаплоидное, гомоморфное, женское гетерогаметное (ZW) наследование, короткий SDR у самок, но не у самцов.	[66, 67]
<i>Asparagus officinalis</i> (Садовая спаржа)	Аспарагаевые	XY	Мужской гетерогаметный	Пол определяется небольшим участком, сцепленным с Y-хромосомой (локус M).	
<i>Humulus lupulus</i> (Хмель)	Каннабейские	XY	Мужской гетерогаметный	Используется в пивоварении; Y-хромосома несет гены,	[63, 82, 83]

Разновидность	Семья	Система половых хромосом	Определение пола	Примечания	Ссылка
<i>Cannabis sativa</i> (Конопля)	Каннабейские	XY	Мужской	определяющие пол. Хорошо изученная XY-система; у мужчин XY, у женщин XX.	[58, 59]

Подводя итог вышесказанному, ранние этапы эволюционного перехода от бисексуальности к двудомности и половых хромосом происходили по следующей схеме: гермафродитизм → мутации, вызывающие мужскую/женскую стерильность → двудомность → сцепление факторов, определяющих пол → подавление локальной рекомбинации → образование SDR и последующая дегенерация [25, 51]. Эволюционная история половых хромосом *Silene latifolia*, выявленная генетическим картированием четырех генов, показывает, что половые хромосомы *S. latifolia* имеют возраст приблизительно 10–20 миллионов лет, и наблюдается дивергенция гомологов X/Y; это подтверждает эволюционные слои, в которых подавление рекомбинации расширялось поэтапно. Быстрая дегенерация Y-хромосомы и компенсация дозы у *Silene latifolia* указывают на то, что многие Y-связанные гены стали дисфункциональными или не экспрессируются; *Silene latifolia* демонстрирует потерю экспрессии генов и псевдогенизацию в Y-хромосоме [48, 70]. Два гена, определяющие пол и расположенные на одной хромосоме, становятся связанными. Рекомбинация вокруг этих генов подавляется, что указывает на начало формирования половых хромосом. Со временем Y- или W-хромосома дегенерирует, накапливая мутации и повторяющуюся ДНК [84–86]. Один из примеров доказательств того, что половые хромосомы у растений эволюционировали многократно и независимо, получен в результате эволюционных исследований половых хромосом у ивы (*Salix viminalis*) и тополя (*Populus*). Хотя эти растения принадлежат к родственным родам в пределах одного семейства, их половые хромосомы происходят из разных аутосом, число которых варьируется у этих видов, что предполагает независимое происхождение половых хромосом [62, 87].

Однако у многих видов двудомных покрытосеменных растений отсутствуют гетероморфные половые хромосомы с выраженной дифференциацией, а их сцепленные с полом участки относительно невелики. Возможно, они находятся на разных стадиях эволюционного развития на пути к формированию половых хромосом, в ходе которого гомоморфные, нерекombинирующие участки будут трансформироваться через гетероморфные участки в полностью функциональные половые хромосомы. Однако эта гипотеза требует подтверждения.

4. Гены, определяющие пол, и нижестоящие регуляторы

Половые детерминирующие регионы (SDR) хромосом были изучены у многих двудомных растений, от водорослей и древних голосеменных, таких как гинкго, до плодовых и декоративных цветковых растений [8, 11, 51, 88 – 90].

В настоящее время в растениях выделяют две концептуальные генетические модели определения пола. Первая — это двухфакторная (двухгенная) модель, в которой определение пола контролируется двумя тесно связанными генами, расположенными в нерекombинирующей области определения пола (SDR), как описано у таких видов, как спаржа и киви. В этой модели эволюция половых хромосом включает две последовательные мутации в области подавления рекомбинации: один ген, действующий как супрессор женского пола (SuF), часто кодирующий регулятор цитокинина или фактор транскрипции, и второй ген, функционирующий как фактор, способствующий мужскому полу (M), обычно экспрессирующийся в тапетуме пыльника и необходимый для мужской фертильности; оба гена обычно локализованы на Y-хромосоме. Вторая модель включает определение пола одним геном, в которой главный регулятор действует как ключевой детерминант пола, примером чего являются хурма и тополь (ген *ARR17*) [11, 76].

Одна из хорошо изученных двухфакторных моделей — это киви (*Actinidia deliciosa*), у которого пол определяется двумя Y-связанными генами, *SHY GIRL* (*SyGI*) и *Friendly Boy* (*FrBy*), которые подавляют развитие гинецея и способствуют формированию андроцея [31, 91, 92]. Ген *SyGI* расшифровывается как *Suppressor of Gynoecium Development in Kiwifruit* (Супрессор развития гинецея у киви), это ген, специфичный для мужского пола, который влияет на профили цитокининов и их регуляцию: этот ген играет ключевую роль в механизме двудомности, подавляя развитие гинецея (женских репродуктивных органов) в мужских цветках, в то время как *FrBy* отвечает за развитие мужских органов (андроцея) и их функциональность. *FrBy* связан с семейством белков Microspore and Tapetum Regulator1 (*MTR1*), которое влияет на развитие тапетума и мужскую фертильность [91, 92]. У женских растений половые хромосомы (XX) не содержат ни гена *SyGI*, ни гена *FrBy*; соответственно, у них развивается гинецей (пестик), в результате чего формируется женский цветок.

Спаржа (*Asparagus officinalis*) также имеет половые хромосомы XX/XY и двухгенную систему регуляции пола, представленную геном *SOFF* (*Suppressor of Female Function*) и геном *aspTDF1* (*Defective in Tapetum Development and Function 1*), оба локализованы на Y-хромосоме в SDR размером ~1 Мб [82].

Двухгенные системы определения пола были обнаружены у винограда (*Vitis vinifera*), финиковой пальмы (*Phoenix dactylifera*) и других двудомных растений. Интересно, что двудомность была искусственно создана у дыни (*Cucumis melo*) и кукурузы (*Zea mays*) из однодомных видов путем манипулирования генами, ответственными за развитие женских цветочных органов и их супрессоров [93, 94]. Создание двудомных растений дыни и кукурузы можно рассматривать как иллюстрацию потенциального пути эволюции двудомности через фиксацию одной мутации и одной сегрегирующей мутации, контролирующей определение пола [11]. Более того, оба гена в «двухгенной модели» регуляции пола объединены в пределах области определения пола (SDR).

У хурмы (*Diospyros lotus*) описана однофакторная или одногенная система определения пола, при которой мужские растения несут связанный с Y-хромосомой ген *OGL*, расположенный в SDR (~1 Мб). Он образует шпилечную

РНК, которая способствует образованию малой РНК (sRNA) длиной 21 нуклеотид и, посредством РНК-интерференции (RNAi), нацеливается на аутосомный феминизирующий ген *MALE GROWTH INHIBITOR* (*MeGI*), который является гомеодоменным транскрипционным фактором, стимулирующим развитие женских растений, что позволяет развиваться мужскому полу [95]. Было показано, что уровни экспрессии генов, связанных с цитокинином, во время дифференциации гинецея коррелируют с уровнями экспрессии *MeGI* [96]. Ген *OGI* представляет собой инвертированную дупликацию аутосомного гена *MeGI*. Таким образом, система определения пола у хурмы представляет собой классический эпигенетический цис-регуляторный переключатель [31]. Вполне возможно, что подобная регуляторная система могла развиться у гермафродитных предков, у которых в результате дупликации одного гена развились мутации, вызывающие мужское и женское бесплодие, распределенные по разным хромосомам. Аналогичная однофакторная система определения пола была обнаружена у тополя (*Populus deltoides*), у которого есть женская X-хромосома и мужская Y-хромосома. Более того, мужские растения несут Y-связанный ген *FERR-R*, который подавляет развитие женских структур посредством сайленсинга гена *FERR* (гомолога *ARR17* — *ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATOR17*), который является регулятором реакции на цитокинин типа A [77], действуя как супрессор женской судьбы [76]. *FERR-R* является частичным дубликатом гена *ARR17* в специфическом для мужского пола регионе Y-хромосомы [77]. Длинно прочтенное секвенирование показало, что частичные дубликаты гена *ARR17* на Y-хромосоме представляют собой инвертированные повторы гена, что приводит к образованию малых РНК и, по-видимому, вызывает метилирование ДНК и сайленсинг *ARR17*, подобно системе *OGI/MeGI* у хурмы [77, 80]. Эксперименты по нокауту гена *ARR17* превратили женские тополя в мужские, подтвердив его роль как одногенного переключателя пола [76]. Таким образом, в «одногенной модели» регуляции пола, как и в «двухгенной модели», задействованы два гена, но только один единственный ген, расположенный в SDR, имеет решающее значение для определения пола посредством эпистатических взаимодействий между генами, а не физической ассоциации с нижележащими генами [97].

Системы определения пола с помощью одного гена были обнаружены у ивы (*Salix purpurea* L. и *Salix viminalis* L.), фикуса (*Ficus hispida* L.), шпината (*Spinacia oleracea*) и даже у голосеменного саговника (*Cycas panzhihuaensis*) [97].

У многих разнообразных двудомных видов растений определение пола осуществляется посредством генов-регуляторов развития цветочных органов класса *B* (*MADS*, например, *AP3* и *PI*), которые являются конечными эффекторами, определяющими развитие тычинок или пестиков. Эти гены играют ключевую роль в развитии однополых цветков у двудомных растений. Хотя вышестоящие регуляторы различаются у разных видов, многие из них модулируют экспрессию этих генов, определяющих идентичность цветочных органов, аналогичным образом [97]. Например, было обнаружено, что гены класса *B* *AP3* и *PI* у двудомного шпината экспрессируются в зачатках тычинок, но их экспрессия отсутствует в зачатках пестиков [98]. У нескольких двудомных растений было продемонстрировано, что подавление экспрессии генов класса *B* превращало мужские цветки в женские, что указывает на связь генов класса *B* с возникновением двудомности, по крайней мере, у некоторых двудомных растений, таких как *Thalictrum dioicum*, *Silene latifolia*, тополь, хурма и другие растения, где гены класса *B* экспрессируются только в мужских цветках [97], тогда как у других двудомных растений феминизирующие гены, например, *MeGI* у хурмы, отрицательно регулировались геном *PI* класса *B* [77].

В заключение, гены, определяющие пол у разных двудомных видов растений, при использовании как «двухгенной», так и «одногенной» моделей в разных таксонах, функционально конвергентны, несмотря на отсутствие очевидной гомологии, и эти пути в значительной степени определяют пол [97]. Хотя наблюдается дивергенция механизмов, действующих на начальной стадии развития — одиночные главные гены (*ARR17* и *OGI*), двойные факторы (*SyGI* + *FrBy*) и гормонально-опосредованные регуляторы — поразительна конвергенция вниз к генам *MADS*-бокс класса *B* в цветках. Эта закономерность неоднократно наблюдается у разных двудомных таксонов, что предполагает, что функциональные ограничения приводят к схожим регуляторным стратегиям. Как правило, в двухгенной системе один ген определяет мужскую фертильность и участвует в развитии пыльца, в то время как другой подавляет развитие гинецея, обычно влияя на регуляцию цитокининов. Оба гена расположены в SDR, ассоциированном с Y- или Z-хромосомой у видов с половыми хромосомами. В одногенной системе псевдоген, расположенный в SDR, связан с мужской половой хромосомой и активирует регулятор смены пола, не локализованный в SDR. Этот эффект происходит посредством эпигенетической регуляции, такой как РНК-интерференция или РНК-направленное метилирование ДНК (RdDM) [76, 77]. Кроме того, феминизирующий фактор часто действует посредством негативной регуляции генов класса *B* (*AP3/PI*) либо напрямую, но чаще через гены цветочной меристемы [97, 99]. Например, *ARR17* контролирует двудомность у *Populus*, подавляя экспрессию генов *MADS*-бокс класса *B* [77, 81]. Вероятно, гены *MADS*-бокс, влияющие на важные репродуктивные признаки, также могут регулироваться генами, определяющими пол. По-видимому, эволюция двудомности из однодомности осуществлялась с использованием «модели одного гена», тогда как эволюция двудомности из гермафродитизма, вероятно, осуществлялась с использованием «модели двух генов» [7].

5. Гормональный уровень определения пола

Гормоны, такие как этилен, цитокинины (ЦК), ауксин и гиббереллины (ГА), также влияют на половое размножение цветков растений. Например, семейство тыквенных (*Cucurbitaceae*) в основном однодомное, то есть на одном растении развиваются цветки разного пола. У тыкв в процессе развития цветочной меристемы в четырех мутовках последовательно формируются цветочные органы — чашелистики, лепестки, тычинки и пестики. Впоследствии обоеполый рудиментарный цветок развивается в женский или мужской, с соответствующим прекращением развития тычинок или пестиков. Стимуляция развития женских цветков и соответствующего образования плодов является важным фактором повышения урожайности тыквы. Морфогенез женских и мужских цветочных почек из двуполой меристемы определяется, среди прочего, факторами окружающей среды, такими как температура, продолжительность светового дня, использование фитогормонов и, в некоторой степени, минеральное питание [81, 100–103]. Было показано, что в условиях короткого светового дня (КД) преимущественно формируются женские цветки, тогда как в условиях длинного светового дня (ДД) развиваются мужские цветки [104, 105]. Стимуляция женской половой дифференциации, зависящая от короткого фотопериода и низких температур, происходит за счет влияния этих факторов на уровни эндогенных гормонов, таких как этилен, ауксин и гиббереллины. Исследования показали, что определение пола у тыквы опосредуется скоординированной регуляцией множественных сигнальных путей. Эта регуляция включает гены-регуляторы цветения, такие как *PRR9*, *CONSTANS* и транскрипционные факторы NF-Y, а

также сигнальный путь гиббереллина, который включает основные белки семейства GRAS, SCL и DELLA [106, 107]. Кроме того, гены синтеза этилена ACO и факторы ответа на сигнал этилена, кодируемые генами *ERF* (фактор ответа на этилен), играют ключевую роль в этом процессе [107].

Было показано, что в условиях короткого светового дня производство этилена у огурца (*Cucumis*) увеличивается за счет ускоренной экспрессии гена *ACS2* (кодирующего 1-аминоциклопропан-1-карбоксилатсинтазу), что способствует увеличению образования женских цветков у огурца. Кроме того, в этих условиях увеличивается экспрессия генов, связанных с производством этилена, *ERF1* (фактор ответа на этилен 1) и *CaN* (кальций - зависимая нуклеаза); эти гены зависят от фотопериода и дополнительно влияют на образование женских цветков [108–110]. Этилен играет важную роль в регуляции половой дифференциации у тыквенных. Он останавливает развитие тычинок и способствует образованию плодолистиков, контролируя переход от мужской к женской фазе развития. Исследования не выявили существенной разницы в экспрессии генов рецепторов этилена при изменении длины светового дня, но были обнаружены существенные различия в экспрессии генов синтеза этилена [108]. У спаржи (*Asparagus officinalis*) гиббереллины оказывают маскулинизирующее действие [83]. Экзогенное применение гиббереллинов в растениях кукурузы подавляет развитие зачатков тычинок, но не оказывает существенного влияния на развитие зачатков пестиков. У растений огурца этилен как стимулирует развитие зачатков пестиков, так и подавляет образование зачатков тычинок, что приводит к индукции женского пола. Оба растительных гормона, гиббереллины и этилен, вызывают остановку развития зачатков тычинок у кукурузы и огурца соответственно. Также у дыни (*Cucumis melo*) этилен приводит к образованию женских цветков, тогда как у арбуза (*Citrullus lanatus*) этилен играет противоположную роль [110, 111].

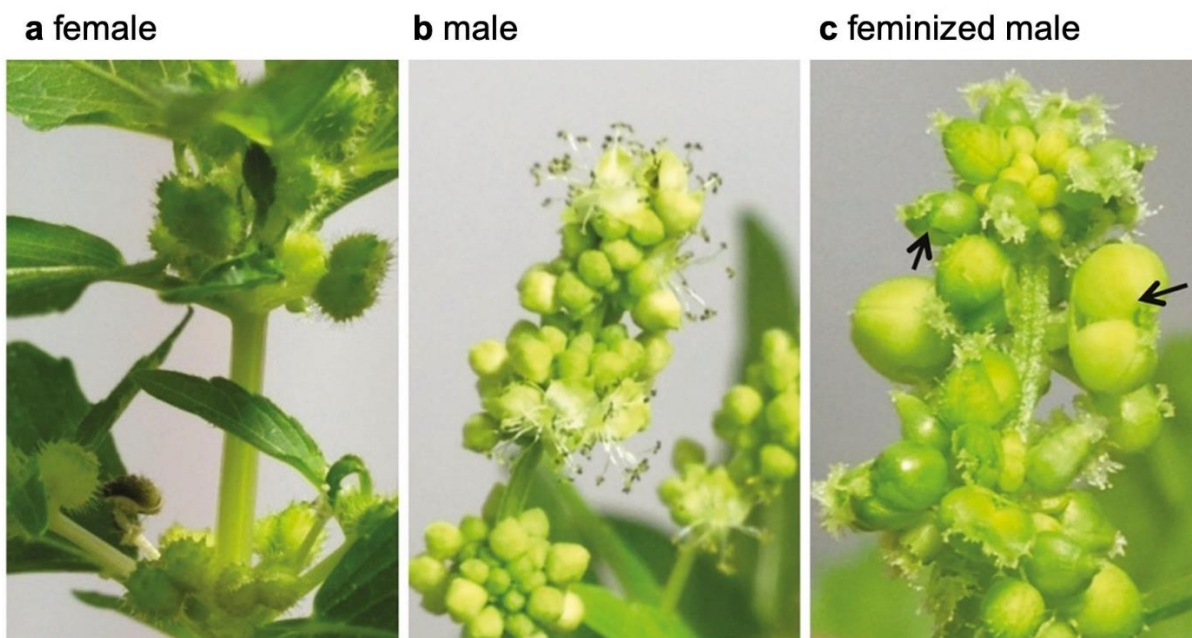


Рисунок 3. Соцветия двудомного растения *Mercurialis annua*: (**a**) женское растение, (**b**) мужское соцветие и (**c**) феминизированное мужское соцветие, полученные путем опрыскивания растений 6-бензиламинопурином три раза в день в течение 4 недель. Феминизированные мужские растения образовали цветки с двумя плодолистиками, пара которых обозначена стрелками. Воспроизведено из [112].

У *Mercurialis annua*, двудомного вида типа II, цветочная меристема имеет три отдельных круга примордиев и не имеет круга примордиев противоположного

пола [13]. Высокое соотношение гормонов цитокинина/ауксина способствует формированию женских цветков за счет активации генов класса *D* (*AGL1*, *AGL3*), в то время как высокие уровни ауксина индуцируют развитие мужских цветков за счет активации генов класса *B* (*PI* и *AP3*) и подавления генов класса *D* [112]. Авторы заключают, что способность гормонов вызывать смену пола предполагает наличие половой бипотентности у *M. annua*, и что оба пола обладают генами, необходимыми для развития обоих полов, но их активность может быть ограничена различными факторами, включая эпигенетическую регуляцию, влияющую на инициацию примордиев в меристеме, что приводит к двудомности. Дифференциальная экспрессия гомеотических генов (*A*, *B*, *C*, *D*, *E*) в цветочной меристеме связана с половым диморфизмом, а цитокинин участвует в регуляции их транскрипции. Феминизация мужских цветков, индуцированная цитокинином, сопровождалась значительными изменениями содержания и активности ядерных белков, участвующих в структуре и функции хроматина и факторов транскрипции (рис. 3) [112]. Можно предположить, что половая бипотентность двудомных растений является одной из причин множественных переходов от двудомности к однодомности в процессе эволюции растений [112].

6. Эпигенетическая регуляция влияет на определение пола.

Растения демонстрируют замечательную пластичность в определении пола, включающую не только генетические, но и эпигенетические компоненты, в том числе метилирование ДНК, подавление с помощью малых РНК и ремоделирование хроматина, модифицированного гистонами, которые играют важную роль в определении и стабилизации половых фенотипов [113]. Экспрессия пола посредством эпигенетической регуляции наблюдалась у многих видов [114]. Кроме того, включение или выключение активности локусов, определяющих пол (SDR), может происходить обратимо, иногда специфичным для ткани или стадии развития образом. Как упоминалось выше, малые РНК могут влиять на определение пола, опосредуя РНК-направленное метилирование промоторов генов, регулирующих феминизацию, что приводит к подавлению феминизирующих генов, определяющих мужской фенотип у тополя, и подавлению феминизирующего гена *MeGI* у хурмы Y-связанным псевдогеном *OGL*, который продуцирует малые РНК [96, 115]. МикроРНК также могут регулировать определение пола и морфогенез цветков. Например, у кукурузы микроРНК172, кодируемая геном *tasselseed4* (*ts4*), определяет нормальное формирование метелки и регулирует абортирование плодолистиков, контролируя активность гена *IDS1* (*INDETERMINATE-SPIKLELET1*), цветочного гомеотического транскрипционного фактора, подобного *APETALA2*, дифференциальная экспрессия которого определяет различия в инициации примордиальных клеток и, таким образом, регулирует половую дифференциацию [116, 117]. Сравнительный анализ однополых цветков дыни (*Cucumis melo*) выявил полоспецифические эпигенетические состояния транскрипционных факторов, участвующих в реакции на этилен и развитии цветка. Модификации гистонов (H3K9ac — активный хроматин и H3K27me3 — репрессивный хроматин) модулируют органоспецифическую экспрессию генов этилена и *MADS*-бокса, что коррелирует с транскрипцией генов, определяющих пол. Было показано, что женский феминизирующий ген *CmACS11* подавляет экспрессию мускулинизирующего гена *CmWIP1* посредством образования закрытого

хроматина (H3K27me3), что предполагает скоординированный хроматиновый контроль развития и абортирования органов во время формирования однополых цветков [118]. Вставки транспозонов в промотор *WIP* у дыни вызывают его метилирование, что приводит к образованию женских цветков [119].

Папайя демонстрирует различия в метилировании ДНК в областях определения пола (SDR) и промоторах, таких как ген *SpHUA1*, которые коррелируют с различными типами пола (мужской, женский и гермафродитный) [120]. Этот ген кодирует РНК-связывающий белок, который играет роль в регуляции идентичности цветочных органов у *Arabidopsis thaliana*, влияя на обработку пре-мРНК гена *AGAMOUS* (*AG*) [121].

У двудомного вида *Silene latifolia*, у которого Y-хромосома присутствует только у мужских растений, метилирование ДНК необходимо для поддержания однополости у мужских растений, а деметилирование генома вызывает частичное возвращение от мужских цветков к гермафродитным [122].

7. Факторы транскрипции

Факторы транскрипции, по-видимому, являются гормональными интеграторами, играющими решающую роль в определении пола у растений. Члены семейств факторов транскрипции WRKY, ERF/AP2 и MYB реагируют на гормональную обработку, влияя на нижележащие гены, определяющие половую идентичность. Например, у конского каштана (*Castanea henryi*) экзогенный цитокинин индуцировал переход от мужских цветков к женским, сопровождающийся дифференциальной экспрессией *WRKY47*, *ERF021*, *MYB4* и генов половой идентичности *DEF*, *SEP1* и *AGL11/15* [123]. У *Arabidopsis* ген *WRKY34* влияет на развитие пыльца в условиях стресса, связывая сигналы окружающей среды с мужским гаметогенезом, а фенотипический анализ показал, что факторы транскрипции *WRKY2* и *WRKY34* имеют решающее значение для мужского гаметогенеза растений [124].

8. Определение пола у несеменных растений зависит от условий окружающей среды.

Определение пола под воздействием окружающей среды (ЭОС), подобно определению пола под воздействием температуры у некоторых рептилий, характерно для некоторых растений. Например, у гомоспоровых папоротников пол определяется не хромосомами, а факторами окружающей среды, такими как скудность и доступность питательных веществ. Кроме того, женские гаметофиты выделяют антеридиогены, которые являются производными гиббереллина и стимулируют развитие соседних гаметофитов в мужские особи, способствуя перекрестному опылению. Недостаток питательных веществ или скудность также способствуют развитию мужских особей, и при благоприятных условиях образуются женские или двуполые особи. Хотя половые хромосомы не были описаны у папоротников и плаунов, они были обнаружены у некоторых мхов, таких как *сфагнум* и некоторые печеночники. [125 – 127]. У гетероспоровых папоротников гаметофиты дифференцированы, а пол гаметофита контролируется спорофитом, воздействующим на спорангии, которые производят либо мелкие «микроспоры», развивающиеся в мужские (микро-) гаметофиты, либо более крупные «мегаспоры», развивающиеся в женские (мега-) гаметофиты [128].

9. Пластичность в определении пола

Пластичность в определении пола отражается в количественной генетической архитектуре, а не в дискретном менделевском состоянии, при этом экспрессия

пола в популяциях регулируется кумулятивными, дозозависимыми эффектами множества взаимодействующих локусов, которые способствуют мужской или женской функции [129, 130]. В таких системах пол ведет себя как полигенный, порогово-зависимый признак, и особи могут обратимо изменять свой половой фенотип в ответ на физиологическое состояние и условия окружающей среды, явление, известное как половая дифаза. Эта пластичность указывает на то, что пол не обязательно определяется фиксированным генетическим диморфизмом, а возникает в результате дифференциальной регуляции генов, общих для всех особей, баланс экспрессии которых модулируется факторами окружающей среды [5, 131, 132]. В этой концепции половой фенотип возникает из комбинированных, дозозависимых эффектов множества взаимодействующих локусов, каждый из которых вносит постепенный вклад в пути, способствующие мужской или женской функции. «Количественное распределение» этих генов относится как к (i) аллельной изменчивости внутри отдельных особей, так и к (ii) частотному распределению аллелей в популяциях, которые в совокупности формируют соотношение полов на уровне популяции и индивидуальное половое выражение. Яркий пример такого количественного и обратимого определения пола можно найти у *Arisaema* (Araceae), где молодые, ограниченные ресурсами особи обычно проявляют мужскую функцию, в то время как более крупные или старые растения переходят в женское или гермафродитное состояние. В этой системе проявление пола тесно коррелирует с размером растения, доступностью ресурсов и гормональным статусом, что согласуется с моделью порогового развития, а не с дискретным генетическим определением пола [133–135]. Сравнимые полигенные и экологически чувствительные архитектуры были описаны у *Mercurialis annua*, где проявление пола непрерывно изменяется и реагирует на доступность питательных веществ, плотность популяции и гормональные манипуляции, несмотря на лежащую в основе генетическую предрасположенность к двудомности [26, 81, 112]. Аналогично, у видов Cucurbitaceae, таких как огурец и дыня, половое выражение регулируется количественными вариациями во взаимодействующих генах, контролирующих биосинтез и передачу сигналов этилена, что приводит к континууму мужских, женских и гермафродитных фенотипов, которые очень чувствительны к условиям окружающей среды [81, 100 – 102, 104 – 107, 111].

На популяционном уровне аллельная изменчивость по множеству локусов генерирует непрерывное распределение половых предрасположенностей, позволяя соотношению полов быстро изменяться в ответ на неоднородность окружающей среды без изменений в базовых частотах генотипов. Такие количественные генетические архитектуры часто модифицируются эпигенетической регуляцией, включая метилирование ДНК и модификации гистонов, которые реагируют на фотопериод, температуру и условия освещения. Эти эпигенетические состояния влияют на активность консервативных сетей развития цветка, включая классы A, B, C, D и E генов идентичности цветка, тем самым интегрируя генетические, гормональные и экологические сигналы в специфические для пола результаты развития [44, 112]. В таблице 3 представлены примеры некоторых видов, касающиеся их различных систем определения пола.

Таблица 3. Системы определения пола у растений — примеры и механизмы.

Разновидность	система определения пола	Основной механизм(ы)	Ссылка(и)
<i>Silene latifolia</i>	Половые хромосомы (XY)	Y-хромосома содержит мужские промоторы и подавляет женские признаки; мужские гены, сцепленные с полом: <i>SIAP3</i> , <i>SISTM</i> и <i>SICUC</i> ; требуется метилирование ДНК.	[15, 50, 53, 71, 122]
<i>Spinacia oleracea</i> (Шпинат)	Половые хромосомы (XY)	Система определения пола, основанная на одном гене; область определения пола расположена в локусе LG4, который связан с мужской специфической областью (MSR).	[15, 54, 98]
<i>Phoenix dactylifera</i> (Финиковая пальма)	Половые хромосомы (XY)	Система определения пола на основе двух генов; определение мужского пола осуществляется с помощью сцепленных с полом генов <i>CYP703</i> и <i>GPAT3</i> , расположенных на Y-хромосоме; кроме того, половые фенотипы определяются не только половыми хромосомами, но и соотношением половых хромосом и аутосом.	[11, 15]
<i>Coccinia grandis</i> (плющелистная тыква)	Половые хромосомы (XY)	Наиболее высокий уровень гетероморфизма X/Y; демонстрирует компенсацию дозы половых хромосом; известно более 1300 генов, сцепленных с полом.	[79, 136]
<i>Ginkgo biloba</i> (Гинкго билоба)	Половые хромосомы (XY)	Гены SLR 200, кодирующие область определения мужского пола (включая четыре гена <i>MADS</i> -box и два гена PPR), экспрессируются специфически у самцов.	[8, 15]

Разновидность система определения пола		Основной механизм(ы)	Ссылка(и)
<i>Fragaria virginiana</i> (Дикая земляника)	Половые хромосомы (ZW)	ZW — женская гетерогаметность; W — женские детерминанты; гены, определяющие половую линию: <i>GMEW</i> , <i>RPP0W</i>	[15, 66, 67]
<i>Carica papaya</i> (Папайя)	Половые хромосомы (XY) с эпигенетическими изменениями	Трехдомные виды: женские XX, мужские XY и гермафродитные XY ^h ; девять генов, участвующих в развитии тычинок и пестиков; половая экспрессия зависит от гормонов (АБК и ауксинов).	[15, 78, 137, 138]
<i>Diospyros kaki</i> (Хурма)	Половые хромосомы (XY) с генетической/эпигенетической информацией	Y-связанная не кодирующая РНК OGI подавляет MeGI; эпигенетическая регуляция влияет на пол.	[11, 15, 76, 77, 80]
<i>Populus deltoides</i> (Тополь дельтовидный)	Половые хромосомы (XY) с главным регулятором генов и эпигенетическими механизмами.	Единственный феминизирующий ген (FERR или <i>popARR17</i>) выступает в качестве главного регулятора; два Y-специфических гена, FERR-R и MSL, запускают процесс определения пола.	[15, 44, 51, 76, 77, 139]
<i>Asparagus officinalis</i>	Половые хромосомы (XY) и регуляторы гормонов	Система регуляции пола, состоящая из двух генов (<i>SOFF</i> и <i>aspTDF</i>), оба локализованы в SDR на Y-хромосоме; гиббереллины оказывают маскулинизирующее действие.	[63, 82, 83]
<i>Mercurialis annua</i> (Годовая ртуть)	Половые хромосомы (XY) с генными и гормональными регуляторами	На пол влияют множественные локусы, находящиеся под гормональным контролем (ауксины/цитокинины).	[81, 112]
<i>Cucumis sativus</i> (Огурец)	Генетические, гормональные и экологические регуляторы	Множество половых генов с сильным влиянием	[104, 105, 108, 109, 140]

Разновидность система определения пола		Основной механизм(ы)	Ссылка(и)
<i>Cucumis melo</i> (Дыня)	Генетические, эпигенетические и гормональные регуляторы	этилена/гормонов, модулируемое окружающей средой. Гены пола <i>CmACS11</i> и <i>CmWIP1</i> взаимодействуют и модулируются эпигенетическими метками, регулирующими остановку развития примордий; эпигенетическое метилирование влияет на промоторы.	[15, 94, 118, 119, 140]
<i>Zea mays</i> (Кукуруза)	Генетические, эпигенетические и гормональные регуляторы	Однодомные, множественные гены (<i>tassel/seed1-4</i> и др.) регулируют остановку развития цветочных органов посредством гормональных (ГК и ЖА) путей и микроРНК.	[93, 116, 140]
<i>Eucommia ulmoides</i>	Экспрессия, зависящая от гена	Гены MADS-бокса с половой дифференциацией (<i>EuAP3</i> и <i>EuAG</i>) определяют половые различия в тканях (мужские и женские).	[139]
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Генетические и гормональные	Гермафродит с половой дифференциацией экспрессии генов; отсутствие отдельных хромосом.	[33, 34, 38, 121]
<i>Arisaema triphyllum</i> (Аризема трёхлистная)	Экологические и физиологические	Пол определяется окружающей средой и может меняться в течение жизни индивида под влиянием питательных веществ и размера растений.	[131, 133, 135]
<i>Acer pensylvanicum</i> (Полосатый клен)	Экологические и физиологические	Смена пола при стрессе/потере ветвей; зависит от размера и состояния.	[141]
<i>Лилия одноцветная</i> вар. мегалантум	Относящийся к окружающей среде	Доступность ресурсов влияет на проявление пола; уровень питательных веществ	[142]

Разновидность система определения пола	Основной механизм(ы)	Ссылка(и)
	влияет на распределение ресурсов между мужскими и гермафродитными признаками цветка.	

10. Выводы

В заключение можно сказать, что определение пола у растений происходит посредством многоуровневой регуляторной сети: 1. Генетические переключатели на половых хромосомах или аутосомах инициируют развитие мужских или женских структур в цветочной меристеме. 2. Распространяющиеся гормональные сигналы усиливают решения относительно типа полового развития. 3. Эпигенетические метки, такие как метилирование ДНК, гистоновый код и некодирующие РНК, определяют спецификацию пола в контексте хроматина. 4. Транскрипционные сети, в частности, через гены, определяющие идентичность цветка, определяют формирование органов.

Конвергентная модель предполагает, что разнообразные генетические механизмы в конечном итоге регулируют общие нижестоящие эффекторные модули: гены цветочного класса *B*. Будущие исследования, особенно те, которые включают геномику на основе секвенирования длинных прочтений, редактирование генов CRISPR и широкие филогенетические исследования, углубят наше понимание того, как половые системы растений независимо и неоднократно эволюционировали.

Благодарности

Автор подтверждает использование программы ChatGPT, версия GPT-5.3, для редактирования текста. Инструмент применялся для повышения ясности и придания научного стиля изложению, а все правки были тщательно проверены и подтверждены автором для обеспечения точности, соответствия академическим стандартам и научной добросовестности. Автор полностью поддерживает соблюдение журналами Academia.edu рекомендаций COPE по использованию ИИ в издательской этике и подтверждает, что это использование осуществлялось ответственно и этично.

Финансирование

Данное исследование было профинансировано Ботаническим институтом им. Комарова РАН в рамках гранта 124013100862-0 по проекту «Поливариативность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, регулирование морфологических процессов *in vivo* и *in vitro*» (2024–2028).

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Заявление о доступности данных

В данном исследовании не создавались и не анализировались новые данные. Обмен данными в рамках данной статьи не предусмотрен.

Примечание издателя

Журналы Academia.edu сохраняют нейтральную позицию в отношении территориальных претензий, указанных на опубликованных картах, и принадлежности к учреждениям. Все утверждения, выраженные в этой статье, являются исключительно мнением авторов и не обязательно отражают мнение их аффилированных организаций, а также издателя, редакторов и рецензентов. Любой продукт, который может быть оценен в этой статье, или утверждение, которое может быть сделано его производителем, не гарантируется и не подтверждается издателем.

References (p.21)

- 1 Kapoor B, Kumar P, Verma V, Irfan M, Sharma R, Bhargava B. How plants conquered land: evolution of terrestrial adaptation. J Evol Biol. 2023;36(1):5–14. doi: 10.1111/jeb.14062
- 2 Brukhin V, Curtis MD, Grossniklaus U. The angiosperm female gametophyte: no longer forgotten generation. Curr Sci. 2005;89(11):1844–52 [accessed on 5 February 2026]. Available from: <https://www.currentscience.ac.in/Volumes/89/11/1844.pdf>
- 3 Brukhin VB, Jaciubek M, Bolaños Carpio A, Kuzmina V, Grossniklaus U. Female gametophytic mutants of *Arabidopsis thaliana* identified in a gene trap insertional mutagenesis screen. Int J Dev Biol. 2011;55(1):73–84. doi: 10.1387/ijdb.092989vb
- 4 Becker A, Chen X, Dresselhaus T, Gutsche N, Müller-Schüssele SJ, Sprunck S, et al. Sexual reproduction in land plants: an evolutionary perspective. Plant Reprod. 2025;38(2):12. doi: 10.1007/s00497-025-00522-4
- 5 Cronk Q. Some sexual consequences of being a plant. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2022;377(1850):20210213. doi: 10.1098/rstb.2021.0213
- 6 Pandey S, Moradi AB, Dovzhenko O, Touraev A, Palme K, Welsch R. Molecular control of sporophyte-gametophyte ontogeny and transition in plants. Front Plant Sci. 2022;12:789789. doi: 10.3389/fpls.2021.789789
- 7 Cronk Q. The distribution of sexual function in the flowering plant: from monoecy to dioecy. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2022;377(1850):20210486. doi: 10.1098/rstb.2021.0486
- 8 Gong W, Filatov DA. Evolution of the sex-determining region in *Ginkgo biloba*. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2022;377(1850):20210229. doi: 10.1098/rstb.2021.0229
- 9 Walas Ł, Mandryk W, Thomas PA, Tyrała-Wierucka Z, Iszkuło G. Sexual systems in gymnosperms: a review. Basic Appl. Ecol. 2018;31:1–9. doi: 10.1016/j.baee.2018.05.009
- 10 Renner SS. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. Am J Bot. 2014;101(10):1588–96. doi: 10.3732/ajb.1400196
- 11 Leite Montalvão AP, Kersten B, Fladung M, Müller NA. The diversity and dynamics of sex determination in dioecious plants. Front Plant Sci. 2021;11:580488. doi: 10.3389/fpls.2020.580488
- 12 Zhang J, Boualem A, Bendahmane A, Ming R. Genomics of sex determination. Curr Opin Plant Biol. 2014;18:110–6. doi: 10.1016/j.pbi.2014.02.012
- 13 Jabbour F, Espinosa F, Dejonghe Q, Le Péchon T. Development and evolution of unisexual flowers: a review. Plants. 2022;11(2):155. doi: 10.3390/plants11020155
- 14

Spigler RB, Ashman TL. Gynodioecy to dioecy: are we there yet? *Ann Bot.* 2012;109(3):531–43. doi: 10.1093/aob/mcr170

15

Li W, Fu W, Hou J, Yang Y, Yin T. Evolution of plant sex and molecular mechanisms underlying plants sex separation. *For Res.* 2023;3:1.

16

Taylor DR, Olson MS, McCauley DE. A quantitative genetic analysis of nuclear-cytoplasmic male sterility in structured populations of *Silene vulgaris*. *Genetics.* 2001;158(2):833–41. doi: 10.1093/genetics/158.2.833

17

Mollion M, Ehlers BK, Figuet E, Santoni S, Lenormand T, Maurice S, et al. Patterns of genome-wide nucleotide diversity in the gynodioecious plant thymus vulgaris are compatible with recent sweeps of cytoplasmic genes. *Genome Biol Evol.* 2018;10(1):239–48. doi: 10.1093/gbe/evx272

18

Fénart S, Touzet P, Arnaud JF, Cuguen J. Emergence of gynodioecy in wild beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima* L.): a genealogical approach using chloroplastic nucleotide sequences. *Proc Biol Sci.* 2006;273(1592):1391–8. doi: 10.1098/rspb.2005.3464

19

de Haan AA, Koelewijn HP, Hunscheid MP, Van Damme JM. The dynamics of gynodioecy in *Plantago lanceolata* L. II. Mode of action and frequencies of restorer alleles. *Genetics.* 1997;147(3):1317–28. doi: 10.1093/genetics/147.3.1317

20

Chang SM. Gender-specific inbreeding depression in a gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). *Am J Bot.* 2007;94(7):1193–204. doi: 10.3732/ajb.94.7.1193

21

Delph LF, Montgomery BR. The evolutionary dynamics of gynodioecy in *Lobelia*. *Int J Plant Sci.* 2014;175(4):383–91. doi: 10.1086/675572

22

Muyle A, Martin H, Zemp N, Mollion M, Gallina S, Tavares R, et al. Dioecy is associated with high genetic diversity and adaptation rates in the plant genus *Silene*. *Mol Biol Evol.* 2021;38(3):805–18. doi: 10.1093/molbev/msaa229

23

Cossard GG, Gerchen JF, Li X, Cuenot Y, Pannell JR. The rapid dissolution of dioecy by experimental evolution. *Curr Biol.* 2021;31(6):1277–83.e5. doi: 10.1016/j.cub.2020.12.028

24

Barrett SCH. Plant sex: best to be bisexual when mates are scarce. *Curr Biol.* 2021;31(6):R298–300. doi: 10.1016/j.cub.2021.01.021

25

Charlesworth D, Harkess A. Why should we study plant sex chromosomes? *Plant Cell.* 2024;36(5):1242–56. doi: 10.1093/plcell/koad278

26

Gerchen JF, Veltsos P, Pannell JR. Recurrent allopolyploidization, Y-chromosome introgression and the evolution of sexual systems in the plant genus *Mercurialis*. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2022;377(1850):20210224. doi: 10.1098/rstb.2021.0224

27

Ishida K, Hiura T. Mating system and population genetic structure of an androdioecious tree, *Fraxinus lanuginosa* Koidz. (Oleaceae) in northern Japan. *Heredity.* 2002;88(4):296–301. doi: 10.1038/sj.hdy.6800043

28

López-Almansa JC, Pannell JR, Gil L. Female sterility in *Ulmus minor* (Ulmaceae): a hypothesis invoking the cost of sex in a clonal plant. *Am J Bot.* 2003;90(4):603–9. doi: 10.3732/ajb.90.4.603

29

Yamaguchi S, Iwasa Y. Evolutionary game in an androdioecious population: coupling of outcrossing and male production. *J Theor Biol.* 2021;513:110594. doi: 10.1016/j.jtbi.2021.110594

30

Schenk JJ, Appleton AD. Development differs between independently evolved staminode whorls in the same flower. *Am J Bot.* 2023;110(5):e16171. doi: 10.1002/ajb2.16171

31

Wang S, Wang Y, Chen Y, Zhao Y, Gao M. Advances in the evolutionary mechanisms and genomic studies of sexual differentiation in lauraceae plants. *Int. J. Mol. Sci.* 2025;26:4335. doi: 10.3390/ijms26094335

32

Pajarón S, Pangua E, Quintanilla LG, Jiménez A. Influence of water availability on gender determination of gametophytes in a diploid-polyploid complex of a xerophytic fern genus. *AoB Plants*. 2015;7:plv047. doi: 10.1093/aobpla/plv047

33

Lenhard M, Bohnert A, Jürgens G, Laux T. Termination of stem cell maintenance in *Arabidopsis* floral meristems by interactions between *WUSCHEL* and *AGAMOUS*. *Cell*. 2001;105(6):805–14. doi: 10.1016/S0092-8674(01)00390-7

34

Mizukami Y, Ma H. Determination of *Arabidopsis* floral meristem identity by *AGAMOUS*. *Plant Cell*. 1997;9(3):393–408. doi: 10.1105/tpc.9.3.393

35

Brukhin V, Morozova N. Plant growth and development—basic knowledge and current views. *Math Model Nat Phenom*. 2011;6(2):1–53. doi: 10.1051/mmnp/20116201

36

Cruz JO, San Martin JAB, Lubini G, Strini EJ, Sobral R, Pinoti VF, et al. *SC1* is a direct target of *AGAMOUS* and *WUSCHEL* and is specifically expressed in the floral meristematic cells. *Front Plant Sci*. 2021;12:642879. doi: 10.3389/fpls.2021.642879

37

Maio KA, Moubayidin L. ‘Organ’ising floral organ development. *Plants*. 2024;13(12):1595. doi: 10.3390/plants13121595

38

Wellmer F, Riechmann JL, Alves-Ferreira M, Meyerowitz EM. Genome-wide analysis of spatial gene expression in *Arabidopsis* flowers. *Plant Cell*. 2004;16(5):1314–26. doi: 10.1105/tpc.021741

39

Ito T. Coordination of flower development by homeotic master regulators. *Curr Opin Plant Biol*. 2011;14(1):53–9. doi: 10.1016/j.pbi.2010.08.013

40

Meyerowitz EM. Plants compared to animals: the broadest comparative study of development. *Science*. 2002;295(5559):1482–5. doi: 10.1126/science.1066609

41

Pinyopich A, Ditta GS, Savidge B, Liljegren SJ, Baumann E, Wisman E, et al. Assessing the redundancy of *MADS*-box genes during carpel and ovule development. *Nature*. 2003;424(6944):85–8. doi: 10.1038/nature01741

42

Sun Y, Ren T, Zhao J, Zhao W, Nie L. Expression patterns of *ABCE* model genes during flower development of melon (*Cucumis melo* L.). *Gene Expr Patterns*. 2023;47:119306. doi: 10.1016/j.gep.2023.119306

43

Wu Q, Wu Y, Li R, Cao H, Li Z, Li Q, et al. Research progress on the regulation of plant floral organ development by the *MADS*-box gene family. *Int J Mol Sci*. 2025;26(18):8946. doi: 10.3390/ijms26188946

44

Zhou L, Iqbal A, Yang M, Yang Y. Research progress on gene regulation of plant floral organogenesis. *Genes*. 2025;16(1):79. doi: 10.3390/genes16010079

45

Hugouvieux V, Blanc-Mathieu R, Janeau A, Paul M, Lucas J, Xu X, et al. *SEPALLATA*-driven *MADS* transcription factor tetramerization is required for inner whorl floral organ development. *Plant Cell*. 2024;36(9):3435–50. doi: 10.1093/plcell/koae151

46

Weigel D, Meyerowitz EM. The ABCs of floral homeotic genes. *Cell*. 1994;78(2):203–9. doi: 10.1016/0092-8674(94)90291-7

47

Carey S, Yu Q, Harkess A. The diversity of plant sex chromosomes highlighted through advances in genome sequencing. *Genes*. 2021;12(3):381. doi: 10.3390/genes12030381

48

Carey SB, Aközbeke L, Lovell JT, Jenkins J, Healey AL, Shu S, et al. ZW sex chromosome structure in *Amborella trichopoda*. *Nat Plants*. 2024;10(12):1944–54. doi: 10.1038/s41477-024-01858-x

49

Charlesworth D, Guttman SD. The evolution of dioecy and plant sex chromosome systems. In: Ainsworth CC, editor. *Sex determination in plants*. 1st ed. London: Garland Science, London; 1999. 244p.

50

Kazama Y, Kobayashi T, Filatov DA. Evolution of sex-determination in dioecious plants: from active Y to X/A balance? *Bioessays*. 2023;45(11):e2300111. doi: 10.1002/bies.202300111

51

Renner SS, Müller NA. Plant sex chromosomes defy evolutionary models of expanding recombination suppression and genetic degeneration. *Nat Plants*. 2021;7(4):392–402. doi: 10.1038/s41477-021-00884-3

52

Baránková S, Pascual-Díaz JP, Sultana N, Alonso-Lifante MP, Balant M, Barros K, et al. Sex-chrom, a database on plant sex chromosomes — catalogues known systems and is a good starting point for lists of species. *New Phytol*. 2020;227(6). doi: 10.1111/nph.16635

53

Moraga C, Branco C, Rougemont Q, Jedlička P, Mendoza-Galindo E, Veltsos P, et al. The *Silene latifolia* genome and its giant Y chromosome. *Science*. 2025;387(6734):630–6. doi: 10.1126/science.adj7430

54

Charlesworth D. Why and how do Y chromosome stop recombining? *J Evol Biol*. 2023;36(3):632–6. doi: 10.1111/jeb.14137

55

Balounova V, Gogela R, Cegan R, Cangren P, Zluvova J, Safar J, et al. Evolution of sex determination and heterogamety changes in section Otites of the genus *Silene*. *Sci Rep*. 2019;9(1):1045. doi: 10.1038/s41598-018-37412-x

56

Martin H, Carpentier F, Gallina S, Godé C, Schmitt E, Muyle A, et al. Evolution of young sex chromosomes in two dioecious sister plant species with distinct sex determination systems. *Genome Biol Evol*. 2019;11(2):350–61. doi: 10.1093/gbe/evz001

57

Carey SB, Lovell JT, Jenkins J, Leebens-Mack J, Schmutz J, Wilson MA, et al. Representing sex chromosomes in genome assemblies. *Cell Genom*. 2022;2(5):100132. doi: 10.1016/j.xgen.2022.100132

58

Divashuk MG, Alexandrov OS, Razumova OV, Kirov IV, Karlov GI. Molecular cytogenetic characterization of the dioecious *Cannabis sativa* with an XY chromosome sex determination system. *PLoS ONE*. 2014;9(1):e85118. doi: 10.1371/journal.pone.0085118

59

Romanov DV, Karlov GI, Divashuk MG. Developing oligo probes for chromosomes identification in hemp (*Cannabis sativa* L.). *Plants*. 2022;11(15):1900. doi: 10.3390/plants11151900

60

Riera-Begue A, Toscani M, Malik A, Dowling CA, Schilling S, Melzer R. A simple and reliable PCR-based method to differentiate between XX and XY sex genotypes in *Cannabis sativa*. *Planta*. 2025;262(4):87. doi: 10.1007/s00425-025-04804-z

61

Geraldes A, Hefer CA, Capron A, Kolosova N, Martinez-Núñez F, Soolanayakanahally RY, et al. Recent Y chromosome divergence despite ancient origin of dioecy in poplars (*Populus*). *Mol Ecol*. 2015;24(13):3243–56. doi: 10.1111/mec.13126

62

Hou J, Ye N, Zhang D, Chen Y, Fang L, Dai X, et al. Different autosomes evolved into sex chromosomes in the sister genera of *Salix* and *Populus*. *Sci Rep*. 2015;5:9076. doi: 10.1038/srep09076

63

Harkess A, Huang K, van der Hulst R, Tissen B, Caplan JL, Koppula A, et al. Sex Determination by Two Y-linked genes in garden asparagus. *Plant Cell*. 2020;32(6):1790–6. doi: 10.1105/tpc.19.00859

64

Hu N, Sanderson BJ, Guo M, Feng G, Gambhir D, Hale H, et al. Evolution of a ZW sex chromosome system in willows. *Nat Commun*. 2023;14(1):7144. doi: 10.1038/s41467-023-42880-5

65

Wang Y, Cai X, Zhang Y, Hörandl E, Zhang Z, He L. The male-heterogametic sex determination system on chromosome 15 of *Salix triandra* and *Salix arbutifolia* reveals ancestral male heterogamety and subsequent turnover events in the genus *Salix*. *Heredity*. 2023;130(3):122–34. doi: 10.1038/s41437-022-00586-2

66

Cauret CMS, Mortimer SME, Roberti MC, Ashman TL, Liston A. Chromosome-scale assembly with a phased sex-determining region resolves features of early Z and W chromosome differentiation in a wild octoploid strawberry. *G3*. 2022;12(8):jkac139. doi: 10.1093/g3journal/jkac139

67

Cullen N, Richardson E, Budinsky T, Reeb R, Mortimer S, Liston A, et al. Range-wide study in a sexually polymorphic wild strawberry reveals climatic and soil associations of sex ratio, sexual dimorphism and sex chromosomes. *J Ecol*. 2025;113(7):1712–25. doi: 10.1111/1365-2745.70056

68

Kafkas S, Khodaeiaminjan M, Güney M, Kafkas E. Identification of sex-linked SNP markers using RAD sequencing suggests ZW/ZZ sex determination in *Pistacia vera* L. *BMC Genom.* 2015;16(1):98. doi: 10.1186/s12864-015-1326-6

69

Kafkas S, Ma X, Zhang X, Topçu H, Navajas-Pérez R, Wai CM, et al. Pistachio genomes provide insights into nut tree domestication and ZW sex chromosome evolution. *Plant Commun.* 2023;4(3):100497. doi: 10.1016/j.xplc.2022.100497

70

Papadopoulos AST, Chester M, Ridout K, Filatov D. Rapid Y degeneration and dosage compensation in plant sex chromosomes. *Proc Nat Acad Sci USA.* 2015;112(42):13021–6. doi: 10.1073/pnas.1508454112

71

Steflova P, Tokan V, Vogel I, Lexa M, Macas J, Novak P, et al. Contrasting patterns of transposable element and satellite distribution on sex chromosomes (XY1Y2) in the dioecious plant *Rumex acetosa*. *Genome Biol Evol.* 2013;5(4):769–82. doi: 10.1093/gbe/evt049

72

Wang D, Li Y, Li M, Yang W, Ma X, Zhang L, et al. Repeated turnovers keep sex chromosomes young in willows. *Genome Biol.* 2022;23(1):200. doi: 10.1186/s13059-022-02769-w

73

Ainsworth CC, Lu J, Winfield M, Parker JS. Sex determination by X: autosome dosage: *Rumex acetosa* (sorrel). In: Ainsworth CC, editor. Sex determination in plants. Oxford: BIOS Scientific Publishers Ltd.; 1999. p. 121–36.

74

Ainsworth C, Rahman A, Parker J, Edwards G. Intersex inflorescences of *Rumex acetosa* demonstrate that sex determination is unique to each flower. *New Phytol.* 2005;165(3):711–20. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01281.x

75

Lesaffre T, Pannell JR, Mullon C. An explanation for the prevalence of XY over ZW sex determination in species derived from hermaphroditism. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2024;121(40):e2406305121. doi: 10.1073/pnas.2406305121

76

Xue L, Wu H, Chen Y, Li X, Hou J, Lu J, et al. Evidences for a role of two Y-specific genes in sex determination in *Populus deltoides*. *Nat Commun.* 2020;11(1):5893. doi: 10.1038/s41467-020-19559-2

77

Müller NA, Kersten B, Leite Montalvao AP, Mähler N, Bernhardsson C, Bräutigam K, et al. A Single gene underlies the dynamic evolution of poplar sex determination. *Nat Plants.* 2020;6:630–7. doi: 10.1038/s41477-020-0672-9

78

Chae T, Harkess A, Moore RC. Sex-linked gene expression and the emergence of hermaphrodites in *Carica papaya*. *Am J Bot.* 2021;108(6):1029–41. doi: 10.1002/ajb2.1689

79

Janoušek B, Gogela R, Bacovsky V, Renner SS. The evolution of huge Y chromosomes in *Coccinia grandis* and its sister, *Coccinia schimperi*. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2022;377(1850):20210294. doi: 10.1098/rstb.2021.0294

80

Hyden B, Carlson CH, Gouker FE, Schmutz J, Barry K, Lipzen A, et al. Integrative genomics reveals paths to sex dimorphism in *Salix purpurea* L. *Hortic Res.* 2021;8(1):170. doi: 10.1038/s41438-021-00606-y

81

Li D, Sheng Y, Niu H, Li Z. Gene interactions regulating sex determination in cucurbits. *Front Plant Sci.* 2019;10:1231. doi: 10.3389/fpls.2019.01231

82

Andreuzza S. Y keep your X? Insights into the genetic basis of plant sex chromosome evolution. *Plant Cell.* 2020;32(6):1769–70. doi: 10.1105/tpc.20.00265

83

Bracale M, Caporali E, Galli MG, Longo C, Marziani-Longo G, Rossi G, et al. Sex determination and differentiation in *Asparagus officinalis* L. *Plant Sci.* 1991;80:67–77. doi: 10.1016/0168-9452(91)90273-B

84

Charlesworth B, Charlesworth D. Evolution: a new idea about the degeneration of Y and W chromosomes. *Curr Biol.* 2020;30(15):R871–3. doi: 10.1016/j.cub.2020.06.008

85

Charlesworth D. The timing of genetic degeneration of sex chromosomes. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2021;376(1832):20200093. doi: 10.1098/rstb.2020.0093

86

Hobza R, Bačovský V, Čegan R, Horáková L, Hubinský M, Janíček T, et al. Sexy ways: approaches to studying plant sex chromosomes. *J Exp Bot.* 2024;75(17):5204–19. doi: 10.1093/jxb/erae173

87

Hallingbäck HR, Pucholt P, Ingvarsson PK, Rönnerberg-Wästljung AC, Berlin S. Genome-wide association mapping uncovers sex-associated copy number variation markers and female hemizygous regions on the W chromosome in *Salix viminalis*. *BMC Genom.* 2021;22(1):710. doi: 10.1186/s12864-021-08021-2

88

Takahashi K, Suzuki S, Kawai-Toyooka H, Yamamoto K, Hamaji T, Ootsuki R, et al. Reorganization of the ancestral sex-determining regions during the evolution of trioecy in *Pleodorina starrii*. *Commun Biol.* 2023;6(1):590. doi: 10.1038/s42003-023-04949-1

89

Yamamoto K, Matsuzaki R, Mahakham W, Heman W, Sekimoto H, Kawachi M, et al. Expanded male sex-determining region conserved during the evolution of homothallism in the green alga *Volvox*. *iScience.* 2023;26(6):106893. doi: 10.1016/j.isci.2023.106893

90

Vekemans X, Castric V, Hipperson H, Müller NA, Westerdahl H, Cronk Q. Whole-genome sequencing and genome regions of special interest: lessons from major histocompatibility complex, sex determination, and plant self-incompatibility. *Mol Ecol.* 2021;30(23):6072–86. doi: 10.1111/mec.16020

91

Yue J, Chen Q, Zhang S, Lin Y, Ren W, Li B, et al. Origin and evolution of the kiwifruit Y chromosome. *Plant Biotechnol J.* 2024;22(2):287–9. doi: 10.1111/pbi.14213

92

Akagi T, Pilkington SM, Varkonyi-Gasic E, Henry IM, Sugano SS, Sonoda M, et al. Two Y-chromosome-encoded genes determine sex in kiwifruit. *Nat Plants.* 2019;5(8):801–9. doi: 10.1038/s41477-019-0489-6

93

Klein H, Gallagher J, Demesa-Arevalo E, Abraham-Juárez MJ, Heeney M, Feil R, et al. Recruitment of an ancient branching program to suppress carpel development in maize flowers. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2022;119(2):e2115871119. doi: 10.1073/pnas.2115871119

94

Boualem A, Troadec C, Camps C, Lemhemdi A, Morin H, Sari MA, et al. A cucurbit androecy gene reveals how unisexual flowers develop and dioecy emerges. *Science.* 2015;350(6261):688–91. doi: 10.1126/science.aac8370

95

Akagi T, Henry IM, Tao R, Comai L. A Y-chromosome-encoded small RNA acts as a sex determinant in persimmons. *Science.* 2014;346(6209):646–50. doi: 10.1126/science.1257225

96

Yang HW, Akagi T, Kawakatsu T, Tao R. Gene networks orchestrated by MeGI: a single-factor mechanism underlying sex determination in persimmon. *Plant J.* 2019;98:97–111. doi: 10.1111/tpj.14202

97

Zhang X, Pan L, Guo W, Li Y, Wang W. A convergent mechanism of sex determination in dioecious plants: distinct sex-determining genes display converged regulation on floral B-class genes. *Front Plant Sci.* 2022;13:953445. doi: 10.3389/fpls.2022.953445

98

Pfent C, Pobursky KJ, Sather DN, Golenberg EM. Characterization of *SpAPETALA3* and *SpPISTILLATA*, B class floral identity genes in *Spinacia oleracea*, and their relationship to sexual dimorphism. *Dev Genes Evol.* 2005;215:132–42. doi: 10.1007/s00427-004-0459-4

99

Leite Montalvão AP, Kersten B, Kim G, Fladung M, Müller NA. ARR17 controls dioecy in *Populus* by repressing B-class *MADS*-box gene expression. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2022;377(1850):20210217. doi: 10.1098/rstb.2021.0217

100

García A, Aguado E, Martínez C, Loska D, Beltrán S, Valenzuela JL, et al. The ethylene receptors *CpETR1A* and *CpETR2B* cooperate in the control of sex determination in *Cucurbita pepo*. *J Exp Bot.* 2020;71(1):154–67. doi: 10.1093/jxb/erz417

101

Schilling S, McCabe PF, Melzer R. Love is in the air: ethylene and sex determination in *Cucurbita pepo*. *J Exp Bot.* 2020;71(1):4–6. doi: 10.1093/jxb/erz412

102

- Cebrián G, Iglesias-Moya J, Romero J, Martínez C, Garrido D, Jamilena M. The ethylene biosynthesis gene *CpACO1A*: a new player in the regulation of sex determination and female flower development in *Cucurbita pepo*. *Front Plant Sci.* 2022;12:817922. doi: 10.3389/fpls.2021.817922
103
- Pelayo MA, Wellmer F. Breaking boundaries: a novel role for *CUC* genes in sex determination in cucurbits. *J Exp Bot.* 2024;75(7):1796–99. doi: 10.1093/jxb/erae056
104
- Martínez C, Jamilena M. To be a male or a female flower, a question of ethylene in cucurbits. *Curr Opin Plant Biol.* 2021;59:101981. doi: 10.1016/j.pbi.2020.101981
105
- Takahashi H, Suge H. Sex expression and ethylene production in cucumber plants as affected by 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *J Jpn Soc Hort Sci.* 1982;51(1):51–5. doi: 10.2503/jjshs.51.51
106
- Li Q, Chen P, Tang H, Zeng F, Li X. Integrated transcriptome and hormone analyses provide insights into silver thiosulfate-induced “maleness” responses in the floral sex differentiation of pumpkin (*Cucurbita moschata* D.). *Front Genet.* 2022;13:960027. doi: 10.3389/fgene.2022.960027
107
- Xue S, Huang H, Xu Y, Liu L, Meng Q, Zhu J, et al. Transcriptomic analysis reveals the molecular basis of photoperiod-regulated sex differentiation in tropical pumpkins (*Cucurbita moschata* Duch.). *BMC Plant Biol.* 2024;24(1):90. doi: 10.1186/s12870-024-04777-3
108
- Saito S, Fujii N, Miyazawa Y, Yamasaki S, Matsuura S, Mizusawa H, et al. Correlation between development of female flower buds and expression of the *CS-ACS2* gene in cucumber plants. *J Exp Bot.* 2007;58(11):2897–907. doi: 10.1093/jxb/erm141
109
- Zhang H, Li S, Yang L, Cai G, Chen H, Gao D, et al. Gain-of-function of the 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene *ACS1G* induces female flower development in cucumber gynoecy. *Plant Cell.* 2021;33(2):306–21. doi: 10.1093/plcell/koaa018
110
- Yamasaki S, Matsumoto T, Tomota Y, Watanabe N, Tanaka T. Female flowers with short ovaries in ‘Lemon’ cucumber (*Cucumis sativus*) plants and their progeny carrying the mm genotype (*CS-ACS2* genes with c.97G > T mutations): a novel trimonoecious phenotype. *J Plant Res.* 2025;138(1):77–93. doi: 10.1007/s10265-024-01583-8
111
- Rudich J. Biochemical aspects of hormonal regulation of sex expression in Cucurbits. In: Bates DM, Robinson RW, editors. *Biology and utilization of the Cucurbitaceae*. Ithaca (NY): Cornell University Press; 1990. p. 269–80.
112
- Khadka J, Yadav NS, Guy M, Grafi G, Golan-Goldhirsh A. Epigenetic aspects of floral homeotic genes in relation to sexual dimorphism in the dioecious plant *Mercurialis annua*. *J Exp Bot.* 2019;70(21):6245–59. doi: 10.1093/jxb/erz379
113
- Brukhin V, Albertini E. Epigenetic modifications in plant development and reproduction. *Epigenomes.* 2021;5(4):25. doi: 10.3390/epigenomes5040025
114
- Sammarco I, Krtilová E, Slovák M, Lafon Placette C. Reversibility of sex changes in the plant kingdom: more important than we thought? *Biol Rev Camb Philos Soc.* 2025;100(6):2199–216. doi: 10.1111/brv.70043
115
- Cronk Q, Müller NA. Default sex and single gene sex determination in dioecious plants. *Front Plant Sci.* 2020;11:1162. doi: 10.3389/fpls.2020.01162
116
- Chuck G, Meeley R, Irish E, Sakai H, Hake S. The maize *tassel/seed4* microRNA controls sex determination and meristem cell fate by targeting *Tasselseed6/indeterminate spikelet1*. *Nat Genet.* 2007;39(12):1517–21. doi: 10.1038/ng.2007.20
117
- Li ZF, Zhang YC, Chen YQ. miRNAs and lncRNAs in reproductive development. *Plant Sci.* 2015;238:46–52. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.05.017
118
- Latrasse D, Rodriguez-Granados NY, Veluchamy A, Mariappan KG, Bevilacqua C, Crapart N, et al. The quest for epigenetic regulation underlying unisexual flower development in *Cucumis melo*. *Epigen Chrom.* 2017;10:22. doi: 10.1186/s13072-017-0132-6

119

Martin A, Troadec C, Boualem A, Rajab M, Fernandez R, Morin H, et al. A transposon-induced epigenetic change leads to sex determination in melon. *Nature*. 2009;461(7267):1135–8. doi: 10.1038/nature08498

120

Liu J, Chatham L, Aryal R, Yu Q, Ming R. Differential methylation and expression of *HUA1* ortholog in three sex types of papaya. *Plant Sci*. 2018;272:99–106. doi: 10.1016/j.plantsci.2018.04.001

121

Cheng Y, Kato N, Wang W, Li J, Chen X. Two RNA binding proteins, *HEN4* and *HUA1*, act in the processing of *AGAMOUS* pre-mRNA in *Arabidopsis thaliana*. *Dev Cell*. 2003;4(1):53–66. doi: 10.1016/S1534-5807(02)00399-4

122

Janoušek B, Siroký J, Vyskot B. Epigenetic control of sexual phenotype in a dioecious plant, *Melandrium album*. *Mol Gen Genet*. 1996;250(4):483–90. doi: 10.1007/BF02174037

123

Wu G, Tian X, Qiu Q, Zhang Y, Fan X, Yuan D. Dynamic cytological and transcriptomic analyses provide novel insights into the mechanisms of sex determination in *Castanea henryi*. *Front Plant Sci*. 2023;14:1257541. doi: 10.3389/fpls.2023.1257541

124

Lei R, Li X, Ma Z, Lv Y, Hu Y, Yu D. Arabidopsis WRKY2 and WRKY34 transcription factors interact with VQ20 protein to modulate pollen development and function. *Plant J*. 2017;91(6):962–76. doi: 10.1111/tpj.13619

125

Healey AL, Piatkowski B, Lovell JT, Sreedasyam A, Carey SB, Mamidi S, et al. Newly identified sex chromosomes in the Sphagnum (peat moss) genome alter carbon sequestration and ecosystem dynamics. *Nat Plants*. 2023;9(2):238–54. doi: 10.1038/s41477-022-01333-5

126

Atallah NM, Banks JA. Reproduction and the pheromonal regulation of sex type in fern gametophytes. *Front Plant Sci*. 2015;6:100. doi: 10.3389/fpls.2015.00100

127

Charlesworth D. The mysterious sex chromosomes of haploid plants. *Heredity*. 2022;129(1):17–21. doi: 10.1038/s41437-022-00524-2

128

Chakraborty S. Flipping the sex switch: genetic insights into sex determination factor in *Ceratopteris richardii*. *Plant Cell*. 2025;37(4):koaf079. doi: 10.1093/plcell/koaf079

129

Käfer J, Méndez M, Mousset S. Labile sex expression in angiosperm species with sex chromosomes. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2022;377(1850):20210216. doi: 10.1098/rstb.2021.0216

130

Li W, Wang Y, Qian R, Yao Y, Xue X, Chen J, et al. Integrative control of plant sex determination: genes, hormones, and environment. *Plant Sci*. 2025;361:112800. doi: 10.1016/j.plantsci.2025.112800

131

Goodnoe TT, Hill JP. Plasticity of female reproductive resource allocation depends on the presence or absence of prior environmental sex determination in *Ceratopteris richardii*. *Ecol Evol*. 2018;8(12):6133–43. doi: 10.1002/ece3.4159

132

Monthony AS, de Ronne M, Torkamaneh D. Exploring ethylene-related genes in *Cannabis sativa*: implications for sexual plasticity. *Plant Reprod*. 2024;37(3):321–39. doi: 10.1007/s00497-023-00492-5

133

Renner SS, Zhang LB, Murata J. A chloroplast phylogeny of *Arisaema* (Araceae) illustrates tertiary floristic links between Asia, North America, and East Africa. *Am J Bot*. 2004;91(6):881–8. doi: 10.3732/ajb.91.6.881

134

Vitt P, Holsinger KE, Jones CS. Local differentiation and plasticity in size and sex expression in jack-in-the-pulpit, *Arisaema triphyllum* (Araceae). *Am J Bot*. 2003;90(12):1729–35. doi: 10.3732/ajb.90.12.1729

135

Srivastava P, Banerji BK. Gender biasing in *Arisaema*—a unique and rare phenomenon. *Curr Sci*. 2012;102(2):189–93.

136

Fruchard C, Badouin H, Latrasse D, Devani RS, Muyle A, Rhoné B, et al. Evidence for dosage compensation in *Coccinia grandis*, a plant with a highly heteromorphic XY system. *Genes*. 2020;11(7):787. doi: 10.3390/genes11070787

137

Razumova OV, Alexandrov OS, Bone KD, Karlov GI, Divashuk MG. Sex chromosomes and sex determination in dioecious agricultural plants. *Agronomy*. 2023;13:540. doi: 10.3390/agronomy13020540
138

Liu J, Chen LY, Zhou P, Liao Z, Lin H, Yu Q, et al. Sex biased expression of hormone related genes at early stage of sex differentiation in papaya flowers. *Hortic Res*. 2021;8(1):147. doi: 10.1038/s41438-021-00581-4
139

Jiao HJ, Chen X, Zhao DG. Sex determination pathways in dioecious plants: insights from *Eucommia ulmoides*. *Int J Hortic*. 2024;14(6):438–50. doi: 10.5376/ijh.2024.14.0043
140

Chuck G. Molecular mechanisms of sex determination in monoecious and dioecious plants. *Adv Bot Res*. 2010;54:53–83. doi: 10.1016/S0065-2296(10)54002-3
141

Hibbs DE, Fischer BC. Sexual and vegetative reproduction of striped maple (*Acer pensylvanicum* L.). *Bull Torrey Bot Club*. 1979;106(3):222–7. doi: 10.2307/2484558
142

Chen X, Wang L, Yan X, Tang Z. Nutrition regulates sex expression in a gender diphasy plant, *Lilium concolor* var. *megalanthum*. *Front Plant Sci*. 2023;14:1252242. doi: 10.3389/fpls.2023.1252242

Ссылки (с.29)

1
Капур Б., Кумар П., Верма В., Ирфан М., Шарма Р., Бхаргава Б. Как растения покорили землю: эволюция наземной адаптации. *J Evol Biol*. 2023;36(1):5–14. doi: 10.1111/jeb.14062

2
Брухин В., Кертис М.Д., Гроссниклаус У. Женский гаметофит покрытосеменных растений: больше не забытое поколение. *Curr Sci*. 2005;89(11):1844–52 [доступно 5 февраля 2026 г.]. Доступно по адресу: <https://www.currentscience.ac.in/Volumes/89/11/1844.pdf>

3
Брухин В.Б., Ясюбек М., Боланьос Карпио А., Кузьмина В., Гроссниклаус У. Женские гаметофитные мутанты *Arabidopsis thaliana*, выявленные в ходе скрининга инсерционной мутагенеза с использованием генной ловушки. *Int J Dev Biol*. 2011;55(1):73–84. doi: 10.1387/ijdb.092989vb

4
Беккер А., Чен Х, Дрессельхаус Т., Гутше Н., Мюллер-Шюсселе С.Дж., Шпрунк С. и др. Половое размножение наземных растений: эволюционная перспектива. *Репродукция растения*. 2025;38(2):12. doi: 10.1007/s00497-025-00522-4

5
Кронк К. Некоторые сексуальные последствия того, что ты растение. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2022;377(1850):20210213. doi: 10.1098/rstb.2021.0213

6
Пандей С., Моради А.Б., Довженко О., Тураев А., Палме К., Вельш Р. Молекулярный контроль онтогенеза спорофита-гаметофита и перехода у растений. *Front Plant Sci*. 2022;12:789789. doi: 10.3389/fpls.2021.789789

7
Кронк К. Распределение половых функций у цветковых растений: от однодомности к двудомности. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2022;377(1850):20210486. doi: 10.1098/rstb.2021.0486

8
Гонг В., Филатов Д.А. Эволюция области определения пола у *Ginkgo biloba*. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2022;377(1850):20210229. doi: 10.1098/rstb.2021.0229

9
Валас Л., Мандрик В., Томас П.А., Тирала-Веруцка З., Ишкуло Г. Сексуальные системы голосеменных растений: обзор. Базовое приложение. *Экол*. 2018;31:1–9. doi: 10.1016/j.baae.2018.05.009

10
Реннер С.С. Относительная и абсолютная частота половых систем покрытосеменных растений: двудомность, однодомность, гинодиодность и обновленная онлайн-база данных. *Am J Bot*. 2014;101(10):1588–96. doi: 10.3732/ajb.1400196

11

- 12
Лейте Монтальвао А.П., Керстен Б., Фладунг М., Мюллер Н.А. Разнообразие и динамика определения пола у двудомных растений. *Front Plant Sci.* 2021;11:580488. doi: 10.3389/fpls.2020.580488
- 13
Чжан Дж., Буалем А., Бендахман А., Мин Р. Геномика определения пола. *Curr Opin Plant Biol.* 2014;18:110–6. doi: 10.1016/j.pbi.2014.02.012
- 14
Джаббур Ф., Эспиноса Ф., Дежонге К., Ле Пешон Т. Развитие и эволюция однополых цветков: обзор. *Растения.* 2022;11(2):155. doi: 10.3390/plants11020155
- 15
Спиглер Р.Б., Эшман Т.Л. От гинодиоцеции к диоцеции: мы уже там? *Энн Бот.* 2012;109(3):531–43. doi: 10.1093/aob/mcr170
- 16
Ли В., Фу В., Хоу Дж., Ян И., Инь Т. Эволюция пола растений и молекулярные механизмы, лежащие в основе разделения полов у растений. *For Res.* 2023;3:1.
- 17
Тейлор Д.Р., Олсон М.С., МакКоли Д.Е. Количественный генетический анализ ядерно-цитоплазматической мужской стерильности в структурированных популяциях *Silene vulgaris*. *Генетика.* 2001;158(2):833–41. doi: 10.1093/genetics/158.2.833
- 18
Моллион М., Элсерс Б.К., Фиге Э., Сантони С., Ленорманд Т., Морис С. и др. Закономерности общегеномного нуклеотидного разнообразия у гинодиоецеицевого растения *Thymus vulgaris* совместимы с недавними всплесками цитоплазматических генов. *Genome Biol Evol.* 2018;10(1):239–48. doi: 10.1093/gbe/evx272
- 19
Фенарт С., Тузе П., Арно Ж.Ф., Куген Ж. Возникновение гинодиэции у дикой свеклы (*Beta vulgaris* ssp. *maritima* L.): генеалогический подход с использованием хлоропластных нуклеотидных последовательностей. *Proc Biol Sci.* 2006;273(1592):1391–8. doi: 10.1098/rspb.2005.3464
- 20
де Хаан А.А., Келевейн Х.П., Хундшайд член парламента, Ван Дамм Дж.М. Динамика гинодиэции *Plantago lanceolata* L. II. Механизм действия и частоты аллелей-восстановителей. *Генетика.* 1997;147(3):1317–28. doi: 10.1093/генетика/147.3.1317
- 21
Чанг С.М. Гендерно-специфическая инбридинговая депрессия у гинодиозэциозного растения *Geranium maculatum* (Geraniaceae). *Am J Bot.* 2007;94(7):1193–204. doi: 10.3732/ajb.94.7.1193
- 22
Дельф Л.Ф., Монтгомери Б.Р. Эволюционная динамика гинодиэции у *Lobelia*. *Int J Plant Sci.* 2014;175(4):383–91. doi: 10.1086/675572
- 23
Muyle A, Martin H, Zemp N, Mollion M, Gallina S, Tavares R, et al. Двудомность связана с высоким генетическим разнообразием и темпами адаптации в роде растений *Silene*. *Mol Biol Evol.* 2021;38(3):805–18. doi: 10.1093/molbev/msaa229
- 24
Cossard GG, Gerchen JF, Li X, Cuenot Y, Pannell JR. Быстрое исчезновение двудомности в результате экспериментальной эволюции. *Curr Biol.* 2021;31(6):1277–83.e5. doi: 10.1016/j.cub.2020.12.028
- 25
Барретт Ш.С. Пол растений: лучше быть бисексуалом, когда партнеров мало. *Curr Biol.* 2021;31(6):R298–300. doi: 10.1016/j.cub.2021.01.021
- 26
Чарльзворт Д., Харкесс А. Зачем нам изучать половые хромосомы растений? *Plant Cell.* 2024;36(5):1242–56. doi: 10.1093/plcell/koad278
- 27
Герхен Дж. Ф., Вельтсос П., ПANNELL Дж. Р. Рекуррентная аллополиплоидизация, интрогрессия Y-хромосомы и эволюция половых систем в роде растений *Mercurialis*. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2022;377(1850):20210224. doi: 10.1098/rstb.2021.0224
- 28
Исида К., Хиура Т. Система спаривания и популяционная генетическая структура андродиозэциозного дерева *Fraxinus lanuginosa* Koidz. (Oleaceae) в северной Японии. *Heredity.* 2002;88(4):296–301. doi: 10.1038/sj.hdy.6800043

- Лопес-Альманса Дж. К., Паннелл Дж. Р., Гил Л. Женская стерильность у *Ulmus minor* (Ulmaceae): гипотеза, предполагающая цену пола у клонированного растения. *Am J Bot.* 2003;90(4):603–9. doi: 10.3732/ajb.90.4.603
- 29
- Ямагучи С., Иваса Й. Эволюционная игра в андродиоэциозной популяции: сочетание перекрестного опыления и производства самцов. *J Theor Biol.* 2021;513:110594. doi: 10.1016/j.jtbi.2021.110594
- 30
- Шенк Дж. Дж., Эпплтон А. Д. Развитие различается между независимо эволюционировавшими мутовками стаминодий в одном и том же цветке. *Am J Bot.* 2023;110(5):e16171. doi: 10.1002/ajb2.16171
- 31
- Ван С., Ван И., Чен И., Чжао И., Гао М. Достижения в изучении эволюционных механизмов и геномных исследований половой дифференциации у растений семейства лавровых. *Int. J. Mol. Sci.* 2025;26:4335. doi: 10.3390/ijms26094335
- 32
- Пахарон С., Пангуа Э., Кинтанилья Л.Г., Хименес А. Влияние доступности воды на определение пола гаметофитов в диплоидно-полиплоидном комплексе ксерофитного рода папоротников. *AOB Plants.* 2015;7:plv047. doi: 10.1093/aobpla/plv047
- 33
- Ленхард М., Бонерт А., Юргенс Г., Лаукс Т. Прекращение поддержания стволовых клеток в цветочных меристемах *Arabidopsis* за счет взаимодействия между *WUSCHEL* и *AGAMOUS*. *Cell.* 2001;105(6):805–14. doi: 10.1016/S0092-8674(01)00390-7
- 34
- Мизуками Ю., Ма Х. Определение идентичности цветочной меристемы *Arabidopsis* с помощью *AGAMOUS*. *Plant Cell.* 1997;9(3):393–408. doi: 10.1105/tpc.9.3.393
- 35
- Брухин В., Морозова Н. Рост и развитие растений — базовые знания и современные взгляды. Математическая модель природного феномена. 2011;6(2):1–53. doi: 10.1051/mmnp/20116201
- 36
- Круз Дж. О., Сан Мартин Дж. А. Б., Лубини Г., Стрини Э. Дж., Собрал Р., Пиноти В. Ф. и др. *SC1* является прямой мишенью *AGAMOUS* и *WUSCHEL* и специфически экспрессируется в меристематических клетках цветка. *Front Plant Sci.* 2021;12:642879. doi: 10.3389/fpls.2021.642879
- 37
- Майо КА, Мубайидин Л. «Организация» развития цветочных органов. *Растения.* 2024;13(12):1595. doi: 10.3390/plants13121595
- 38
- Веллмер Ф., Рихманн Дж. Л., Алвес-Феррейра М., Мейеровиц Э. М. Геномный анализ пространственной экспрессии генов в цветках *арабидопсиса*. *Plant Cell.* 2004;16(5):1314–26. doi: 10.1105/tpc.021741
- 39
- Ито Т. Координация развития цветка гомеотическими главными регуляторами. *Curr Opin Plant Biol.* 2011;14(1):53–9. doi: 10.1016/j.pbi.2010.08.013
- 40
- Мейеровиц Э.М. Растения в сравнении с животными: самое широкое сравнительное исследование развития. *Наука.* 2002;295(5559):1482–5. doi: 10.1126/science.1066609
- 41
- Пиньопич А., Дитта Г.С., Савидж Б., Лильегрен С.Дж., Бауманн Э., Висман Э. и др. Оценка избыточности генов *MADS-box* во время развития карпеля и семязачатка. *Nature.* 2003;424(6944):85–8. doi: 10.1038/nature01741
- 42
- Sun Y, Ren T, Zhao J, Zhao W, Nie L. Экспрессия модельных генов *ABCE* в процессе развития цветка дыни (*Cucumis melo* L.). *Gene Expr Patterns.* 2023;47:119306. doi: 10.1016/j.gep.2023.119306
- 43
- Бу Ц., Ву Ю., Ли Р., Цао Х., Ли Ч., Ли Ц. и др. Прогресс исследований в области регуляции развития цветочных органов растений семейством генов *MADS-box*. *Int J Mol Sci.* 2025;26(18):8946. doi: 10.3390/ijms26188946
- 44
- Чжоу Л., Икбал А., Ян М., Ян И. Прогресс исследований в области генной регуляции органогенеза цветков растений. *Гены.* 2025;16(1):79. doi: 10.3390/genes16010079
- 45

Hugouvieux V, Blanc-Mathieu R, Janeau A, Paul M, Lucas J, Xu X, et al. Тетрамеризация транскрипционного фактора MADS, управляемая *SEPALLATA*, необходима для развития внутреннего круга цветочного органа. *Plant Cell*. 2024;36(9):3435–50. doi: 10.1093/plcell/koae151

46

Вайгель Д., Мейеровиц Э.М. Азбука гомеотических генов цветка. *Cell*. 1994;78(2):203–9. doi: 10.1016/0092-8674(94)90291-7

47

Кэри С., Ю К., Харкесс А. Разнообразие половых хромосом растений, выявленное благодаря достижениям в секвенировании генома. *Genes*. 2021;12(3):381. doi: 10.3390/genes12030381

48

Carey SB, Aközbek L, Lovell JT, Jenkins J, Healey AL, Shu S, et al. ZW sex chromosome structure in *Amborella trichopoda*. *Nat Plants*. 2024;10(12):1944–54. doi: 10.1038/s41477-024-01858-x

49

Чарльзворт Д., Гуттман С.Д. Эволюция двудомности и систем половых хромосом растений. В: Эйнсворт К.К., редактор. Определение пола у растений. 1-е изд. Лондон: Garland Science, Лондон; 1999. 244 с.

50

Кадзама Ю., Кобаяси Т., Филатов Д.А. Эволюция определения пола у двудомных растений: от активной Y-хромосомы к балансу X/A? *Биоэссеис*. 2023;45(11):e2300111. doi: 10.1002/bies.202300111

51

Реннер С.С., Мюллер Н.А. Половые хромосомы растений противостоят эволюционным моделям расширения подавления рекомбинации и генетической дегенерации. *Nat Plants*. 2021;7(4):392–402. doi: 10.1038/s41477-021-00884-3

52

Баранкова С., Паскуаль-Диас Х.П., Султана Н., Алонсо-Лифанте М.П., Балант М., Баррос К. и др. Sex-chrom, база данных по половым хромосомам растений — каталог известных систем и хорошая отправная точка для списков видов. *New Phytol*. 2020;227(6). doi: 10.1111/nph.16635

53

Морага С., Бранко С., Ружмон К., Едличка П., Мендоса-Галиндо Е., Вельтсос П. и др. Геном *Silene latifolia* и его гигантская Y-хромосома. *Наука*. 2025;387(6734):630–6. doi: 10.1126/science.adj7430

54

Чарльзворт Д. Почему и как Y-хромосома прекращает рекомбинацию? *J Evol Biol*. 2023;36(3):632–6. doi: 10.1111/jeb.14137

55

Балунова В., Гогела Р., Цеган Р., Кангрэн П., Злунова Дж., Сафар Дж. и др. Эволюция определения пола и изменения гетерогаметии в секции *Otites* рода *Silene*. *Sci Rep*. 2019;9(1):1045. doi: 10.1038/s41598-018-37412-x

56

Мартин Х., Карпентье Ф., Галлина С., Года К., Шмитт Э., Муйл А. и др. Эволюция молодых половых хромосом у двух двудомных родственных видов растений с различными системами определения пола. *Genome Biol Evol*. 2019;11(2):350–61. doi: 10.1093/gbe/evz001

57

Кэри С.Б., Ловелл Дж.Т., Дженкинс Дж., Либенс-Мак Дж., Шмутц Дж., Уилсон М.А. и др. Представление половых хромосом в сборках генома. *Cell Genom*. 2022;2(5):100132. doi: 10.1016/j.xgen.2022.100132

58

Дивашук М.Г., Александров О.С., Разумова О.В., Киров И.В., Карлов Г.И. Молекулярно-цитогенетическая характеристика двудомного растения *Cannabis sativa* с системой определения пола на основе XY-хромосомы. *PLoS ONE*. 2014;9(1):e85118. doi: 10.1371/journal.pone.0085118

59

Романов Д.В., Карлов Г.И., Дивашук М.Г. Разработка олигонуклеотидных зондов для идентификации хромосом у конопли (*Cannabis sativa* L.). *Растения*. 2022;11(15):1900. doi: 10.3390/plants11151900

60

Риера-Бег А, Тоскани М, Малик А, Даулинг КА, Шиллинг С, Мельцер Р. Простой и надежный метод на основе ПЦР для дифференциации генотипов пола XX и XY у *Cannabis sativa*. *Planta*. 2025;262(4):87. doi: 10.1007/s00425-025-04804-z

61

Джеральдес А., Хефер К.А., Капрон А., Колосова Н., Мартинес-Нуньес Ф., Суланаяканахалли Р.Ю. и др. Недавнее расхождение Y-хромосомы, несмотря на древнее происхождение раздельнополости у тополей (*Populus*). Мол Экол. 2015;24(13):3243–56. doi: 10.1111/мес.13126

62
Хоу Дж., Йе Н., Чжан Д., Чен И., Фан Л., Дай Х. и др. Различные аутосомы эволюционировали в половые хромосомы в родственных родах *ивы* и *тополя*. Sci Rep. 2015;5:9076. doi: 10.1038/srep09076

63
Харкесс А., Хуанг К., ван дер Хулст Р., Тиссен Б., Каплан Дж. Л., Коппула А. и др. Определение пола двумя Y-сцепленными генами у садовой спаржи. Plant Cell. 2020;32(6):1790–6. doi: 10.1105/трс.19.00859

64
Ху Н., Сандерсон Б.Дж., Го М., Фэн Г., Гамбхир Д., Хейл Х. и др. Эволюция системы половых хромосом ZW у ив. Nat Commun. 2023;14(1):7144. doi: 10.1038/s41467-023-42880-5

65
Ван И, Цай С, Чжан И, Хёрандль Э, Чжан Ч, Хэ Л. Система определения пола мужского пола с гетерогаметией на хромосоме 15 *Salix triandra* и *Salix arbutifolia* выявляет исходную мужскую гетерогаметию и последующие события смены пола в роде *Salix*. Heredity. 2023;130(3):122–34. doi: 10.1038/s41437-022-00586-2

66
Cauret CMS, Mortimer SME, Roberti MC, Ashman TL, Liston A. Сборка хромосом в масштабе всей популяции с использованием фазированного региона, определяющего пол, позволяет выявить особенности ранней дифференциации Z- и W-хромосом у дикой октоплоидной земляники. G3. 2022;12(8):jkac139. doi: 10.1093/g3journal/jkac139

67
Каллен Н., Ричардсон Э., Будински Т., Риб Р., Мортимер С., Листон А. и др. Исследование полового полиморфизма дикой земляники в масштабах всего ареала выявило климатические и почвенные ассоциации соотношения полов, полового диморфизма и половых хромосом. J Ecol. 2025;113(7):1712–25. doi: 10.1111/1365-2745.70056

68
Кафкас С., Ходаэяминжан М., Гюней М., Кафкас Э. Идентификация сцепленных с полом SNP-маркеров с использованием RAD-секвенирования предполагает определение пола ZW/ZZ у *Pistacia vera* L. BMC Genom. 2015;16(1):98. doi: 10.1186/s12864-015-1326-6

69
Кафкас С, Ма Х, Чжан Х, Топчу Х, Навакас-Перес Р, Вай КМ и др. Геномы фисташек дают представление о доместикации ореховых деревьев и эволюции половых хромосом ZW. Plant Commun. 2023;4(3):100497. doi: 10.1016/j.xplc.2022.100497

70
Пападопулос АСТ, Честер М, Ридаут К, Филатов Д. Быстрая дегенерация Y-хромосомы и компенсация дозы в половых хромосомах растений. Proc Nat Acad Sci USA. 2015;112(42):13021–6. doi: 10.1073/pnas.1508454112

71
Стефлова П., Токан В., Фогель И., Лекса М., Макас Дж., Новак П. и др. Контрастные закономерности распределения транспозабельных элементов и сателлитов на половых хромосомах (XY1Y2) у двудомного растения *Rumex acetosa*. Genome Biol Evol. 2013;5(4):769–82. doi: 10.1093/gbe/evt049

72
Ван Д., Ли И., Ли М., Ян В., Ма С., Чжан Л. и др. Повторные изменения поддерживают молодость половых хромосом у ив. Genome Biol. 2022;23(1):200. doi: 10.1186/s13059-022-02769-w

73
Эйнсворт К.К., Лу Дж., Уинфилд М., Паркер Дж.С. Определение пола по X-хромосоме: дозировка аутосом: *Rumex acetosa* (щавель). В: Эйнсворт К.К., редактор. Определение пола у растений. Оксфорд: BIOS Scientific Publishers Ltd.; 1999. С. 121–36.

74
Эйнсворт С., Рахман А., Паркер Дж., Эдвардс Г. Интерсексуальные соцветия *Rumex acetosa* демонстрируют, что определение пола уникально для каждого цветка. New Phytol. 2005;165(3):711–20. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01281.x

75
Лесаффер Т., Паннелл Дж. Р., Маллон К. Объяснение преобладания определения пола по генотипу XY над генотипом ZW у видов, произошедших от гермафродитизма. Proc Natl Acad Sci USA. 2024;121(40):e2406305121. doi: 10.1073/pnas.2406305121

76

- Сюэ Л., У Х., Чен И., Ли С., Хоу Дж., Лу Дж. и др. Доказательства роли двух Y-специфических генов в определении пола у *Populus deltoides*. Nat Commun. 2020;11(1):5893. doi: 10.1038/s41467-020-19559-2
77
- Мюллер Н.А., Керстен Б., Лейте Монтальвао А.П., Мэлер Н., Бернхардссон С., Бротигам К. и др. В основе динамической эволюции определения пола тополя лежит единственный ген. Нат Растения. 2020;6:630–7. doi: 10.1038/s41477-020-0672-9
78
- Чэ Т., Харкесс А., Мур Р. К. Экспрессия генов, сцепленных с полом, и появление гермафродитов у *Carica papaya*. Am J Bot. 2021;108(6):1029–41. doi: 10.1002/ajb2.1689
79
- Яноушек Б., Гогела Р., Бацовский В., Реннер С.С. Эволюция огромных Y-хромосом у *Coccinia grandis* и ее родственной родственной породы *Coccinia schimperi*. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2022;377(1850):20210294. doi: 10.1098/rstb.2021.0294
80
- Хайден Б., Карлсон С.Х., Гукер Ф.Е., Шмутц Дж., Барри К., Липзен А. и др. Интегративная геномика выявляет пути полового диморфизма у *Salix purpurea* L. Horticulture Res. 2021;8(1):170. doi: 10.1038/s41438-021-00606-y
81
- Ли Д., Шэн И., Нью Х., Ли З. Генные взаимодействия, регулирующие определение пола у тыквенных культур. Front Plant Sci. 2019;10:1231. doi: 10.3389/fpls.2019.01231
82
- Андреуцца С. Y: Сохрани свою X-хромосому? Взгляд на генетическую основу эволюции половых хромосом растений. Plant Cell. 2020;32(6):1769–70. doi: 10.1105/tpc.20.00265
83
- Бракале М., Капорали Е., Галли М.Г., Лонго С., Марциани-Лонго Г., Росси Г. и др. Определение и дифференциация пола у *Asparagus officinalis* L. Plant Sci. 1991;80:67–77. doi: 10.1016/0168-9452(91)90273-B
84
- Чарльзворт Б., Чарльзворт Д. Эволюция: новая идея о дегенерации Y- и W-хромосом. Curr Biol. 2020;30(15):R871–3. doi: 10.1016/j.cub.2020.06.008
85
- Чарльзворт Д. Время генетической дегенерации половых хромосом. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2021;376(1832):20200093. doi: 10.1098/rstb.2020.0093
86
- Хобза Р., Бачовский В., Чеган Р., Горакова Л., Хубинский М., Яничек Т. и др. Сексуальные пути: подходы к изучению половых хромосом растений. J Exp Bot. 2024;75(17):5204–19. doi: 10.1093/jxb/erae173
87
- Халлингбек Х.Р., Пухольт П., Ингварссон П.К., Рённберг-Вестльонг А.К., Берлин С. Полногеномное ассоциативное картирование выявляет связанные с полом маркеры вариаций числа копий и гемизиготные регионы женского пола на W-хромосоме у *Salix viminalis*. BMC Genom. 2021;22(1):710. doi: 10.1186/s12864-021-08021-2
88
- Такахаша К., Судзуки С., Каваи-Тойоока Х., Ямамото К., Хамаджи Т., Ооцуки Р. и др. Реорганизация исходных регионов, определяющих пол, в ходе эволюции триоцея у *Pleodorina starrii*. Comm Biol. 2023;6(1):590. doi: 10.1038/s42003-023-04949-1
89
- Ямамото К., Мацудзаки Р., Махахам В., Хеман В., Секимото Х., Кавачи М. и др. Расширенный регион определения мужского пола, сохранившийся в ходе эволюции гомоталлизма у зеленой водоросли *Volvox*. iScience. 2023;26(6):106893. doi: 10.1016/j.isci.2023.106893
90
- Векеманс Х., Кастрик В., Хипперсон Х., Мюллер Н.А., Вестердаль Х., Кронк К. Полногеномное секвенирование и геномные регионы, представляющие особый интерес: уроки главного комплекса гистосовместимости, определения пола и самонесовместимости растений. Mol Ecol. 2021;30(23):6072–86. doi: 10.1111/mec.16020
91
- Юэ Дж., Чен Ц., Чжан С., Линь И., Рен В., Ли Б. и др. Происхождение и эволюция Y-хромосомы киви. Журнал биотехнологий растений. 2024;22(2):287–9. doi: 10.1111/pbi.14213
92

- Акаги Т., Пилкингтон С.М., Варкони-Гасич Э., Генри И.М., Сугано С.С., Сонода М. и др. Два гена, кодируемые Y-хромосомой, определяют пол у киви. *Nat Plants*. 2019;5(8):801–9. doi: 10.1038/s41477-019-0489-6
- 93
- Кляйн Х., Галлахер Дж., Демеса-Аревало Э., Абрахам-Хуарес М.Дж., Хини М., Фейл Р. и др. Активация древней программы ветвления для подавления развития плодолистиков в цветках кукурузы. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2022;119(2):e2115871119. doi: 10.1073/pnas.2115871119
- 94
- Буалем А., Троадек С., Кэмпс С., Лемхемди А., Морин Х., Сари М.А. и др. Ген андрозии тыквы показывает, как развиваются однополые цветки и возникает раздельнополость. *Наука*. 2015;350(6261):688–91. doi: 10.1126/science.aac8370
- 95
- Акаги Т., Генри И.М., Тао Р., Комаи Л. Малая РНК, кодируемая Y-хромосомой, действует как детерминант пола у хурмы. *Science*. 2014;346(6209):646–50. doi: 10.1126/science.1257225
- 96
- Ян Х.В., Акаги Т., Кавакацу Т., Тао Р. Генные сети, управляемые MeGI: однофакторный механизм, лежащий в основе определения пола у хурмы. *Plant J*. 2019;98:97–111. doi: 10.1111/tpj.14202
- 97
- Чжан С., Пан Л., Го В., Ли И., Ван В. Конвергентный механизм определения пола у двудомных растений: различные гены, определяющие пол, демонстрируют конвергентную регуляцию генов В-класса цветков. *Front Plant Sci*. 2022;13:953445. doi: 10.3389/fpls.2022.953445
- 98
- Пфент С., Побурски К. Дж., Сатер Д. Н., Голленберг Э. М. Характеристика генов *SpAPETALA3* и *SpPISTILLATA*, генов, определяющих идентичность цветка класса В у *Spinacia oleracea*, и их связь с половым диморфизмом. *Dev Genes Evol*. 2005;215:132–42. doi: 10.1007/s00427-004-0459-4
- 99
- Лейте Монтальвао А.П., Керстен Б., Ким Г., Фладунг М., Мюллер Н.А. ARR17 контролирует двудомность у *тополя*, подавляя экспрессию гена *MADS* - box класса В. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2022;377(1850):20210217. doi: 10.1098/rstb.2021.0217
- 100
- Гарсия А., Агуадо Е., Мартинес С., Лоска Д., Бельтран С., Валенсуэла Х.Л. и др. Рецепторы этилена *CpETR1A* и *CpETR2B* взаимодействуют в контроле определения пола у *Cucurbita pepo*. *J Exp Bot*. 2020;71(1):154–67. doi: 10.1093/jxb/erz417
- 101
- Шиллинг С., Маккейб П.Ф., Мельцер Р. Любовь витает в воздухе: этилен и определение пола у *Cucurbita pepo*. *J Exp Bot*. 2020;71(1):4–6. doi: 10.1093/jxb/erz412
- 102
- Сибриан Г., Иглесиас-Мойя Дж., Ромеро Дж., Мартинес К., Гарридо Д., Джамилена М. Ген биосинтеза этилена *CpACO1A*: новый участник в регуляции определения пола и развития женских цветков у *Cucurbita pepo*. *Front Plant Sci*. 2022;12:817922. doi: 10.3389/fpls.2021.817922
- 103
- Пелайо МА, Веллмер Ф. Преодоление границ: новая роль генов *CUC* в определении пола у тыквенных культур. *J Exp Bot*. 2024;75(7):1796–99. doi: 10.1093/jxb/erae056
- 104
- Мартинес С., Джамилена М. Быть мужским или женским цветком: вопрос этилена у тыквенных культур. *Curr Opin Plant Biol*. 2021;59:101981. doi: 10.1016/j.pbi.2020.101981
- 105
- Такахаша Х., Суге Х. Половая экспрессия и производство этилена у растений огурца под воздействием 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты. *Журнал японского общества садоводства и науки*. 1982;51(1):51–5. doi: 10.2503/jjshs.51.51
- 106
- Ли Ц., Чен П., Тан Х., Цзэн Ф., Ли Х. Интегрированный транскриптомный и гормональный анализ позволяет получить представление о реакциях «мужского пола», вызванных тиосульфатом серебра, в процессе дифференциации половых признаков цветков тыквы (*Cucurbita moschata* D.). *Front Genet*. 2022;13:960027. doi: 10.3389/fgene.2022.960027
- 107
- Сюэ С., Хуан Х., Сюй Ю, Лю Л., Мэн Ц., Чжу Дж. и др. Транскриптомный анализ раскрывает молекулярную основу регулируемой фотопериодом половой дифференциации у тропических тыкв (*Cucurbita moschata* Duch.). *БМК Завод Биол*. 2024;24(1):90. doi: 10.1186/s12870-024-04777-3
- 108

- Сайто С., Фудзи Н., Миядзава Ю., Ямасаки С., Мацуура С., Мидзусава Х. и др. Корреляция между развитием женских цветочных почек и экспрессией гена CS-ACS2 у растений огурца. *J Exp Bot.* 2007;58(11):2897–907. doi: 10.1093/jxb/erm141
109
- Чжан Х., Ли С., Ян Л., Цай Г., Чен Х., Гао Д. и др. Усиление функции гена 1-аминоциклопропан-1-карбоксилатсинтазы ACS1G индуцирует развитие женских цветков в гинеце огурца. *Plant Cell.* 2021;33(2):306–21. doi: 10.1093/plcell/koaa018
110
- Ямасаки С., Мацумото Т., Томота Ю., Ватанабе Н., Танака Т. Женские цветки с короткими завязями у растений огурца сорта «Лимон» (*Cucumis sativus*) и их потомства, несущих генотип *tm* (гены CS-ACS2 с мутациями с.97G > T): новый тримонозный фенотип. *J Plant Res.* 2025;138(1):77–93. doi: 10.1007/s10265-024-01583-8
111
- Рудич Дж. Биохимические аспекты гормональной регуляции половой экспрессии у тыквенных. В: Бейтс Д.М., Робинсон Р.В., редакторы. Биология и использование тыквенных. Итака (Нью-Йорк): Cornell University Press; 1990. С. 269–280.
112
- Хадка Дж., Ядав Н.С., Гай М., Графи Г., Голан-Голдхирш А. Эпигенетические аспекты цветочных гомеотических генов в отношении полового диморфизма у двудомного растения *Mercurialis annua*. *J Exp Bot.* 2019;70(21):6245–59. doi: 10.1093/jxb/erz379
113
- Брухин В., Альбертини Е. Эпигенетические модификации в развитии и размножении растений. Эпигеномы. 2021;5(4):25. doi: 10.3390/epigenomes5040025
114
- Саммарко И., Кртилова Е., Словак М., Лафон Пласетт К. Обратимость половых изменений в растительном царстве: важнее, чем мы думали? *Biol Rev Camb Philos Soc.* 2025;100(6):2199–216. doi: 10.1111/brv.70043
115
- Кронк К., Мюллер Н.А. Определение пола по умолчанию и определение пола с помощью одного гена у двудомных растений. *Front Plant Sci.* 2020;11:1162. doi: 10.3389/fpls.2020.01162
116
- Чак Г., Мили Р., Айриш Э., Сакаи Х., Хейк С. МикроРНК *tasselseed4* кукурузы контролирует определение пола и судьбу меристемных клеток, воздействуя на *Tasselseed6/indeterminate spikelet1*. *Nat Genet.* 2007;39(12):1517–21. doi: 10.1038/ng.2007.20
117
- Ли ЗФ, Чжан ЮЧ, Чен ЮЦ. МикроРНК и длинные некодирующие РНК в репродуктивном развитии. *Plant Sci.* 2015;238:46–52. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.05.017
118
- Латрасе Д., Родригес-Гранадос Н.Й., Велучами А., Марианпан К.Г., Бевилаква К., Крапарт Н. и др. Поиск эпигенетической регуляции, лежащей в основе развития однополых цветков у *Cucumis melo*. *Epigen Chrom.* 2017;10:22. doi: 10.1186/s13072-017-0132-6
119
- Мартин А., Троадек С., Буалем А., Раджаб М., Фернандес Р., Морин Х. и др. Эпигенетическое изменение, вызванное транспозоном, приводит к определению пола у дыни. *Nature.* 2009;461(7267):1135–8. doi: 10.1038/nature08498
120
- Лю Дж., Чатэм Л., Ариал Р., Ю Ц., Мин Р. Дифференциальное метилирование и экспрессия ортолога *HUA1* у трех половых типов папайи. *Plant Sci.* 2018;272:99–106. doi: 10.1016/j.plantsci.2018.04.001
121
- Ченг И., Като Н., Ван В., Ли Дж., Чен С. Два РНК-связывающих белка, *HEN4* и *HUA1*, участвуют в обработке пре-мРНК *AGAMOUS* у *Arabidopsis thaliana*. *Dev Cell.* 2003;4(1):53–66. doi: 10.1016/S1534-5807(02)00399-4
122
- Янушек Б., Сироки Ю., Вискот Б. Эпигенетический контроль полового фенотипа у двудомного растения *Melandrium album*. *Мол Ген Женет.* 1996;250(4):483–90. doi: 10.1007/BF02174037
123
- Ву Г., Тянь С., Цю Ц., Чжан И., Фань С., Юань Д. Динамический цитологический и транскриптомный анализы дают новые представления о механизмах определения пола у *Castanea henryi*. *Front Plant Sci.* 2023;14:1257541. doi: 10.3389/fpls.2023.1257541
124

- Лей Р., Ли Х., Ма З., Лю Ю., Ху Ю., Ю Д. Транскрипционные факторы *Arabidopsis* WRKY2 и WRKY34 взаимодействуют с белком VQ20, модулируя развитие и функцию пыльца. *Plant J.* 2017;91(6):962–76. doi: 10.1111/tpj.13619
125
- Хили А.Л., Пятковски Б., Ловелл Дж.Т., Сридасьям А., Кэри С.Б., Мамиди С. и др. Вновь идентифицированные половые хромосомы в геноме сфагнома (торфяного мха) изменяют секвестрацию углерода и динамику экосистемы. *Nat Plants.* 2023;9(2):238–54. doi: 10.1038/s41477-022-01333-5
126
- Аталла Н.М., Бэнкс Дж.А. Размножение и феромональная регуляция типа пола у гаметофитов папоротников. *Front Plant Sci.* 2015;6:100. doi: 10.3389/fpls.2015.00100
127
- Чарльзворт Д. Загадочные половые хромосомы гаплоидных растений. Наследственность. 2022;129(1):17–21. doi: 10.1038/s41437-022-00524-2
128
- Чакраборти С. Переключение полового переключателя: генетические данные о факторе определения пола у *Ceratopteris richardii*. *Plant Cell.* 2025;37(4):koaf079. doi: 10.1093/plcell/koaf079
129
- Кефер Й., Мендес М., Муссе С. Лабильное проявление пола у покрытосеменных видов с половыми хромосомами. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2022;377(1850):20210216. doi: 10.1098/rstb.2021.0216
130
- Ли В., Ван И., Цянь Р., Яо И., Сюэ С., Чен Дж. и др. Интегративный контроль определения пола растений: гены, гормоны и окружающая среда. *Plant Sci.* 2025;361:112800. doi: 10.1016/j.plantsci.2025.112800
131
- Гудноу ТТ, Хилл ДжП. Пластичность распределения репродуктивных ресурсов у самок зависит от наличия или отсутствия предварительного определения пола в зависимости от окружающей среды у *Ceratopteris richardii*. *Ecol Evol.* 2018;8(12):6133–43. doi: 10.1002/ece3.4159
132
- Монтони А.С., де Ронне М., Торкаманех Д. Изучение генов, связанных с этиленом, у *Cannabis sativa*: значение для половой пластичности. *Plant Reprod.* 2024;37(3):321–39. doi: 10.1007/s00497-023-00492-5
133
- Реннер С.С., Чжан Л.Б., Мурата Дж. Филогения хлоропластов *Arisaema* (Araceae) иллюстрирует третичные флористические связи между Азией, Северной Америкой и Восточной Африкой. *Am J Bot.* 2004;91(6):881–8. doi: 10.3732/ajb.91.6.881
134
- Витт П., Холсингер К.Э., Джонс К.С. Локальная дифференциация и пластичность по размеру и выражению пола у черта за кафедрой, *Arisaema triphyllum* (Araceae). *Я Джей Бот.* 2003;90(12):1729–35. doi: 10.3732/ajb.90.12.1729
135
- Шривастава П., Банерджи Б.К. Гендерная предвзятость в *Арисеме* — уникальное и редкое явление. *Curr Sci.* 2012;102(2):189–93.
136
- Фрушар К., Бадуэн Х., Латрасс Д., Девани Р.С., Муйль А., Роне Б. и др. Доказательства компенсации дозы у *Coccinia grandis*, растения с сильно гетероморфной системой XY. *Genes.* 2020;11(7):787. doi: 10.3390/genes11070787
137
- Разумова ОВ, Александров ОС, Боне КД, Карлов ГИ, Дивашук МГ. Половые хромосомы и определение пола у двудомных сельскохозяйственных растений. *Агрономия.* 2023;13:540. doi: 10.3390/agronomy13020540
138
- Лю Дж., Чен Л.Й., Чжоу П., Ляо Ч., Линь Х., Ю.К. и др. Половая предрасположенность к экспрессии генов, связанных с гормонами, на ранней стадии половой дифференциации в цветках папайи. *Hortic Res.* 2021;8(1):147. doi: 10.1038/s41438-021-00581-4
139
- Цзяо Х.Дж., Чэнь Х., Чжао Д.Г. Пути определения пола у двудомных растений: данные *Eucommia ulmoides*. *Int J Horticult.* 2024;14(6):438–50. doi: 10.5376/ijh.2024.14.0043
140
- Чак Г. Молекулярные механизмы определения пола у однодомных и двудомных растений. *Adv Bot Res.* 2010;54:53–83. doi: 10.1016/S0065-2296(10)54002-3

141

Хиббс Д.Е., Фишер Б.К. Половое и вегетативное размножение полосатого клена (*Acer pensylvanicum* L.). Клуб бота Булла Торри. 1979;106(3):222–7. doi: 10.2307/2484558

142

Чен Х., Ван Л., Янь Х., Тан З. Питание регулирует половое выражение у растения с дифазной сменой пола, *Lilium concolor* var. *megalanthum* . Front Plant Sci. 2023;14:1252242. doi: 10.3389/fpls.2023.1252242