

Имеется возможность вычислить частоту и тип апомиксиса у изученных объектов. Найденные частоты сравниваются с общепринятой шкалой частот. При наличии в выборке статистически недостоверных данных система помечает скобками «()» вычисленные частоты и индексы типов апомиксиса.

Кроме того, система управления позволяет проверить корректность хранящихся в базе цифровых данных.

Компьютерная программа «Апомикты» обладает целостностью, имеющаяся в базе информация соответствует ее внутренней логике, структуре и всем явно заданным параметрам.

Использование системы «Апомикты» значительно облегчило и ускорило анализ данных по исследованию семенной продуктивности половых и апомиктичных видов семейства Asteraceae. На данный момент база данных включает описания 137 видов, полученные в период с 2003 по 2010 г. в различных районах 9 областей России. Внесены данные около 20 литературных источников. Как пополнение базы данных, так и совершенствование управления ею продолжается.

Список литературы

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Наука и техника, 1995. 992 с.

УДК 581.163 + 582.5

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА
У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ASTERACEAE
ВО ФЛОРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

И. С. Кочанова, Н. М. Лисицкая, А. С. Кашин

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012, г. Саратов, ул. Астраханская, 83
e-mail: kochanova_is@inbox.ru*

В ходе исследования семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения и цитогенетических исследований в 250 естественных популяциях 167 видов 62 родов семейства Asteraceae европейской части России гаметофитный апомиксис обнаружен в популяциях 37 видов 20 родов. При этом гаметофитный апомиксис обнаружен впервые у 26 видов 10 родов.

Ключевые слова: апомиксис, амфимиксис, цитозембриология, семенная продуктивность популяции, режимы цветения, Asteraceae.

THE DISTRIBUTION OF GAMETOPHYTIC APOMIXIS
AMONG THE ASTERACEAE SPESIES
FROM EUROPEAN PART OF RUSSIA

I. S. Kochanova, N. M. Lisitzkaya, A. S. Kashin

In a course of investigation of seed productivity under the pollenless regime of flowering and cytogenetic investigation in 250 natural populations of 167 species of 62 the Asteraceae genera from European part of Russia gametophytic apomixis has been discovered in populations of 37 species from 20 genera. For the first time this mode of reproduction has been revealed in 26 species from 10 genera.

Key words: apomixis, amfimixis, cytoembryology, seed productivity of population, regime of flowering, Asteraceae.

За последние полвека предпринималось несколько попыток оценки степени распространения апомиктического размножения в природе. За это время список апомиктических видов расширен примерно на 20 родов и чуть более чем на 100 видов (Fryxell, 1957; Хохлов и др., 1978; Hanna, Bachaw, 1987; Carman, 1997; Ноглер, 1990; Asker, Jerling, 1992; Noyes, 2007). Тем не менее степень изученности цветковых в отношении распространения у них гаметофитного апомиксиса по-прежнему остаётся недостаточной. Ранее нами это было показано на примере видов семейства Asteraceae Саратовской области (Кашин и др., 2007; Кочанова и др., 2010; Кашин и др., 2009).

Материал и методика

Семенную продуктивность при различных режимах цветения определяли по материалам, собранным в 2003–2010 гг. в 230 естественных популяциях 149 видов 53 родов из двух подсемейств (*Asteroidea* и *Cichorioidea*) семейства Asteraceae, произрастающих в различных районах Саратовской, Волгоградской, Ростовской, Пензенской, Самарской, Ульяновской, Кировской областей, республик Чувашия и Марий-Эл и Краснодарского края (табл. 1).

У представителей семейства апомиксис диагностировали на основе сравнительных данных о семенной продуктивности растений при свободном опылении и беспыльцевом режиме. Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима до начала цветения цветки механически кастрировали путем срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь. Затем соцветия помещали под пергаментные изоляторы до полного созревания семян.

У 35 видов из 31 рода, у которых обнаруживались признаки апомиксиса по семенной продуктивности или у которых было невозможно провести исследования семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения, было проведено цитоэмбриологическое изучение мегагаметофита (табл. 2). Мегагаметофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием метода просветления семязачатков (Herr, 1971), модифицированного нами.

Результаты и их обсуждение

Как следует из табл. 1, семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 32 видов 16 родов.

В подсемействе *Asteroidea* семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 11 видов 8 родов. При этом в четырех родах (*Galatella*, *Inula*, *Jurinea* и *Xeranthemum*) и у девяти видов (*Artemisia salsoloides*, *Aster bessarabicus*, *Bidens frondosa*, *Carthamus lanatus*, *Galatella linosyris*, *Inula britanica*, *I. conyza*, *Jurinea cyanoides*, *Xeranthemum annuum*) признаки апомиксиса выявлены впервые. Эти результаты интересны тем, что в пределах данного подсемейства апомиксис ранее отмечался крайне редко.

В пределах подсемейства *Cichorioidea* гаметофитный апомиксис обнаружен в популяциях 21 вида 8 родов. При этом гаметофитный апомиксис отмечен впервые в 2 родах (*Lactuca*, *Tragopogon*) и у 12 видов (*Chondrilla canescens*, *C. latifolia*, *Hieracium largum*, *H. virosum*, *Lactuca serriola*, *Leontodon caucasicus*, *Pilosella echioides*, *P. proceriformis*, *Scorsonera ensifolia*, *Taraxacum stevencii*, *Tragopogon dubius*, *Carthamus lanatus*).

Для подтверждения данных по семенной продуктивности нами было проведено цитоэмбриологическое изучение структуры мегагаметофита и прилегающих областей семязачатка некоторых видов семейства *Asterales*. Было проанализировано более чем по 100 зародышевых мешков по каждому исследованному виду. Полученные результаты представлены в табл. 2.

У растений, семенная продуктивность которых указала на возможность гаметофитного апомиксиса, были также обнаружены и цитоэмбриологические признаки апомиксиса, к числу которых относятся преждевременная эмбриония и присутствие в семязачатке рядом с тетрадой мегаспор или эуспорическими зародышевыми мешками разных стадий формирования клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам.

Таблица 1. Семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения в популяциях семейства Asteraceae

№	Вид	Максимальная завязываемость семян при беспыльцевом режиме, %
1	2	3
Cichorioidea		
1	<i>Chondrilla canescens</i> Kar. et Kit.	24,0±8,9
2	<i>Ch. graminea</i> Bieb.	17,3±6,8
3	<i>Ch. juncea</i> L.	32,4±6,2
4	<i>Ch. latifolia</i> Bieb.	18,9,5±8,0
5	<i>Cichorium intybus</i> L.	4,0±3,7
6	<i>Crepis praemorsa</i> (L.) Tausch.	0
7	<i>C. rhoeadifolia</i> Bieb.	0
8	<i>C. rumicifolia</i> Boiss. et Bal.	0
9	<i>C. setosa</i> Hall. fil.	0
10	<i>C. sibirica</i> L.	0
11	<i>C. tectorum</i> L.	0
12	<i>C. tectorum</i> L.	0
13	<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench.	0
14	<i>Hieracium largum</i> Fries.	53,2±8,3
15	<i>H. prenanthoides</i> auct. non Vill.	0
16	<i>H. sabaudum</i> L.	0
17	<i>H. umbellatum</i> L.	0
18	<i>H. virosum</i> Pall.	58,4±10,1
19	<i>Lactuca serriola</i> L.	14,3±4,3
20	<i>L. tatarica</i> (L.) C.A. Mey.	0
21	<i>Lagoseris sancta</i> (L.) K. Maly	0
22	<i>Lapsana communis</i> L.	0
23	<i>L. intermedia</i> Bieb.	0
24	<i>Leontodon asperrimus</i> (Willd.) Endl.	0
25	<i>L. autumnalis</i> L.	0
26	<i>L. caucasicus</i> (Bieb.) Fisch.	18,9±6,9
27	<i>L. danubialis</i> Jacq.	0
28	<i>Picris hieracioides</i> L.	0
29	<i>Pilosella asiatica</i> (Naeg. et Peter) Schljak.	0
30	<i>P. echioides</i> (Lumn.) F.Schultz et Sch. Bip.	31,3±7,2
31	<i>P. officinarum</i> F.Schultz et Sch. Bip.	73,1±11,3
32	<i>P. praealta</i> (Vill. ex Gochn.) F.Schultz et Sch. Bip.	55,5±3,0
33	<i>P. x praealta-officinarum</i>	31,4±7,9

1	2	3
34	<i>P. x praealta–vaillantii</i>	40,7±8,0
35	<i>P. proceriformis</i> (Naeg. et Peter)	58,4±8,2
36	<i>P. vaillantii</i>	58,2±10,6
37	<i>Pteroteca sancta</i> (L.) C. Koch.	0
38	<i>Scariola viminea</i> (L.) F.W. Schmidt	0
39	<i>Scorzonera ensifolia</i> Bieb.	17,5±4,27
40	<i>S. hispanica</i> L.	0
41	<i>S. mollis</i> Bieb.	0
42	<i>S. purpurea</i> L.	0
43	<i>S. siricta</i> Hornem.	4,8±2,8
44	<i>S. taurica</i> Bieb.	0
45	<i>Sonchus arvensis</i> L.	0
46	<i>S. asper</i> (L.) Hill.	0
47	<i>S. palustris</i> L.	0
48	<i>Taraxacum bessarabicum</i> (Hornem.) Hand.–Mazz.	0
49	<i>T. officinale</i> Wigg.	90,6±6,2
50	<i>T. serotinum</i> (Waldst. et Kit.) Poir.	0
51	<i>T. stevencii</i> DC.	4,9±0,9
52	<i>Tragopogon brevirostris</i> DC.	0
53	<i>T. dasyrhynchus</i> Artemcz.	0
54	<i>T. dubius</i> Scop.	32,2±4,94
55	<i>T. podolicus</i> (DC.) Artemcz.	0
56	<i>T. ruthenicus</i> Bess. ex Krasch. et S. Nikit.	0
57	<i>T. tanaiticus</i> Artemcz.	0
Asteroida		
58	<i>Acroptilon repens</i> (L.) DC.	0
59	<i>Adenostyles platyphylloides</i> (Somm. et Levir) Czer.	0
60	<i>Anthemis caucasica</i> Chandjian	0
61	<i>A. cotula</i> L.	0
62	<i>A. subtinctoria</i> Dobroc.	0
63	<i>A. zyghia</i> Woronow	0
64	<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	2,5±0,8(56,0±2,3)
65	<i>Arctium lappa</i> L.	0
66	<i>A. tomentosum</i> Mill.	0
67	<i>Artemisia salsoloides</i> Willd.	25,9±6,8
68	<i>Aster bessarabicus</i> Bernh. Ex Reichenb.	70,5±5,7
69	<i>A. caucasicus</i> Willd.	0

1	2	3
70	<i>Bidens frondosa</i> L.	56,3±10,5
71	<i>B. tripartita</i> L.	96,1±2,5
72	<i>Carduus acanthoides</i> L.	0
73	<i>C. thoermeri</i> Weinm.	0
74	<i>C. uncinatus</i> Bieb.	0
75	<i>Carthamus glaucus</i> Bieb.	0
76	<i>C. lanatus</i> L.	47,8±10,1
77	<i>Centaurea apiculata</i> Ledeb.	0
78	<i>C. diffusa</i> Lam.	0
79	<i>C. jacea</i> L.	0
80	<i>C. marschalliana</i> Spreng.	0
81	<i>C. montana</i> L.	0
82	<i>C. pseudomaculosa</i> Dobrosz.	0
83	<i>C. pseudophrygia</i> C. A. Mey.	0
84	<i>C. ruthenica</i> Lam.	0
85	<i>C. salonitana</i> Vis.	0
86	<i>C. solstitialis</i> L.	0
87	<i>C. substituta</i> Czer.	0
88	<i>C. Taliewii</i> Kleop.	0
89	<i>Chartolepis intermedia</i> Boiss.	0
90	<i>Cicerbita racemosa</i> (Willd.) Beauverd	0
91	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	0
92	<i>C. canum</i> (L.) All.	0
93	<i>C. ciliatum</i> (Murr.) Moench.	0
94	<i>C. esculentum</i> (Sier.) C.A. Mey.	0
95	<i>C. gagnidze</i> Charadze	0
96	<i>C. simplex</i> C.A. Mey	0
97	<i>C. vulgare</i> (Savi) Ten.	0
98	<i>Erigeron acris</i> L.	0
99	<i>E. canadensis</i> L.	0
100	<i>Galatella linosyris</i> (L.) Reichenb.	11,5±5,4
101	<i>Grindelia squarrosa</i> (Pursh) Dunal	0
102	<i>Imula aspera</i> Poir.	0
103	<i>I. x aspera-hirta</i>	0
104	<i>I. britanica</i> L.	12,5±6,4
105	<i>I. caspica</i> Blum.	0
106	<i>I. conyza</i> DC.	43,0±11,2

1	2	3
107	<i>I. grandiflora</i> Willd.	0
108	<i>I. helenium</i> L.	0
109	<i>I. hirta</i> L.	0
110	<i>I. magnifica</i> Lipsky	0
111	<i>I. oculus-christi</i> L.	0
112	<i>I. sabuletorum</i> Czern. ex Lavr.	0
113	<i>I. salicina</i> L.	0
114	<i>Jurinea arachnoidea</i> Bunge	65,5±9,1
115	<i>J. cyanoidea</i> (L.) Reichenb.	63,6±9,0
116	<i>J. ledebourii</i> Bunge	0
117	<i>J. polyclonos</i> (L.) DC.	0
118	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	0
119	<i>Onopordum acanthium</i> L.	0
120	<i>Petasites spurius</i> (Retz.) Reichenb.	0
121	<i>Phalacrocoma annuum</i> (L.) Dumort.	0
123	<i>Ph. septentrionale</i> (Fern. & Wieg.) Tzvel.	0
124	<i>Psephellus hypoleucus</i> (DC.) Boiss.	0
125	<i>Ptarmica griseo-virens</i> (Albov) Galushko	0
126	<i>Pulicaria vulgaris</i> Gaertn.	0
127	<i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Scop	0
128	<i>P. parthenifolium</i> Willd.	0
129	<i>Saussurea amara</i> (L.) DC.	0
130	<i>Senecio amphibolus</i> C. Koch.	0
131	<i>S. erraticus</i> Bertol.	0
132	<i>S. grandidentatus</i> Ledeb.	0
133	<i>S. jacobaea</i> L.	0
134	<i>S. kolenatianus</i> C.A. Mey	0
135	<i>S. noeanus</i> Rupr.	0
136	<i>S. paucifolius</i> S.G. Gmel.	0
137	<i>S. schvetzovii</i> Korsch.	0
138	<i>S. tataricus</i> Less.	0
139	<i>Serratula cardunculus</i> (Pall.) Schischk.	0
140	<i>S. coronata</i> L.	0
141	<i>S. erucifolia</i> (L.) Boriss.	0
142	<i>S. tinctoria</i> L.	0
143	<i>Solidago virgaurea</i> L.	0
144	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	0

1	2	3
145	<i>T. millefolium</i> (L.) Tzvel.	0
146	<i>Tripleurospermum perforatum</i> (Merat) M. Lainz	0
147	<i>Trommsdorfia maculata</i> (L.) Bernh..	0
148	<i>Tusilago farfara</i> L.	0
149	<i>Xeranthemum anuum</i> L.	15,2±3,5
150	<i>X. cylindraceum</i> Sibth. et Smith.	0

В популяциях 18 видов 9 родов было проведено только цитоэмбриологическое исследование способности к апомиксису. Признаки гаметофитного апомиксиса были выявлены у 5 видов, 4 родов. При этом у видов *Pilosella brachiatum*, *P. dubia*, *Hieracium auratum*, *Cicerbita cacaliefolia*, *Artemisia salsoloides* цитоэмбриологические признаки апомиксиса выявлены впервые.

Таблица 2. Данные цитоэмбриологического исследования видов семейства Asteraceae

№	Вид и условный номер популяции	Район сбора	Частота апомиксиса, %
1	352 <i>Achillea micrantha</i> Willd.	Сап	0
2	546 <i>A. sedelmeyeriana</i> Sosn.	Мркс	0
3	308 <i>A. taurica</i> Bieb.	Рвн	0
4	484 <i>Acroptilon repens</i> (L.) DC.	КрКр	0
5	580 <i>Ambrosia artemisifolia</i> L.	КрКр	0
6	496 <i>Artemisia salsoloides</i> Willd.	Хв	26,8±3,9
7	626 <i>A. salsoloides</i> Willd.	КрА	11,5±2,8
8	584 <i>Bidens frondosa</i> L.	КрКр	29,7±6,2
9	481 <i>Carthamus lanatus</i> L.	КрКр	Ранняя стадия
10	582 <i>Cicerbita cacaliefolia</i> (Bieb.) Beauverd.	КрКр	23,5±5,6
11	146 <i>Cichorium intybus</i> L.	Сап	4,0±3,7
12	730 <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	КрКр	0
13	398 <i>Cyclachaena xanthiifolia</i> (Nutt.) Fresen.	Тат	0
14	514 <i>Eupatorium cannabinum</i> L.	Сап	0
15	581 <i>E. cannabinum</i> L.	КрКр	0
16	577 <i>Galatella trinevifolia</i> (Less.) Novopokr.	Пуг	0
17	510 <i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	Сап	0
18	583 <i>Hieracium auratum</i> Fries.	КрКр	25,1±8,5
19	696 <i>H. umbelatum</i> L.	КрКр	0

№	Вид и условный номер популяции	Район сбора	Частота апомиксиса, %
20	511 <i>Inula conyza</i> DC.	КрКр	Ранняя стадия
21	624 <i>Jurinea polyclonos</i> (L.) DC.	Влг	0
22	567 <i>Lactuca serriola</i> L.	КрКр	0
23	312 <i>Lagoseris sancta</i> (L.) K. Maly	Сар	0
24	640 <i>Leontodon caucasicus</i> (Bieb.) Fisch.	КрКр	10,5±3,5
25	654 <i>Omalotheca sylvatica</i> (L.) Sch. Bip. & F. Schultz	КрКр	0
26	512 <i>Picnomon acrana</i> (L.) Cass.	КрКр	0
27	632 <i>Picris hieracioides</i> L.	КрКр	0
28	705 <i>Pilosella brachiatum</i> Bertol.	КрКр	15,0±3,3
29	315 <i>P. dubia</i> (L.) Sojak	Тат	16,7±4,8
30	629 <i>P. praealta</i> (Vill. ex Gochn.) F.Schultz et Sch. Bip.	Смр	25,6±2,8
31	572 <i>Senecio noeanus</i> Rupr.	БКр	0
32	586 <i>Solidago canadensis</i> L.	Сар	0
33	651 <i>Taraxacum stevencii</i> DC.	КрКр	21,2±5,9
34	654 <i>Tragopogon orientalis</i> L.	КрКр	0
35	569 <i>Xanthium albinum</i> (Widd.) H. Scholz	Энг	0
36	636 <i>Xeranthemum cylindraceum</i> Sibth. et Smith.	КрКр	0

Примечание: БКр – Базарно-Карабулакский, КрА – Красноармейский, Сар – Саратовский, Пуг – Пугачевский, Хв – Хвалынский, Тат – Татищевский, Энг – Энгельский, Мркс – Марковский, Рвн – Ровенский районы Саратовской области, Пнз – Пензенская, Смр – Самарская, Крв – Кировская области, КрКр – Краснодарский край, МЭл – Респ. Марий Эл, Улнв – Ульяновская область.

Особенно примечательной выглядит выявленная в наших исследованиях абсолютная облигатность амфимиксиса у растений нескольких саратовских популяций *Antennaria dioica* (табл. 3), по литературным данным, в целом высоко апомиктического вида (Stebbins, 1932; Bergman, 1935; Porsild, 1965; Bayer, Stebbins, 1983). В то же время в популяциях *A. dioica*, произрастающих в Пензенской области на расстоянии около 100 км и 200 км на север от популяций Саратовской области, частота апомиксиса была на уровне до 17,1±0,5% и 26,0±2,3% соответственно.

При цитозембриологическом изучении *A. dioica* из популяций Саратовской области признаков апомиксиса обнаружено не было (табл. 4). В то же время в популяциях, произрастающих в Пензенской, Ульяновской, Кировской областях, были выявлены цитозембриологические признаки гаметофитного апомиксиса.

Известно, что в роде *Antennaria* широко распространён автономный гаметофитный апомиксис в регулярной форме (апоспория + нередуци-

рованный партеногенез). Он описан примерно у 20 видов рода (Хохлов и др., 1978; Bayer, Stebbins, 1983; Bierzychudek, 1985; Carman, 1995; Carman, 1997; Noyes, 2007), в том числе и у *A. dioica*. Однако, как следует из полученных нами результатов, на территории Саратовской области растения вида размножаются только амфимитично и/или вегетативно.

Таким образом, растения *A. dioica* в популяциях Саратовской области, т.е. на юго-восточной границе ареала вида, воспроизводятся семенным путём исключительно через амфимиксис, в то время как севернее, т.е. ближе к центральной части ареала – через факультативный апомиксис.

Результаты проведённого исследования показали, что большинство популяций видов семейства Asteraceae являются облигатно амфимиксичными.

Таблица 3. Семенная продуктивность в популяциях *Antennaria dioica* в 2007–2010 гг.

Область	Район исследования	Завязываемость семян (%) при	
		свободном цветении	беспыльцевом режиме цветения
Саратовская	2007 г.		
	Хвалынский	67,6±6,5	0
	Татищевский	47,4±6,3	0
	Б.-Карабулакский	48,5±6,4	0
	2008 г.		
	Хвалынский	42,7±6,9	0
	Татищевский	43,2±4,5	0
	Вольский*	–	–
	Б.-Карабулакский	40,3±6,9	0
	2009 г.		
	Хвалынский**	–	0
	Татищевский	18,4±0,7	0
	Вольский***	–	–
Б.-Карабулакский**	–	0	
Пензенская	Кузнецкий	4,1±0,5	0,7±0,1
Саратовская	2010 г.		
	Татищевский	0	0
	Б.-Карабулакский	0	0
Пензенская	Кузнецкий	14,4±7,7	2,3±0,8
	окр. с Часы	4,0±2,8	2,5±1,3

Примечание: * растения популяции в данный год на семенную продуктивность не исследовались; ** исследована семенная продуктивность только при беспыльцевом режиме цветения; *** в популяции растения с женскими цветками отсутствовали.

Таблица 4. Данные цитозембриологических исследований
в популяциях *Antennaria dioica*

Область	Район исследований	Доля семязачатков без признаков апомиксиса	Максимальная частота апомиксиса, %		
			всего	в том числе	
				прежде- временная эмбриония	апоспория
Саратовская	Хвалынский	100	0	0	0
	Татищевский	100	0	0	0
	Б.-Карабулакский	100	0	0	0
	Вольский	100	0	0	0
Пензенская	Кузнецкий	73,9±7,7	26,1±4,7	9,6±2,4	16,5±4,5
	окр. с. Часы	95,0±2,6	5,0±2,6	0	5,0±2,6
Кировская	Боровиковский	99,0±0,1	1,0±0,1	0	1,0±0,1
Ульяновская	Прокуровский	87,0±4,4	13,0±4,4	13,0±4,4	0
Респ. Марий-Эл	окр. г. Йошкар-Ола	100	0	0	0
Респ. Чувашия	окр. с. Шемурши	Ранняя стадия			

Из исследованных нами видов *Asteraceae* апомиксис ранее отмечался ещё для *Crepis tectorum* и *Cichorium intybus*, а в пределах родственных видов в литературе указан также для родов *Centaurea*, *Pyrethrum*, *Erigeron*, *Eupatorium*, *Cirsium*, *Picris*, *Petasites*, *Achillea*, *Grindelia*, *Solidago* и *Leucanthemum* (Хохлов и др., 1978; Carman, 1995; Carman, 1997; Noyes, 2007). Однако, по результатам нашего исследования, слабую выраженность апомиксиса можно допустить только для популяции *Cichorium intybus*, хотя проведённое цитозембриологическое изучение состояния мегагаметофита указывает на отсутствие выраженности гаметофитного апомиксиса у данного вида, по крайней мере у растений исследованной нами популяции. Речь может идти о том, что либо исследованные нами популяции этого вида относятся к облигатно амфимиктичным, либо в годы наблюдения они вели себя как облигатно амфимиктичные. Но в любом случае эти результаты являются ещё одним доказательством того, что выраженность апомиктичного способа воспроизводства подвержена значительной изменчивости и в пределах ареала вида на межпопуляционном уровне может колебаться в широких пределах вплоть до отсутствия проявления апомиксиса в одних популяциях и высокого его уровня – в других.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08–00–00319).

Список литературы

- Кашин А. С., Березуцкий М. А., Кочанова И. С., Добрыничева Н. В., Полянская М. В. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях некоторых видов Asteraceae в связи с действием антропогенных факторов // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 9. С. 1408–1427.
- Кашин А. С., Юдакова О. И., Кочанова И. С., Миндубаева А. Х. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах Asteraceae и Роасеae (на примере видов флоры Саратовской области) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 5. С. 744–756.
- Кочанова И. С., Лисицкая Н. М., Кашин А. С., Кириллова И. М., Полянская М. В. Распространение гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флоре юга России // Бюл. бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2010. Вып. 9. С. 145–152.
- Ноглер Г. А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. Т. 2. М., 1990. С. 39–91.
- Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 1978. 224 с.
- Asker S. E., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton, CRC Press, 1992. 298 p.
- Bayer R. J., Stebbins G. L. Distribution of sexual and apomictic populations of *Antennaria parlinii* // Evolution. 1983. Vol. 37. P. 305–319.
- Bergman B. Zur Kenntnis der Zytologie der scandinavischen *Antennaria* Arten // Hereditas. 1935. Vol. 20. P. 214–226.
- Bierzzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 1255–1264.
- Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51–94.
- Carman J. G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspority and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39–53.
- Cronquist A. A commentary on specific delimitation in *Antennaria* // Amer. Midland Naturalist. 1968. Vol. 79. P. 513–514.
- Fryxell P. A. Mode of reproduction in higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. P. 135–233.
- Hanna W. W., Bachaw E. C. Apomixis: its identification and use plant breeding // Crop. Sci. 1987. Vol. 27, № 6. P. 1136–1139.
- Herr J. M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. P. 785–790.
- Noyes R. D. Apomixis in the Asteraceae: Diamonds in the Rough // Functional plant science and biotechnology. 2007. Vol. 1(2). P. 207–222.
- Porsild A. E. The genus *Antennaria* in Eastern Arctic and Subarctic America // Bot. Tidsskr. 1965. Vol. 61. P. 22–55.
- Stebbins G. L. Cytology of *Antennaria*. II. Parthenogenetic species // Bot. Gazette. 1932. Vol. 94. P. 322–344.