

ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.5 : 581.163 : 575.8

ЭВОЛЮЦИЯ АГАМНЫХ КОМПЛЕКСОВ У ЦВЕТКОВЫХ

А.С. Кашин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

По самым скромным подсчётом гаметофитный апомиксис встречается в 126 родах цветковых растений, относящихся к 33 из 460 семейств покрытосеменных (Carman, 1997). Восьмидесят четыре из этих родов (67%) принадлежат к Asteraceae, Poaceae или Rosaceae (Carman, 2000).

Сохраняя преимущества семенного размножения, гаметофитный апомиксис, как известно, вносит специфичный вклад в формирование генотипической структуры популяций и видов. Прежде всего, он неизбежно приводит к разрушению единства структуры вида. Это происходит за счёт гибридогенеза, полиплоидии и чрезвычайного таксономического полиморфизма, которые всегда тесно скоррелированы с наличием у видов данной системы семенного размножения. Как следствие, в тех группах цветковых растений, в которых встречается гаметофитный апомиксис, значительно усложняется таксономическая структура. При этом большинство групп апомиктических видов часто содержат очень большое число слабо выраженных микровидов. Различные микровиды столь многочисленны и столь взаимосвязаны морфологически, что удовлетворительная таксономическая трактовка этих групп становится фактически невозможной. Такая картина изменчивости уже давно известна у комплексов апомиктических видов *Hieracium*, *Taraxacum*, *Antennaria*, *Crepis*, *Rubus*, *Potentilla*, *Crataegus*, *Alchemilla*, *Poa*, *Calamagrostis* и т.д. (Grant, 1981).

Однако очевидно, что агамные комплексы в пределах цветковых растений демонстрируют достаточное разнообразие структур. Поэтому в принципе невозможно определить или описать какой-то один универсальный тип структуры, приложимый ко всем агамным комплексам. При этом разнообразие их структур явно отражает различные этапы, а, возможно, и пути эволюции агамных комплексов. Обращает на себя внимание и неслучайный характер географического распространения агамных комплексов цветковых, также, вероятно, отражающий характер их эволюции.

ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ АГАМНЫХ КОМПЛЕКСОВ

Принято считать, что переход на апомиктическое размножение необратим и, раз возникнув, он уже не исчезает, так что степень апомиктизации группы возрастает с течением времени до полного вытеснения сексуальности (Darlington, 1939; Gustafsson, 1946-1947; Завадский, 1968; Рубцова, 1989). Поэтому эволюцию агамных комплексов у цветковых чаще представляют в виде последовательной смены ряда стадий развития от юности через раннюю и

позднюю зрелость к старости, за которой следует неизбежное вымирание всех форм. Относительную стадию, на которой находится агамный комплекс, определяют по степени таксономической сложности, широте географического распространения и наличию или отсутствию в нём диплоидных половых предковых видов (Grant, 1981). Комплекс *Parthenium* приводится в качестве комплекса, находящегося на относительно юной стадии развития: морфологические вариации группируются всего в два таксономических вида, обитающих только в одной географической провинции. Половые предковые виды этого комплекса - тетрапloidные формы *P. argentatum* и *P. incanum* - имеют несколько ограниченное распространение. На стадии зрелости агамный комплекс содержит сотни или тысячи агамоспермных микровидов, распространенных по обширной географической области. В. Грант подразделяет их на комплексы ранней стадии зрелости, у которых сохранились многие или большая часть диплоидных предковых видов (*Crepis*, *Rubus*, *Taraxacum*, *Hieracium* и др.), и комплексы поздней стадии зрелости, у которых многие или большинство диплоидных и полиплоидных половых предковых видов вымерло, но агамоспермная суперструктура достигает полного развития (подроды *Aphanes* и *Alchemilla* рода *Alchemilla*, группы *Potentilla gracilis* и *P. pectinisecta* рода *Potentilla*, группы *Poa pratensis* и *P. polystris* рода *Poa*). Старый агамный комплекс обединен, по представлениям В. Гранта, не только половыми диплоидами и половыми полиплоидами, но также и числом агамоспермных микровидов. В таксономическом аспекте он представляется изолированным агамоспермным видом, не имеющим известных половых родичей.

Однако, во-первых, те родовые агамные комплексы, которые считаются находящимися на стадии ранней зрелости, имеют в своём составе преимущественно диплоидные половые виды. А родовые агамные комплексы, считающиеся находящимися на стадии поздней зрелости, в своём составе имеют как минимум по несколько видовых агамных комплексов и половых видов, преимущественно полиплоидных, - в том числе и обособленно стоящие группы половых видов. Род *Poa*, например, наряду с агамными комплексами *P. pratensis*, *P. palustris* и *P. nemoralis* включает в свой состав ещё и такие полиплоидные половые группы как *Triviales*, *Homalopoa* и *Oreinos* (Петров, 1988). Род *Potentilla* содержит в своём составе более 30 видовых агамных комплексов. Но в нём имеются и диплоидные (*P. rupestris*, например), и полиплоидные (*P. pectinisecta*, например) половые виды (Clausen et al., 1940).

Во-вторых, из ныне существующих лишь один комплекс *Honttuynia cordata* (*Saururaceae*) может быть отнесен к старым, так как он состоит из одного вида, высокий полиплоид ($2n=94-98$), размножающийся при помощи агамоспермии, и не имеет известных половых родичей (Babcock, Stebbins, 1938; Grant, 1981). За всё время достаточно интенсивных исследований иных примеров подобного рода агамных комплексов не обнаружено.

В-третьих, у целого ряда агамных комплексов цветковых, исходя из вышеизложенных принципов, определить стадию развития не представляется возможным. Например, агамный комплекс рода *Chondrilla* не подпадает ни под одну из четырех перечисленных стадий развития. Род имеет достаточно

сложную таксономическую структуру, насчитывая в своём составе около тридцати видов, объединяемых, по крайней мере, в два подрода с четырьмя секциями. Географически род широко распространён, - по крайней мере, во всех степных и пустынных районах Евразии и Северной Африки, - и большая часть видов рода имеет обширные ареалы (Леонова, 1964; 1989). Виды рода широко распространены в настоящее время также в Австралии, Северной и Южной Америке, куда, как считается, занесены человеком (Dijk, 2003). По представлениям одних авторов, род *Chondrilla* представлен исключительно апомиктическими видами (Ильин, 1930), по представлениям других - в роде все диплоидные виды размножаются половым путём, а все полиплоидные виды размножаются апомиктически (Bergman, 1952; Поддубная-Арнольди, 1976). Однако из примерно тридцати видов рода таких диплоидных видов выявлено два: *C. ambigua* Fisch. и *C. chondrilloides* Fisch. (Поддубная-Арнольди, 1933; Bergman, 1952; Хромосомные..., 1969; Числа..., 1990), причём один из них (*C. ambigua* Fisch.) некоторые авторы считают не самостоятельным видом, а лишь разновидностью *C. juncea* var. *ambigua* Fisch. (Талиев, 1928). Сам же вид *C. juncea* является факультативно апомиктическим. Второй из перечисленных видов (*C. chondrilloides*) у ряда авторов указан как апомиктический диплоспоровый вид (Поддубная-Арнольди, 1964; Хохлов с соавт., 1978). Следовательно, агамный комплекс *Chondrilla* нельзя считать находящимся на ранней стадии развития из-за отсутствия или малочисленности половых видов и обширности ареалов апомиктических видов. Из-за отсутствия или малочисленности половых видов его нельзя считать и находящимся на стадии ранней зрелости. Для отнесения к стадии поздней зрелости агамный комплекс явно недостаточно сложен в таксономическом отношении. Отнесению к стадии стареющего, вымирающего агамного комплекса мешает обширное географическое распространение и достаточная таксономическая сложность. Проблему ещё более усложняет то, что ряд авторов вообще включают виды *Chondrilla* в состав сложного агамного комплекса *Taraxacum* (Nijs den, Sterk, 1980; Nogler, 1984), а другие считают общим происхождение диплоспории в этих родах вследствие либо дивергенции этих родов от общего предка, либо гибридизации между видами двух родов (Dijk van, 2003). Филогенетически эти два рода действительно находятся в тесном родстве (Bremer, 1994), хотя имеют разное основное число хромосом (в роде *Taraxacum* $n = 8$, а в роде *Chondrilla* $n = 5$), а случаев гибридизации между растениями двух родов не отмечено (Dijk van, 2003). Да и морфотипы растений того и другого рода сильно различны.

Таким образом, подавляющее большинство известных агамных комплексов пребывают на стадии зрелости, причём на стадии полной зрелости в их состав входят преимущественно полиплоидные, а на ранней стадии - диплоидные половые виды, т.е. напрашивается вывод об эволюции агамных комплексов от половых диплоидных к половым полиплоидным видам. А из этого факта, что старые комплексы с тенденцией к вымиранию отсутствуют в природе, следует, что либо явление агамоспермии вообще эволюционно молодое, либо "старение" просто не свойственно агамным комплексам и эволюция их со стадии зрелости происходит по-другому.

Известно, что структура агамного комплекса во многом представляет собой результат тесного взаимодействия гаметофитного апомиксиса, полипloidии и отдалённой гибридизации (Babcock, Stebbins, 1938; Grant, 1981; Кашин, 2000), и обязательными чертами агамных комплексов является наличие полиплоидных, а, зачастую и анеуплоидных рядов и многочисленных гибридогенных производных.

В качестве иллюстрации достаточно красноречив пример со структурой родового агамного комплекса *Sorbus* (Rosaceae). Род состоит из пяти подродов, каждый из которых представлен одним диплоидным видом, а именно *S. aria*, *S. aucuparia*, *S. torminalis*, *S. chamaemespilus* и *S. domestica*. Подрод *Aria*, или *S. aria aggregate*, содержит кроме полового ещё и апомиктические три- и тетраплоидные виды. Кроме того, в пределах рода имеется множество видов, по морфологии промежуточных между растениями четырёх главных подродов. С использованием метода анализа полиморфизма длин фрагментов рестрикции (RFLP) подтверждено, что эти виды действительно являются гибридными производными между видами из *S. aria aggregate* и видами других подродов (*S. aucuparia*, *S. torminalis* или *S. chamaemespilus*), а вид *S. intermedia* содержит геномы трёх видов *S. aria*, *S. aucuparia* и *S. torminalis*. При этом при исследовании митохондриальной ДНК показано, что в большинстве случаев гибридная комбинация возникала в случаях, когда половой вид выступал в качестве материнского родителя, а апомиктические были донорами пыльцы. Но для полиплоидных апомиктических видов из *S. aria aggregate* показано, что они не являются гибридными производными, вариабельность которых объясняется многократностью возникновения и/или факультативностью апомиктического размножения у них (Nelson-Jones et al., 2002).

При этом возникновение полиплоидных геномов у цветковых, вероятно, является следствием именно гаметофитного апомиксиса или его элемента (апомейоза), а не соматической полипloidии (Harlan, de Wet, 1975; Кашин, 1998; Roche et al., 2001). А полипloidия является благоприятным фоном для гибридогенного формообразовательного процесса сальвационного характера.

Примечательно, что проявление гаметофитного апомиксиса само является зависимым от полиплоидного состояния. Несколько гипотез объяснения этой связи были предложены. Наиболее убедительной из них представляется гипотеза J.G. Carman (1997, 2000). В соответствии с ней, апомиксис вызывается "интергеномной" (или гомеологической) гетерозиготностью по некоторым или многим локусам, которые являются критическими для хронологии мегаспоро- и мегагаметофитогенеза. У гибридов, гетерозиготных по этим критическим локусам, и возникает репродуктивная асинхронность, ведущая к апомиксису. Это может происходить и у автополиплоидов, но аллополиплоиды обеспечивают лучший геномный фон для апомиктов (Carman 2000). Изменение пloidности может количественно и качественно изменить выражение генов (Comai, 2000; Wendel, 2000), причём быстрые изменения происходят не только в выражении гена, но также и в геномной структуре (Leitch, Bennet, 1997). Некоторые формы подобной

геномной реорганизации могут нарушать мейоз и стимулировать формирование аномейотического зародышевого мешка (Roche et al., 2001).

Полиплоидия же (прежде всего, аллополиплоидия) - важный и единственно доказанный механизм видообразования (Grant, 1981; Ramsey, Schemske, 1998; Otto, Whitton, 2000.). И коль скоро гибридогенез, полиплоидия и гаметофитный апомиксис так тесно взаимосвязаны и взаимообусловлены, при условии, что до 50 (Grant, 1981; Стеббинс, Айала, 1985) - 70 (Averett, 1980; Готшлак, 1989) % видов покрытосеменных - аллополиплоиды и могли образоваться только с участием гаметофитного апомиксиса или его элемента (апомейоза), то не может не напрашиваться вывод о существеннейшей роли гаметофитного апомиксиса в видообразовании.

Эта тесная взаимообусловленность авто- и аллополиплоидии, с одной стороны, и гаметофитного апомиксиса, с другой, неизбежно находит выражение у апомиктов в хромосомной нестабильности геномов (Кашин, 2004). Поэтому агамные комплексы на различных этапах эволюции должны различаться характером кариотипической изменчивости и степенью хромосомной сбалансированности геномов. Типы структур агамных комплексов с этой точки зрения выстраиваются в следующий ряд:

- имеющие слабо развитую таксономическую структуру типа *Parthenium argentatum* (с половыми диплоидами и 2-3-мя низкими уровнями пloidности апомиктов);
- имеющие большое число апомиктических форм, преимущественно близких к облигатным, длинные, непрерывные анеуплоидные ряды, и содержащие низкие половые полиплоиды, как у *Poa pratensis*, *P. palustris*, *Potentilla gracilis* или *Bouteloua curtipendula*;
- имеющие большое число факультативно апомиктических форм широкого спектра уровней пloidности, кратных основному числу, но с большим числом нечётных полиплоидов и миксоплоидов, и содержащие относительно высокие половые полиплоиды, как у *Pilosella*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Rubus*;
- имеющие большое число факультативно апомиктических форм преимущественно чётных уровней пloidности и большое число высоких половых полиплоидов, типа *Dichanthium*—*Bohriochloa*—*Capillipedium*;
- половые полиплоидные комплексы со вторично половыми видами высоких уровней пloidности.

Такая последовательность стадий развития агамного комплекса у цветковых с постепенной стабилизацией хромосомно разбалансированного генома и возвратом в перспективе к облигатноциальному воспроизведению по ряду причин видится более правдоподобной, чем изложенная выше. Это следует из того, что в механизмах реализации и детерминации амфи-апомиксиса - настолько единая система семенного размножения (Grossniclaus et al., 2001), что не только апомиксис в облигатном выражении оказывается принципиально невозможным (Clausen, 1954; Skalinska, 1971; Asker, 1979; Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992; Mazzucato et al., 1996; Кашин, 1999), но и нет никаких оснований считать, что невозможен возврат от факультативно апомиктического к облигатному половому размножению. Детерминация гаметофитного

апомиксиса, скорее всего, связана с эпигенетическими (физиологическими) механизмами регуляции (Ellestrum, Zagorcheva, 1977; Kashin, 1992; Willemse, Naumova, 1992; Кашин, Куприянов, 1993; Dickinson, 1994; Carman, 1997, 2000; Grimanelli et al., 2001; Koltunow, Grossniklaus, 2003). Эпигенетические же механизмы перехода на тот или иной способ размножения предполагают наличие факторов, дестабилизирующих систему семенного размножения у отдельных групп покрытосеменных и приводящих её в стабилизированное состояние в эволюционно значимых отрезках времени. А, значит, гаметофитный апомиксис должен был встречаться в той или иной мере у растений во все периоды их существования.

Отсутствие в природе старых агамных комплексов в свою очередь тоже говорит о том, что они вовсе не вымирают, а лишь трансформируются в половые полиплоидные комплексы с рядом новых хорошо отдифференцированных видов с реверсией к половому размножению на более высоких уровнях пloidности.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ АГАМНЫХ КОМПЛЕКСОВ

Обращает на себя внимание, что центры разнообразия почти всех современных апомиктов находятся в средних и высоких широтах (Asker, Jerling, 1992), причём доля апомиктов резко возрастает по градиенту от средних к высоким широтам (Rosenzweig, 1995). При этом большинство апомиктов, как показывают ископаемые остатки, а также исследования по молекулярной дивергенции и таксономической сложности, возникли относительно недавно в эволюционно значимых отрезках времени. Их возникновение в подавляющем большинстве случаев датируется плейстоценом (Stebbins, 1971), то есть не более 1.8 млн лет назад. Возникновение молодых апомиктических групп, таких как *Beuteloua*, *Hieracium*, *Pilosella*, приурочивают к последнему (8-20 тысячелетий назад) ледниковому периоду (Grant, 1981; Asker, Jerling, 1992), а более древних, таких как *Crepis*, *Dichantium*, *Eupatorium*, *Parthenium*, *Rubus*, *Toumendia*, *Antennaria*, - к нескольким более ранним ледниковым периодам (Asker, Jerling, 1992; Bayer, 1996). В плейстоцене же 0.1-1 млн лет назад, как предполагают, возникли и гибридогенные агамные комплексы *Amelanchier*, *Cotoneaster*, *Malus*, *Crataegus*, *Sorbus*, *Taraxacum*, *Erigeron*, *Antennaria*, *Calamagrostis*, *Poa* (Nygren, 1946; Richards, 1973; Kellogg, 1990; Campbell, Dickinson, 1990; Carman, 2000). Подавляющая часть всех вышеперечисленных комплексов занимает ареалы преимущественно в boreальной зоне, причём ареалы апомиктических полиплоидных и гибридогенных видов преимущественно ограничиваются районами, освободившимися от ледника в постледниковый период, в то время как их половые диплоидные сородичи чаще всего занимают локальные ареалы вне зоны, охватываемой ледником (Bierzychudek, 1985; Dynesius, Jansson, 2000). Интересно, что только для тропических апомиктов *Panicoideae* (*Panicum*, *Pennisetum*, *Setaria* и др.) предполагается более древнее (до плейстоцена) происхождение (Asker, Jerling, 1992;), - более 3 млн. лет назад (Carman, 2000).

Покрытосеменные, по палеонтологическим данным, возникли не позднее мелового периода. Самое раннее подтверждение существования покрытосеменных в виде окаменелостей найдены в слоях, датированных возрастом в 140 млн. лет, то есть в раннем меловом периоде (Taylor, Hickey, 1996). Их появление связывают с неустойчивой средой обитания либо в рифтовых долинах между тропической и умеренной зонами (Красилов, 1989), либо на островах (Тахтаджян, 1987) или на холмах и возвышенностях (Raven, Axelrod, 1974) тропиков. Но в любом случае это – тропическая или близкая к тропической зона. Затем они распространялись и эволюционировали от тропиков к boreальной зоне. Имели место две ветви их эволюции – криофильная и ксерофильная. При этом в меловой период (мезозой), как полагают, существовала только тропическая флора, в палеогене (кайнозой) появилась и развилась субтропическая флора, и лишь в неогене – плейстоцене (кайнозой) (не более 1.8 млн лет назад) развилась boreальная флора (Попов, 1982), причём речь идёт не столько о широтном положении флор, сколько о современном представительстве таксономических групп. Ибо, если даже флора на широтах современной boreальной зоны существовала и много ранее плейстоцена, как это показывают палеонтологические исследования, то она, во-первых, существовала в условиях тёплого влажного климата, аналогичного тропическому или жаркому пустынному климату, т.е. была представлена исключительно тропическими и субтропическими видами, которые отличались лишь фотoperиодической реакцией (Frakes et al., 1992), а, во-вторых, была сметена полностью в ледниковые периоды, и широты современной boreальной зоны многократно как бы осваивались заново.

Существование покрытосеменных в представительстве большинства современных семейств насчитывает, как полагают, около 65 млн. лет (Taylor, Hickey, 1996). Существенное похолодание климата произошло в Эоцене, т.е. 45-55 млн. лет назад, и в последующем наблюдались значительные колебания природно-климатических условий, причём преимущественно вне современной тропической зоны. Вплоть до этого времени флора покрытосеменных была представлена только тропическими и субтропическими видами, так как даже на полюсах Земли температура в течение суток и в течение года до этого времени колебалась незначительно (Frakes et al., 1992). Именно к периоду между 60 и 20 млн. лет назад относят возникновение многих представителей родов и видов покрытосеменных современных умеренных и boreальных флор (Webb, 1988). Наиболее экстремальные условия существования на Земле сложились между 1.6 млн. и 10 тыс. лет назад и связаны с циклическими изменениями климата. Было по крайней мере восемь больших циклов оледенения с межледниковыми периодами примерно в 100 тыс. лет каждый (Frakes et al., 1992).

Всё это, то есть приуроченность именно к плейстоцену возникновения известных апомиктов, склонность полиплоидов, гибридов, апомиктов и сложных агамных комплексов к boreальной зоне, с одной стороны, и сомнительность того, что в более ранние периоды эволюции покрытосеменных апомиктизация как способа размножения не существовало, на наш взгляд, указывает на следующее. Вероятно, в период существования одной

тропической флоры с интенсивным гибридогенезом и гораздо меньшей стабильностью условий существования в тропической зоне гаметофитный апомиксис в факультативной форме был широко представлен, может быть, даже господствовал в формах, близких к облигатным. Затем по мере продвижения флоры покрытосеменных в направлении бореальной зоны и стабилизации природно-климатических условий в тропиках «пик» активности апомиктических форм размножения сместился в том же направлении, а в тропиках постепенно затухал в силу всё большей стабилизации там природно-климатических условий и исчерпанности гибридогенного потенциала форм: всё более редкого возникновения гибридов и сложности их выживания в условиях жёсткой конкуренции за ресурсы, которая имела и имеет место в тропиках.

Эволюция цветковых в тропиках в условиях относительного природно-климатического гомеостаза в настоящее время, вероятно, преимущественно идёт по пути адаптации к биотическому фактору: биотический компонент биогеоценозов и его коэволюция определяет эволюцию растений в большей мере, чем относительно стабильные условия внешней среды. В субтропиках роль биотической и абиотической компоненты уравниваются, а в бореальной зоне преимущественную роль начинают играть абиотические условия существования видов и форм. Поэтому в тропиках на современном этапе, вероятно, в эволюции покрытосеменных доминирующую роль играет мутационный фактор и рекомбинация на базе облигатно полового размножения, в то время как в бореальной – гибридизация и полиплоидия на базе дестабилизованных систем семенного размножения, при которых апо- и амфимиксис находятся в динамическом равновесии.

В пользу вышеизложенных представлений говорит и то, что стрессовые нестабильные условия обитания могут выступать в качестве фактора, дестабилизирующего систему семенного размножения, приводящего к многочисленным переходам по различным путям семенного воспроизведения (эуспория, апомейоз, зиготия, апозиготия), как это показано при исследовании популяций *T. officinale* и ряда видов *Pilosella* (Кашин и др., 2003). Может быть, именно поэтому гибридогенные полиплоиды, в том числе и апомиктические, чаще обнаруживаются в средах обитания, недавно изменённых антропогенным воздействием или подвергшихся изменениям климата (Stebbins, 1971; Кашин, 1998). Их доля резко возрастает в высоких широтах, т.е. тоже в стрессовых нестабильных условиях существования (Rosenzweig, 1995).

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 05-04-49001).

Литература

Готшлак В. Полиплоидия в эволюции высших растений // Современные достижения молекулярной биологии хромосом и клеток. Алма-Ата, 1989. С. 7—5.

Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.

Ильин М.М. *Chondrilla L.* // Бюлл. отдел. каучукон. 1930. № 3. С. 1-61.

Кашин А.С. Половое размножение, агамоспермия и видеообразование у цветковых // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59, № 2. С. 171—191.

Кашин А.С. Генетический контроль гаметофитного апомиксиса и проблема хромосомной нестабильности геномов у покрытосеменных // Генетика. 1999. Т. 35, № 8. С. 1041-1053.

Кашин А.С. Геномная изменчивость, гибридогенез и возможности хромосомного видеообразования при гаметофитном апомиксисе // Успехи соврем. биол. 2000. Т. 120, № 5. С. 501-511.

Кашин А.С. Проблема вида и видеообразования при гаметофитном апомиксисе как неустойчивой системе семенного размножения // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 4. С. 521-542.

Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1993. 196 с.

Кашин А.С., Демочки Ю.А., Мартынова В.С. Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктических и половых видов агамных комплексов Asteraceae // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 9. С. 35-54.

Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.

Леонова Т.Г. Род. Хондрила — *Chondrilla L.* // Флора СССР. М.-Л.: Наука, 1964. С. 560-586.

Леонова Т.Г. Хондрила — *Chondrilla L.* // Флора Европейской части СССР. Ленинград: Наука, 1989. Т. 8. С. 57 — 61.

Петров Д.Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск: Наука, 1988. 214 с.

Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. 482 с.

Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с.

Попов М.Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика: Избр. тр. В 2-х ч.. Киев: Наукова думка, 1983. 478 с.

Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. Л: Наука, 1989. 154 с.

Стеббинс Дж.Л., Айала Ф.Х. Эволюция дарвинизма // В мире науки. 1985. № 9. С. 13—39.

Талиев В.И. Определитель высших растений Европейской части СССР. М.-Л.: Госиздат, 1928. 630 с.

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

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.

Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 926 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Семейства Aceraceae — Menyanthaceae. Л.: Наука, 1990. 509 с.

Asker S. Progress in apomixis research // Hereditas. 1979. Bd. 66, N. 2. P. 231—240.

Asker S.E., Jerling L. Apomixis in Plants. Boca Raton: CRC Press, 1992. 298 p.

Averett J.E. Polyploidy in Plant taxa: Summary // Polyploidy in Plant, biological relevance. New York, 1980. P. 269—273.

Babcock E.B., Stebbins G.L. The American species of *Crepis*. Their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. Washington. 1938. Carnegie Inst. Publ. № 504. 199 p.

Bayer R.J. Evolution of polyploid agamic complexes with examples from *Antennaria* (Asteraceae) // Opera Bot. 1996. Vol. 132. - P. 53-65.

Bergman B. *Chondrilla chondrilloides*, a new sexual *Chondrilla* species // Hereditas. 1952. Vol. 38, N 3. P. 367-369.

Bierzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 1255-1264.

Bremer K. Asteraceae cladistics and classification. Portland: Timber Press, 1994. 180 p.

Cambel C.S., Dickinson T.A. Apomixis, patterns of morphological variation, and specien concepts in subfam. Maloideae (Rosaceae) // Syst. Bot. 1990. Vol. 15, N 1. P. 124-135.

Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixes, bisporic, tetrasporic, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51-94.

Carman J.G. The evolution of gametophytic apomixis // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. В 3х т. Т. 3. Системы размножения. Санкт-Петербург, 2000. С. 218-245.

Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // Caryologia. 1954. Vol. 6, № 1-3. P. 469-479.

Clausen J., Keck D.D., Hiesey W.M. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western American plants // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1940. Vol. 520. P. 1- 452.

Comai L. Genetic and epigenetic interactions in allopolyploid plants // Plant Mol. Biol. 2000. Vol. 43. P. 387-399.

Darlington C.D. Apomixis: the escape // The evolution of genetic systems. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1939. P. 108-113.

Dickinson H.G. The regulation of alternation of generation in flowering plants // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1994. Vol. 69, № 3. P. 419-442.

Dijk van P.J. Ecological and evolutionary opportunities of apomixes: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla* // Phil. R. Soc. Lond. B. 2003. Vol. 358. P. 1113-1121.

Dynesius M., Jansson R. Evolutionary consequences of changes in species geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2000. Vol. 97, N 16. P. 9115-9120.

Ellestrum S., Zagorcheva L. Sterility and apomictic embryo sac formation in *Raphanobrassica* // Hereditas. 1977. Vol. 87. P. 107.

FrakesL.A., Francis J.E., Syktus J.I. Climate Modes of the phanerozoic. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1992. 274 p.

Gadella T.W.J. Variation, hybridization and reproductive biology of *Hieracium pilozela L.* // Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. 1991. Vol. 94, N 4. P. 455—488.

Grant V. Plant speciation. New York: Columbia Univ. Press, 1981. 528 p.

Grimanelli D., Leblanc O., Perotti E., Grossniclaus U. Developmental genetics of gametophytic apomixes // Trends in genetics. 2001. Vol. 17, 10. P. 597-604.

Grossniclaus U., Nogler A.G., van Dijk P.J. How to avoid sex. The Genetic Control of Gametophytic Apomixis // The Plant Cell. 2001. Vol. 13. P. 1491-1498.

Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Pt. I-III // Lunds. univ. Arsskrift. 1946. Bd. 42, S. 1—68; 1947. Bd. 43. S. 69—370.

Harlan J.R., de Wet J.M.J. On O. Winge and a prayer: the origins of polyploidy // Bot. Rev. 1975. Vol. 41. P. 361-390.

Kashin A.S. Discussing the role of determination of apomixis monogenic heredity // Apomixis Newsletter. 1992. № 6. P. 27-29.

Kellogg E.A. Variation and species limits in agamospermous grasses // Syst. Bot. 1990. Vol. 15, N 1. P. 112-123.

Koltunow A.M., Grossniklaus U. Apomixis: A Developmental Perspective // Annual Review of Plant Biology. 2003. Vol. 54, P. 547-574.

Leitch I.J., Bennet M.D. Polyploidy in angiosperms // Trends Plant Sci. 1997. Vol. 2. P. 270-476.

Mazzucato A., Falcinelli M., Veronesi F. Evolution and adaptedness in a facultatively apomictic grass, *Poa pratensis L.* // Euphytica. 1996. Vol. 92. P. 13-19.

Nijs J.C.M. den, Sterk A.A. Cytogeographical studies of *Taraxacum* sect. *Taraxacum* (= sect. *Vulgaria*) in Central Europe // Bot Jahrb. Syst. 1980. Vol 101. P. 527-554.

Nelson-Jones B., Briggs D., Smith G. The origin of intermediate species of the genus *Sorbus* // Theor. Appl. Genet. 2002. Vol. 105. P. 953-963.

Nogler G.A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin e.a., 1984. P. 475—518.

Nygren A. The genesis of some Scandinavian species of *Calamagrostis* // Hereditas. 1946. Vol. 32. P. 131-262.

Otto S. P., Whitton J. Polyploid incidence and evolution // Annu. Rev. Genet. 2000. Vol. 34. P. 401-437.

Poddubnaja-Arnoldy W.A. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung bei einigen *Chondrilla*-Arten // Planta. 1933. B. 19, H. 1. S. 46-86.

Ramsey Ju., Schemske D.W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1998. Vol. 29, N 1. P. 467-501.

Raven P.H., Axelrod D.I. Angiosperm biogeography and past continental movements // Ann. Missouri Bot. Gard. 1974. Vol. 61. P. 539-673.

Richards A. The origin of *Taraxacum* agamospecies // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 66. P. 189-211.

Roche D., Hanna W.W., Ozias-Akins P. Is supernumerary chromatin involved in gametophytic apomixes of polyploid plants? // Sex Plant Reprod. 2001. Vol. 13. P. 343-349.

- Rosenzweig, M.L. Species Diversity in Space and Time. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K., 1995. 225 p.
- Skalinska M. Experimental and embryological studies in *Hieracium aurantiacum L.* // Acta biol. crac. Ser. bot. 1971. V. 14, № 2. P. 139-152.
- Stebbins G.L. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Arnold Press, 1971. 216 p.
- Taylor D.W., Hickey L.J. Flowering plant origin, evolution and phylogeny. N.Y.: Chapman & Hall, 1996. 403 p.
- Webb T. Eastern Nort America // Vegetation history. T. III. Kluwer Acad. Publ., 1988. P. 385-414.
- Wendel J.F. Genome evolution in polyploids // Plant Mol. Biol. 2000. Vol. 42. P. 225-249.
- Willemse M.T.M., Naumova T. Apomictic genes and seed plant reproduction // Apomixis Newsletter. 1992. № 5. P. 19-32.