

На правах рукописи



ЛИСИЦКАЯ Надежда Михайловна

ОСОБЕННОСТИ РЕАЛИЗАЦИИ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА У  
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ASTERACEAE (НА ПРИМЕРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ  
РОССИИ И СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА)

03.02.01 – ботаника

Автореферат  
диссертации на соискание ученой  
степени кандидата биологических наук

Пермь – 2014

Работа выполнена в Учебно-научном центре «Ботанический сад» ФГБОУ ВПО «Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского»

**Научный руководитель:**

доктор биологических наук, профессор **Кашин Александр Степанович**

**Официальные оппоненты:**

**Вишнякова Маргарита Афанасьевна** - доктор биологических наук, профессор, ГНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н.И. Вавилова Российской академии сельскохозяйственных наук», заведующая отделом генетических ресурсов зернобобовых культур

**Зимницкая Светлана Анатольевна** - кандидат биологических наук, доцент, ФГАОУ ВПО «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина», директор департамента «Биологический факультет»

**Ведущая организация:**

ФГБУН «Институт биологии Уфимского научного центра РАН», г. Уфа.

Защита состоится «23» октября 2014 г. в 16 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д 212.189.02 при ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», по адресу: 614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15, зал заседаний Ученого Совета.

Адрес сайта: <http://www.psu.ru>

E-mail: [shibanova7@mail.ru](mailto:shibanova7@mail.ru)

Факс: 8 (342) 237-16-11

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

Автореферат разослан «23 » июля 2014 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета

Шибанова Наталья Леонидовна

Актуальность темы. С перспективой использования гаметофитного апомиксиса связаны большие ожидания в области растениеводства, по экономическому эффекту сравнимые с новой зелёной революцией (Savidan, 1995, 2001; Bicknell, Koltunow, 2004; Hofmann, 2010; Eckardt, 2011). Однако на пути к достижению этой цели стоят значительные трудности, среди которых: 1) почти полное отсутствие известных близких сородичей культурных растений – доноров генов апомиксиса; 2) фрагментарность знаний о закономерностях распространения и своеобразии реализации апомиксиса (Czapic, 2000). 3) противоречивые представления о характере генетического контроля апомиксиса, несмотря на большой интерес к выявлению молекулярных механизмов его реализации (Koltunow, Grossniklaus, 2003; Bicknell, Koltunow, 2004). Некоторый прогресс, наметившийся в этом направлении в последнее время, касается почти исключительно механизма апоспории (Koltunow, Grossniklaus, 2003; Bicknell, Koltunow, 2004; Okada et al., 2011; Koltunow et al., 2011; Yanru Zeng e.a., 2012).

Целенаправленных исследований закономерностей распространения гаметофитного апомиксиса в пределах ареалов видов, родов или семейств до последнего времени проводилось мало. Существует представление о том, что апомиксы обитают на более высоких широтах (Asker, Jerling, 1992; Rosenzweig, 1995) и на больших высотах, а также на территориях, ранее занятых ледниками, и в нарушенных средах обитания (Bierzuchudek, 1985; Hörandl, 2006; Hörandl et al., 2008). Но всё это требует дополнительных доказательств и обоснований.

За последние полвека предпринималось несколько попыток оценки степени распространения апомиксиса у цветковых растений (Поддубная-Арнольди, 1976; Хохлов и др., 1978; Fryxell, 1957; Hanna, Bachaw, 1987, Carman, 1995, 1997). За это время список апомиктичных видов расширен примерно на 20 родов и чуть более чем на 100 видов. Однако в последние годы на примере видов Asteraceae флоры Саратовской области показано, что существующие представления о степени распространения апомиксиса у цветковых далеки от реальной картины (Кашин и др., 2007, 2009; Кочанова, 2008). Подтверждение этого прогноза на примере других видов может принципиально изменить представления о степени распространения и роли апомиксиса в эволюции и адаптации растений, а также о возможностях использования его в прикладных аспектах.

Связь работы с научными программами, темами. Работа выполнялась в рамках проектов РФФИ № 08–04–00319, № 09-04-10069 и № 00–04–49376.

Цель исследования. Цель работы заключалась в выявлении основных закономерностей распространения гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae флоры европейской части России и Северо-Западного Кавказа. Для достижения цели решались следующие задачи:

1. Изучить семенную продуктивность растений видов Asteraceae во флоре Северо-Западного Кавказа и ряда регионов европейской части России при различных режимах цветения (свободном опылении и беспыльцевом режиме);

2. Выявить цитозембриологические признаки гаметофитного апомиксиса у растений видов Asteraceae флоры Северо-Западного Кавказа и ряда регионов европейской части России.

3. Определить способы семенного воспроизводства и особенности их реализации у растений различных видов семейства Asteraceae флоры Северо-Западного Кавказа и ряда регионов европейской части России;

4. Выявить закономерности распространения гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae флоры Северо-Западного Кавказа и ряда регионов европейской части России (частота встречаемости в зависимости от высотного и широтного градиентов и высотой над уровнем моря, половая структура популяций).

Научная новизна. Впервые с целью выявления апомиктических форм проведено детальное исследование 99 популяций 87 видов 42 родов семейства Asteraceae флоры Северо-Западного Кавказа. Гаметофитный апомиксис как способ семенного размножения впервые обнаружен у 5 видов (*Carthamus lanatus*, *Inula conyza*, *Leontodon caucasicus*, *Taraxacum stevenii*, *Xeranthemum annuum*) и 1 рода (*Xeranthemum*). Цитоэмбриологические признаки апомиксиса впервые обнаружены у 4 видов (*Cicerbita cacalifolia*, *Hieracium auratum*, *Pilosella brachiatum*, *Phalacrolooma septentrionale*) и 2 родов (*Cicerbita*, *Phalacrolooma*). Гаметофитный апомиксис как способ семенного размножения впервые обнаружен также у растений 3 видов Asteraceae флоры Нижнего Поволжья (*Pilosella dubia*, *P. proceriformis*, и *P. procera*). Кроме того цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса обнаружены у *P. glomeratum*

Впервые проведено сравнение способности к апомиксису у представителей семейства Asteraceae двух флор - Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа. Показано, что доля апомиктических видов и родов во флоре Нижнего Поволжья превышает таковые, отмеченные для флоры Северо-Западного Кавказа. Впервые проведено детальное исследование изменчивости параметров системы семенного размножения и половой структуры популяций *Antennaria dioica* в европейской части России по градиенту географических широт. Показано, что растения *A. dioica* ближе к южной и северной границам ареала ведут себя преимущественно как облигатно амфимиктические, а в центральной части ареала – как факультативно апомиктические.

Научно–практическая значимость работы. Полученные данные могут использоваться для уточнения списка и характера распространения апомиктических видов у цветковых, для сравнительного анализа при изучении других апомиктических видов, для расширения данных по эмбриологии видов семейства Asteraceae. Материалы диссертационной работы будут полезны при разработке спецкурсов по репродуктивной биологии, эмбриологии растений, экологии видов цветковых. Модифицированная методика выявления частоты амфи– и апомиксиса в популяциях может быть использована при изучении этих параметров у других представителей цветковых. Исследованные видообразцы включены в уникальную коллекцию *in situ* апомиктических видов.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены на III Междунар. школе для молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология» (Саратов, 2009); науч. конф., посвящ. 15-летию юбилею национального парка «Хвалынский» «Актуальные проблемы особо охраняемых территорий: опыт и

перспективы развития» (Саратов, 2009); Межрегиональной науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых (Саратов, 2010); XII Моск. совещ. по филологии растений, посвящ. 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана (Москва, 2010); IV Междунар. школе для молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология» (Пермь, 2012); XIII делегатском съезде Русского ботанического общества (Тольятти, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, три из которых – в научных изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ.

Декларация личного участия автора. Автор лично провел в 2007 – 2013 гг. экспедиционные исследования по сбору материалов для изучения. Цитоэмбриологический анализ материала и исследование семенной продуктивности популяций полностью осуществлены автором. Анализ полученных результатов проведен автором самостоятельно по плану, согласованному с научным руководителем. Доля личного участия автора в подготовке и написании совместных публикаций составляет около 50%.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Общий объем работы 153 страницы, содержит 23 таблицы, 7 рисунков. Список литературы включает 216 источников, в том числе 117 - на иностранных языках.

Основные положения, выносимые на защиту:

– степень распространения гаметофитного апомиксиса среди видов Asteraceae флор Северо-Западного Кавказа и Нижнего Поволжья зависит в большей степени от географической широты или степени аридности климата, чем от высоты над уровнем моря;

- растения *A. dioica* вблизи южной и северной границ ареала в Европейской части России близки к облигатно амфимиктичным, а в центральной части ареала – факультативно апомиктичные.

## Содержание работы

### 1 ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА У ЦВЕТКОВЫХ (обзор литературы)

В главе дается обзор литературы по особенностям функционирования системы семенного размножения цветковых растений (Куприянов, 1978, 1989; Терехин, 1995; Батыгина, 2000; Battaglia, 1963; Nogler, 1984; Bashaw, Hanna, 1990; Grant, 1981; Crane, 1989; Shishkinskaya, 1991), закономерностям реализации у них различных форм гаметофитного апомиксиса (Хохлов и др., 1978; Кашин, 2006; Наумова, 2000, 2008; Nogler, 1984; Zhou- Zhi Qin et al., 1995; Carman, 1997); методам диагностики апомиксиса (Хохлов и др., 1978; Куприянов, 1989; Кашин, Шишкинская, 1999); степени распространения (Fryxell, 1957; Хохлов и др., 1978; Hanna, Bachaw, 1987; Asker, Jerling, 1992; Carman, 1995, 1997, и др.) и закономерностям распространения гаметофитного апомиксиса у цветковых (Хохлов, 1967, 1970; Ермаков, 1992; Grant, 1981; Nogler, 1984; Bierzy-

chudek, 1985, 1987; Asker, Jerling, 1992; Rosenzweig, 1995; Carman, 1995, 1997; Hörandl, 2006; Hörandl et al., 2008, 2011). Особое внимание уделяется обзору литературы по закономерностям распространения апомиксиса в Asteraceae (Хохлов и др., 1978; Наумова, 2000; Кашин и др., 2007, 2009, 2011; Кочанова, 2008; Полянская, 2011; Carman, 1995, 1997; Czapik, 1996; Noyes, 2007).

## 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основным материалом для исследования послужили растения 99 популяций 87 видов 42 родов Asteraceae, произрастающих в разных районах Северо-Западного Кавказа, преимущественно в горном поясе на высотах от 500 до 2400 м н.у.м. между 43<sup>0</sup> и 45<sup>0</sup> СШ. Во флоре Северо-Западного Кавказа произрастает около 350 видов и около 90 родов семейства (Зернов, 2006).

Кроме того во флоре Саратовской области исследованы 38 популяций 35 видов 21 рода, ранее неисследованных в отношении гаметофитного апомиксиса. По ряду регионов, преимущественно юга европейской части России, дополнительно исследованы растения 14 популяций 12 видов 9 родов Asteraceae.

Проведён анализ распространения апомиксиса у Asteraceae во флорах Нижнего Поволжья (в границах Саратовской области) и Северо-Западного Кавказа. При этом анализируемый материал по Саратовской области объединяет в себе как полученные нами сведения, так и ранее полученные к.б.н. И.С. Кочановой (2008) и к.б.н. М.В. Полянской (2011) результаты по популяциям, произрастающим на высотах от 45 до 180 м н.у.м. между 50<sup>0</sup> и 53<sup>0</sup> СШ (Дёмин, Уставщикова, 2002). Во флоре Нижнего Поволжья в границах Саратовской области произрастает около 225 видов почти 60 родов семейства (Конспект..., 1983; Еленевский и др., 2001, 2008). При сравнительном анализе используются данные по 195 популяциям 124 видов 41 рода семейства.

Исследованы также 13 популяций *Antennaria dioica* L., произрастающих в Саратовской, Пензенской, Ульяновской, Кировской областях и Республиках Чувашии, Мари-Эл, Коми от 51<sup>0</sup>30' СШ, 45<sup>0</sup>30' ВД до 60<sup>0</sup>00' СШ, 49<sup>0</sup>30' ВД,

Выбор видов осуществляли случайным образом. Видовые названия даны по С.К. Черепанову (1995). Определение видовой принадлежности по гербарным образцам осуществлено проф., д.б.н. М.А. Березуцким. Гербарные образцы хранятся в гербарии ботанического сада СГУ (SARBG).

Исследования проводили в 2007-2013 гг. Частоту апомиксиса диагностировали на основе сравнительных данных о семенной продуктивности растений при свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения (Кашин, 2006). Исследовали в среднем 30 растений каждого вида, отбор которых осуществляли случайным образом. Для обеспечения беспыльцевого режима соцветия за 2 – 3 суток до цветения краевых цветков помещали под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян (около 1 месяца). Перед изоляцией цветки на стадии зрелого бутона механически кастрировали путем срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь. При подсчете семена разделяли на два морфоло-

гических класса по степени выполненности (выполненные и шуплые). Затем вычисляли частоту завязываемости семян, как процентное отношение числа выполненных семян к общему числу цветков в соцветии.

Соцветия для цитозембриологического анализа фиксировали за 1-3 суток до начала цветения в фиксаторе Кларка (95%-ный этанол – 3 части; ледяная уксусная кислота – 1 часть). Для просветления семязачатков использовали просветляющую жидкость Герра (Herr, 1971). Методика приготовления препаратов «просветлённых» семязачатков модифицирована нами. Цветки выдерживали в железоаммонийных квасцах 20 минут, затем подкрашивали в ацетокармине 5-12 часов в зависимости от объекта исследования. Из цветков выделяли семязачатки и мацерировали их с помощью цитазы 1 час. После этого под стереомикроскопом Stemi 2000 (Karl Zeiss, Германия) удаляли внешние слои клеток, оставляя зародышевый мешок, окружённый интегументальным тапетумом. Эту структуру переносили на предметное стекло в каплю просветляющей жидкости, накрывали покровным стеклом и оставляли не менее чем на 1 час, после чего анализировали препараты под микроскопом Axiostar-plus (Karl Zeiss, Германия) в режиме фазового контраста при увеличении  $\times 400$ .

Микрофотографирование проводили с использованием видеоадаптера 426106-9130-000 при помощи цифровой камеры CanonPowerShot A 620.

Вариационные ряды обсчитывали с помощью программного продукта Microsoft Office Excel 2007. Сравнение вариационных рядов осуществляли по критерию Стьюдента ( $t_{st}$ ) при уровне значимости  $P \leq 0.95$ . В случае близости величин среднеарифметической к 0 или 100 % для определения доверительного интервала использовали метод  $\varphi$ . Для сравнения качественных признаков использовали метод вычисления средней ошибки при альтернативном распределении (Плохинский, 1970; Зайцев, 1984, Гланц, 1999).

### 3 ЧАСТОТА АПОМИКСИСА В ПОПУЛЯЦИЯХ ВИДОВ ASTERACEAE ФЛОРЫ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

Частота завязываемости семян при свободном опылении у видов подсемейства Cichorioidea варьировала в широких пределах - от  $4.65 \pm 0.65\%$  (*Lactuca viminea*) до  $100.00\%$  (*Mycelis muralis*). Из 17 исследованных видов выше 50% она была только в популяциях 3-х видов. Семенная продуктивность с частотой от 20 до 50% отмечена в популяциях 8 видов, а с частотой ниже 25% - в популяциях 6 видов, т.е. в популяциях подавляющего числа видов семенная продуктивность была ниже 50%. Таким образом, представители Cichorioidea в годы наблюдений характеризовались относительно низкой семенной продуктивностью с широкой межвидовой изменчивостью. У представителей подсемейства Asteroidea завязываемость семян при свободном опылении также варьировала в широком диапазоне - от  $8.63 \pm 0.46\%$  (*Ptarmica griseo-virens*) до  $100\%$  (*Bidens frondosa*). В целом виды данного подсемейства характеризовались более высоким уровнем семенной продуктивности. Так из 36 популяций 29 видов семенная продуктивность выше 50% выявлена в популяциях 14-ти видов, причём в 8-

ми – около или выше 80%, с частотой от 25 до 50% - в популяциях 15 видов, а с частотой ниже 25% - в популяциях 7 видов.

При исследовании 30 популяций 25 видов подсемейства Cichorioidea в условиях беспыльцевого режима цветения семена завязались в популяциях *Taraxacum stevenii* и *Leontodon caucasicus*, а при исследовании 54 популяций 45 видов подсемейства Asteroidea - в популяциях *Bidens frondosa*, *Carthamus lanatus*, *Inula conyuza* и *Xeranthemum annuum* (табл. 1).

При цитозембриологическом исследовании растений 13 видов Cichorioidea признаки апомиксиса обнаружены у 5 видов (*Cicerbita cacalifolia*, *Hieracium auratum*, *L. caucasicus*, *Pilosella brachiata* и *T. stevenii*) с частотой 10 - 25%. При этом у растений двух видов (*C. cacalifolia* и *P. brachiatum*) выявлено наличие в семязачатках рядом с эуспорическими мегагаметофитами или тетрадой мегаспор апоспорических инициалей ( $23.5 \pm 1.2\%$  и  $5.3 \pm 0.5\%$ , соответственно). У растений 4-х (*H. auratum*, *L. caucasicus*, *P. brachiata* и *T. stevenii*) из 5 видов обнаружено развитие зародыша и/или эндосперма без оплодотворения. При этом чаще всего отмечена преждевременная эмбриония (рис. 1.1) (табл. 2). При исследовании 15 видов Asteroidea признаки апомиксиса обнаружены у растений 4 видов (*Bidens frondosa*, *Carthamus lanatus*, *Phalacrologon septentrionale*, *Xeranthemum annuum*) с частотой 5 - 30%. При этом выявлено наличие в семязачатках рядом с эуспорическими мегагаметофитами или тетрадой мегаспор апоспорических инициалей (рис. 1.2). У растений 2-х (*P. septentrionale* и *X. annuum*) видов обнаружены случаи развития зародыша, или зародыша и эндосперма без оплодотворения (рис. 1.2) (табл. 2).

Таким образом, *T. stevenii*, *L. caucasicus*, *B. frondosa*, *C. lanatus*, *X. annuum*, *I. conyuza* являются факультативно апомиктичными. Максимальная частота апомиксиса выявлена в популяциях *C. lanatus* из Геленжикского района (около 100%) и *B. frondosa* (около 80%), минимальная - во второй исследованной популяции *C. lanatus* с Таманского полуострова (табл. 3). Частота апомиксиса около 50% отмечена в популяциях *I. conyuza* и *X. annuum*. У *L. caucasicus* частота апомиксиса была не ниже 19%, а у *T. stevenii* – не ниже 22%.

Род *Bidens* указан как апомиктичный в списках С.С. Хохлова с соавт. (1978), J. Carman (1995; 1997) и R. Czapik (1996). У растений самого вида *B. frondosa* способность к апомиксису была показана И.С. Кочановой (2008). Род *Carthamus* указан как апомиктичный в списках J. Carman (1995, 1997) и R. Czapik (1996). Род *Inula* не указан ни в одном из упомянутых списков. Однако способность к апомиксису у *I. britannica* показана И.С. Кочановой (2008). У *I. conyuza* способность к апомиксису впервые выявлена нами. Род *Leontodon* указан как апомиктичный в списках С.С. Хохлова с соавт. (1978), J. Carman (1995, 1997) и R. Czapik (1996). Способность *L. caucasicus* к апомиксису выявлена впервые в нашей работе. Род *Taraxacum* - один из классических апомиктичных родов. Однако для *T. stevenii* способность к апомиксису отмечена впервые нами. Род *Xeranthemum* как апомиктичный ранее не указывался. У *X. annuum* способность к апомиксису отмечена впервые нами. Таким образом, из 6 родов 6 видов, у которых апомиксис выявлен в ходе исследований, для одного рода

(*Xeranthemum*) и 5 видов (*C. lanatus*; *I. conyza*; *L. caucasicus*; *T. stevenii*; *X. annuum*) способность к апомиксису отмечена впервые.

У этих видов способность к апомиксису подтверждена при цитоэмбриологическом контроле (табл. 2). Кроме того выявлены цитоэмбриологические признаки апомиксиса у *Cicerbita cacalifolia*, *Hieracium auratum*, *Pilosella brachiata*, *Phalacrolooma septentrionale*. Апомиктичность родов *Hieracium* и *Pilosella* не вызывает сомнения. Соответственно с большой долей вероятности можно говорить о том, что выявленные у *H. auratum* и *P. brachiatum* цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса реализуются у них и на уровне способа семенного воспроизводства, так как во всех случаях, когда у растений видов этих родов обнаруживались эмбриологические признаки апомиксиса, он обнаруживался и на уровне способа семенного воспроизводства (Кашин и др., 2007, 2009; Кочанова, 2008). Рода *Cicerbita* и *Phalacrolooma* не указаны как апомиктичные. По одному только наличию цитоэмбриологических признаков у растений *C. cacalifolia* и *P. septentrionale* нельзя полагать, что этим видам свойственен и апомиксис как способ семенного размножения.

#### 4 ЧАСТОТА АПОМИКСИСА В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ASTERACEAE ФЛОРЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Частота завязываемости семян в условиях свободного опыления у видов *Asteroidea* варьировала от 0 (*Antennaria dioica*) до 100% (*Inula sabuletorum*, *Serratula radiata*). У растений *A. dioica* семена при беспыльцевом режиме цветения не завязались во всех исследованных популяциях Саратовской области, за исключением популяции Б.-Карабулакского района в 2012 г. ( $13.77 \pm 0.62\%$ ). Интересно, что в 2 популяциях Пензенской области во все годы наблюдений с низкой частотой (0.68 – 3.05, а в 2012 г. в одной из популяций  $15.35 \pm 0.63\%$ ), но неизбежно семена при данном режиме цветения завязывались (табл. 4). В популяциях остальных видов подсемейства при беспыльцевом режиме цветения семена не завязались. Основная доля растений с эмбриологическими признаками апомиксиса приходится на популяции *A. dioica*. При этом в популяциях,

Таблица 1

Семенная продуктивность в популяциях видов *Asteraceae* флоры Северо-Западного Кавказа

Вид и условный номер популяции	Завязываемость семян (%) при	
	свободном цветении	беспыльцевом режиме
640 <i>Leontodon caucasicus</i> (Bieb.) Fisch.	Нет данных	$18.90 \pm 2.89$
651 <i>Taraxacum stevenii</i> DC.	Нет данных	$22.13 \pm 2.47$
573 <i>Bidens frondosa</i> L.	100.0	$78.81 \pm 6.90$
700 <i>Carthamus. lanatus</i> L.	$39.81 \pm 13.94$	$47.78 \pm 10.13$
481 <i>C. lanatus</i> L.	$84.26 \pm 5.30$	$13.74 \pm 1.31$
695 <i>Inula. conyza</i> DC.	$88.27 \pm 6.17$	$43.00 \pm 6.21$
483 <i>Xeranthemum annuum</i> L.	$31.81 \pm 4.56$	$15.17 \pm 3.22$

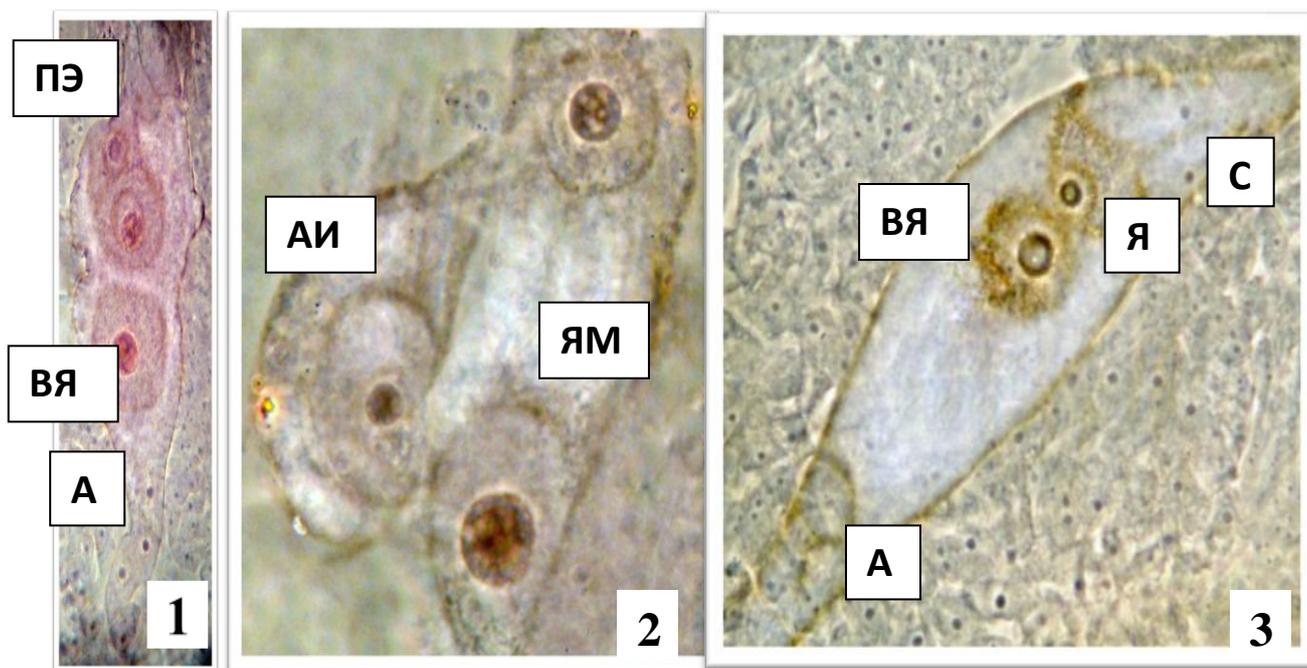


Рис. 1 Зародышевые мешки: 1 – зародышевый мешок *Taraxacum stevenii* с партеногенетическим развитием яйцеклетки; 2 – двухклеточный зародышевый мешок *Xeranthemum annuum* и апоспорическая инициальная клетка; 3 – зрелый зародышевый мешок *Tragopogon orientalis*. ПЭ – проэмбрио; АИ – апоспорическая инициальная клетка; ЯМ – двухклеточный мегагаметофит эуспорической природы; С – синергиды; ВЯ – вторичное ядро центральной клетки; А - антиподы

Таблица 2

Результаты цитоэмбриологического исследования видов семейства Asteraceae, произрастающих на территории Северо-Западного Кавказа

Вид и условный номер популяции	ЗМ нормального строения, %	ЗМ и семязачатки с эмбриологическими признаками апомиксиса, %					
		с автономным эндоспермом	с преждевременной эмбрионией	с автономным проэмбрио и автономным эндоспермом	апоспорические инициали в присутствии тетрады мегаспор или ЗМ на ранних стадиях развития	нормальные эуспорической ЗМ и апоспорической инициали	апоспорические инициали и дегенерирующие эуспорическим ЗМ
<i>Cicerbita cacalifolia</i>	71.4±9.9	0	0	0	10.7±0.6	12.8±0.6	0
<i>Hieracium auratum</i>	74.9±9.7	0	25.1± 8.5	0	0	0	0
<i>Leontodon caucasicus</i>	89.5±6.3	0	10.5±3.5	0	0	0	0
<i>Pilosella brachiata</i>	85.0±2.9	5.1±0.7	0	4.8±0.9	0	5.3±0.5	0
<i>Taraxacum stevenii</i>	77.4±9.4	0	22.6±1.2	0	0	0	0
<i>Bidens frondosa</i>	71.3±6.2	0	0	0	13.4±3.6	16.3±2.1	0
<i>Carthamus lanatus</i>	94.5±0	0	0	0	0	2.9±0.3	2.6±0.3
<i>Phalacrolooma septentrionale</i>	88.6±4.6	0	4.3±0.9	4.4±1.0	0	0	1.4±0.3
<i>Xeranthemum annuum</i>	88.7±5.7	0	0	2.4±0.6	0	8.9±0.6	0

Таблица 3

Частота апомиксиса, выявленная в исследованных популяциях видов Asteraceae во флоре Северо-Западного Кавказа по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения

Вид и условный номер популяции	Завязываемость семян (%) при		Частота апомиксиса, %
	свободном цветении	беспыльцевом режиме	
573 <i>Bidens frondosa</i> L.	100.0	78.81±6.90	78.81
700 <i>Carthamus lanatus</i> L.	39.81±13.94	47.78±10.13	100.0
481 <i>C. lanatus</i> L.	84.26±5.30	13.74±1.31	16.31
695 <i>Inula conyza</i> DC.	88.27±6.17	43.00±6.21	48.71
640 <i>Leontodon caucasicus</i> (Bieb.) Fisch.	Нет данных	18.90±2.89	?
651 <i>Taraxacum stevenii</i> DC.	Нет данных	22.13±2.47	?
483 <i>Xeranthemum annuum</i> L.	31.81±4.56	15.17±3.22	49.36

исследованных в Саратовской области, в большинстве случаев цитозембриологические признаки гаметофитного апомиксиса у растений не обнаружены. Только в 2012 г. в популяции из Б.-Карабулакского района у растений обнаружены апоспорические инициалы (2.9±0.06%) (рис. 2.3), а в популяции Татищевского р-на - преждевременная эмбриония (0.55±0.06%) (рис. 2.4). Из популяций *A. dioica*, исследованных за пределами Саратовской области, максимальная частота обнаружения эмбриологических признаков гаметофитного апомиксиса была у растений популяции из Пензенской области в 2010 г. (26.6±0.8%). При этом наряду с преждевременной эмбрионией выявлены случаи развития рядом с нормально развитым (рис. 2.1) или дегенерировавшим (рис. 2.3) мегагаметофитом апоспорических инициалей (16.4±0.8%). В части семязачатков мегагаметофиты эуспорической природы дегенерировали (рис. 2.2). Были выявлены и случаи развития в одном семязачатке двух мегагаметофитов (рис. 2.5). Среди популяций остальных исследованных видов данного подсемейства лишь в популяциях *Bidens cernua* (с частотой 6.0±0.8%), *Jurinea pauciflora* (с частотой 3.5±0.4%) и *Leucanthemum vulgare* (с частотой 4.3±0.6%) обнаружены эмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса. При этом только у растений популяций данных видов из всех исследованных в подсемействе имела место дегенерация мегагаметофитов эуспорической природы (у *J. pauciflora* с высокой частотой – 31.0±7.5%), что может быть дополнительным свидетельством в пользу того, что популяции этих видов являются факультативно апомиксичными.

Частота завязываемости семян при свободном опылении у видов Cichorioidea варьировала в диапазоне от 9.64±0.62% (*Pilosella asiatica*) до 92.81±3.19% (*P. echioides*). Семена при беспыльцевом режиме цветения завязались только в популяциях *Chondrilla* и *Pilosella*. При этом семена не завязались в популяции *C. ambigua*, но завязались в популяциях *C. brevirostris* (5.00±0.35%) и *C. latifolia* (19.54±0.80%) (табл. 4). Эмбриологические признаки апомиксиса не обнаружены только у растений популяции *C. ambigua*. В популяции *C. brevirostris* частота обнаружения таких признаков достигала 31.1±5.7%, а в популяции *C. latifolia* - 19.6±0.7%. Спектр наблюдавшихся при-

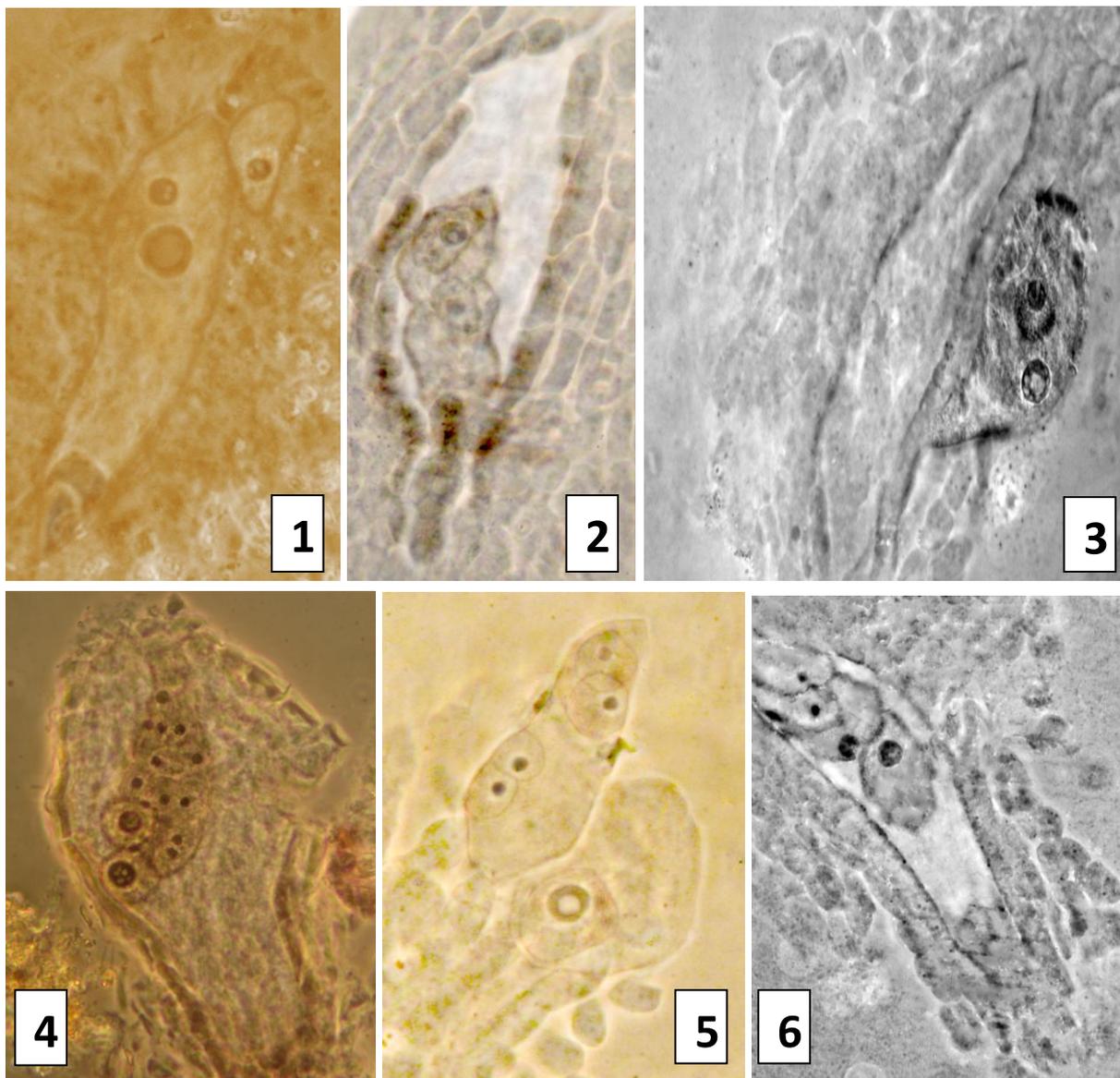


Рис. 2. Признаки апомиксиса у *Antennaria dioica*: 1- апоспорическая инициаль вблизи нормально развитого эуспорического зародышевого мешка (ЗМ); 2 – дегенерирующий ЗМ; 3 – 2-х ядерный апоспорический ЗМ вблизи дегенерирующего эуспорического; 4 – преждевременная эмбриония; 5 - два ЗМ в одном семязачатке; 6 – нормальный эуспорический ЗМ

знаков апомиксиса по популяциям был относительно сходен. В основном это была преждевременная эмбриония, реже – развитие без оплодотворения проэмбрио и эндосперма и ещё реже – развитие эндосперма без оплодотворения при интактной яйцеклетке. У *Pilosella* семена при беспыльцевом режиме цветения не завязались только в популяции *P. asiatica*. У растений всех исследованных популяций пяти видов *Pilosella*, включая *P. glomeratum*, выявлены эмбриологические признаки апомиксиса в форме преждевременной эмбрионии и / или развития эндосперма без оплодотворения. Максимальная частота обнаружения таких признаков имела место в популяциях *P. echioides* и *P. procera* (с частотой около 45%).

Таким образом, *A. dioica*, *C. brevirostris*, *C. latifolia*, *P. dubia*, *P. proceriformis*, *P. echioides*, *P. procera* и, скорее всего, *P. glomeratum*, являются факульт-

Таблица 4

Семенная продуктивность в ряде популяций видов Asteraceae флоры некоторых регионов европейской части России

Название вида	Регион	Район сбора	Год иссл.	Завязываемость семян (%) при	
				свободном цветении	беспыльц. режиме
<i>Antennaria dioica</i>	Пензенская	Кузнецкий	2012	28.67±0.87	3.05±0.31
<i>Antennaria dioica.</i>	Саратовская	Б.-Карабулакский	2012	70.70±8.87	13.77±0.62
<i>Chondrilla latifolia</i>	Волгоградская	Камышинский	2005	84.55±5.71	19.54±0.80
<i>C. brevirostris</i>	Астраханская	Болхуновский	2005	81.61±6.31	5.00±0.35
<i>Pilosella dubia</i>	Саратовская	Татищевский	2008	37.22±1.06	8.92±0.62
<i>Pilosella dubia</i>	Саратовская	Татищевский	2006	86.74±7.04	78.57±7.04
<i>P. echioides</i>	Самарская	Сызранский	2009	92.81±3.19	28.30±0.89
<i>P. procera</i>	Саратовская	Саратовский	2011	87.18±5.19	39.37±0.94
<i>P. proceriformis</i>	Саратовская	Красноармейский	2003	53.06±8.23	58.35±8.67
<i>P. proceriformis</i>	Саратовская	Краснокутский	2005	39.87±1.18	18.13±1.17

тативно апомиктичными. При этом частота апомиксиса в популяциях *A. dioica* достигала почти 30% (табл. 5), хотя в большинстве случаев была существенно ниже или равнялась 0%. Максимальная частота апомиксиса выявлена в популяциях *P. proceriformis* (около 100%) и *P. dubia* (около 90%). Существенно ниже она была в популяциях *P. procera* (около 45%) и *P. echioides* (около 30%). Минимальной частотой апомиксиса характеризовались *C. latifolia* (около 25%) и *C. brevirostris* (ниже 10%). Из всех перечисленных видов только *A. dioica* и *C. brevirostris* указаны в списках С.С. Хохлова с соавт. (1978) и J. Carman (1995, 1997) как апомиктичные виды. Кроме того для растений *P. echioides* и *C. latifolia* ранее показана способность к апомиксису, причём у первого вида - с предельной нестабильностью проявления (Кашин, 2006; Кочанова, 2008). У растений *Pilosella dubia*, *P. proceriformis* и *P. procera* такая способность обнаружена впервые.

Таблица 5

Максимальная частота апомиксиса, выявленная в исследованных популяциях видов Asteraceae во флоре различных регионов европейской части России по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения

Вид и условный номер популяции	Регион сбора	Завязываемость семян (%) при		Частота апомиксиса, %
		свободном цветении	беспыльцевом режиме	
671 <i>Antennaria dioica</i>	Пензенская	55.86±8.30	15.35±0.63	27.48
298 <i>Chondrilla brevirostris</i>	Астраханская	81.61±6.31	5.00±0.35	6.13
300 <i>C. latifolia</i>	Волгоградская	84.55±5.71	19.54±0.80	23.11
315 <i>Pilosella dubia</i>	Саратовская	86.74±7.04	78.57±7.04	90.58
629 <i>P. echioides</i>	Самарская	92.81±3.19	28.30±0.89	30.49
748 <i>P. procera</i>	Саратовская	87.18±5.19	39.37±0.94	45.16
164 <i>P. proceriformis</i>	Саратовская	53.06±8.23	58.35±8.67	около 100

## 5 ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ АПОМИКТИЧНЫХ ФОРМ ASTERACEAE ВО ФЛОРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ И СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

**Степень распространения апомиксиса среди Asteraceae Северо-Западного Кавказа и Нижнего Поволжья.** Ранее при изучении 149 популяций 89 видов 39 родов Asteraceae во флоре Нижнего Поволжья в границах Саратовской области показано, что семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 20 видов 12 родов (Кашин и др., 2007, 2009; Кочанова, 2008). Кроме того исследованы популяции 15 видов *Artemisia* данного семейства. Показано, что 8 видам свойственна склонность к гаметофитному апомиксису на уровне цитоэмбриологических признаков (Полянская, 2011; Кашин и др., 2011). У *A. salsoloides* по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения показана и способность к апомиксису как способу репродукции.

Дополнительно во флоре региона нами исследовано 23 популяции 23 видов и 1 род. Семенное воспроизводство путём апомиксиса установлено у растений 4 видов и 3 родов. Для всех исследованных видов способность к апомиксису, выявленная по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения, подтверждена при цитоэмбриологическом контроле.

Таким образом, совокупно при исследовании в 2000 -2011 гг. во флоре Нижнего Поволжья в границах Саратовской области растений из популяций 113 видов 41 родов семейства (что составляет около 50% видов и около 2/3 родов от общего числа видов и родов семейства во флоре региона) апомиксис обнаружен у растений 25 видов 13 родов. Доля апомиктичных видов составила 22.12%, а апомиктичных родов – 31.70% от числа исследованных (табл. 6).

Дополнительно цитоэмбриологические признаки апомиксиса выявлены нами у растений 2-х видов (*Bidens cernua*, *Jurinea pauciflora*) из родов, у представителей которых ранее была установлена способность к семенному воспроизводству путём апомиксиса. Таким образом, цитоэмбриологические признаки апомиксиса обнаружены у 30 видов 13 родов Asteraceae флоры региона, а доля видов, у которых обнаружены такие признаки, составляет 26.55%.

Во флоре Северо-Западного Кавказа из популяций 69 видов 37 родов Asteraceae (около 20% видов и 40% родов от общего числа видов и родов семейства во флоре региона) гаметофитный апомиксис обнаружен у растений 5 видов 5 родов. Доля апомиктичных видов при этом составляет 7.25%, а апомиктичных родов – 13.51% от числа исследованных (табл. 6).

Кроме того, дополнительно растения ещё 17 видов 7 родов Asteraceae флоры Северо-Западного Кавказа были исследованы цитоэмбриологически. У четырёх из них цитоэмбриологические признаки апомиксиса выявлены впервые. С учётом этих данных, склонность к апомиксису обнаружена у 9 видов 9 родов Asteraceae флоры региона. Доля видов, у которых обнаружена склонность к апомиксису, составляет 13.04%, а родов – 24.32%.

Таким образом, доля апомиктичных родов во флоре Нижнего Поволжья в границах Саратовской области почти в 2.5 раза, а доля родов - в 3 раза превы-

Таблица 6

Сравнение широты распространения апомиктов среди представителей Asteraceae Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа

Число или доля таксономических единиц	Регион	
	Нижнее Поволжье в границах Саратов. обл.	Северо-Западный Кавказ
Число исследованных родов, шт.	41	37
Доля исследованных родов, %	67.21	39.78
Число исследованных видов, шт.	113	69
Доля исследованных видов, %	50.22	19.77
Число апомиктичных родов, шт.	13	5
Доля апомиктичных родов, %	31.70	13.51
Число апомиктичных видов, шт.	25	5
Доля апомиктичных видов, %	22.12	7.25
Число родов с признаками апомиксиса, шт	13	9
Доля родов с признаками апомиксиса, %	31.70	24.32
Число видов с признаками апомиксиса, шт	30	9
Доля видов с признаками апомиксиса, %	26.55	13.04

шает таковые, отмеченные для флоры Северо-Западного Кавказа. При сравнении данных по частоте обнаружения эмбриологических признаков апомиксиса доля видов с такими признаками во флоре Нижнего Поволжья, превосходит таковую по флоре Северо-Западного Кавказа в 2 раза, а доля родов - в 1.3 раза.

Существует представление о том, что по сравнению с родственными видами, размножающимися амфимиктично, апомиктичные обитают на более высоких широтах (Asker, Jerling, 1992; Rosenzweig, 1995) и на больших высотах (Bierzuchudek, 1985, 1987; Van Dijk, 2003; Hörandl, 2006; Hörandl et al., 2008). Наши данные говорят в пользу того, что географическая широта или аридность климата сказываются на степени распространения апомиксиса в большей степени, чем высота н.у.м.

Совокупно среди исследованных представителей Asteraceae флор Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа доля апомиктичных родов составила 1/3, а доля апомиктичных видов - более 1/5.

**Изменчивость частоты апомиксиса и половой структуры популяций по градиенту географической широты в популяциях *Antennaria dioica*.** По Саратовской области проходит юго-восточная граница ареала вида в европейской части России. Вид спорадически встречается лишь в северных и центральных районах Правобережья (Конспект..., 1983; Березуцкий, Серова, 2006).

Семенную продуктивность на территории Саратовской области отслеживали в течение ряда лет в 4-х популяциях из Татищевского, Б.-Карабулакского, Хвалынского и Вольского районов.

В роде, в том числе и у *A. dioica*, широко распространён автономный апомиксис в регулярной форме (Хохлов и др., 1978; Carman, 1995, 1997; Noyes, 2007). Однако на территории Саратовской области растения вида вели себя почти как исключительно амфимиктичные. Исключение составила только популяция из Б.-Карабулакского района в 2012 г. (13.77±0.62%). В популяциях

Пензенской области, произрастающих на 100 - 300 км севернее, во все годы наблюдений частота формирования семян путём апомиксиса была 10 – 60%.

При цитоэмбриологическом изучении *A. dioica* из популяций Саратовской области признаков апомиксиса обнаружено не было. Исключение составили только популяции из Татищевского и Б.-Карабулакского р-нов, в которых в 2012 г. с частотой около 1% обнаружены признаки апомиксиса. В то же время у растений популяций, произрастающих в Пензенской области, чаще всего обнаруживались цитоэмбриологические признаки апомиксиса (до 5-30%). Только в одной популяции в 2010 г. таких признаков не обнаружено (табл. 7). Однако и в этой популяции в данный год наблюдения семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязывались. Таким образом, популяции вида из Пензенской области во все годы наблюдения вели себя как факультативно апомиксичные.

В популяциях *A. dioica* Ульяновской области, Республик Чувашия и Марий-Эл и юга Кировской области обнаружены цитоэмбриологические признаки апомиксиса (табл. 7). Только в популяциях севера Кировской области и популяции Республики Коми, находящихся вблизи северной границы ареала вида, способность к апомиксису даже на уровне цитоэмбриологических признаков не

Таблица 7

Результаты цитоэмбриологических исследований растений в популяциях *Antennaria dioica* из различных регионов европейской части России

Область	Район	Год	нормальные ЗМ, %	дегенериван. ЗМ, %	апоспория+нормальн. ЗМ, %	ЗМ с эндоспермом, %	ЗМ с проэмбрио, %	% апомиксиса
Пензенская	Неверк.	2009	73.3±7.8	0	16.5±0.7	0	10.2±0.5	26.65
Пензенская	Кузнецк.	2010	95.0±2.7	0	5.0±0.3	0	0	5.0
Пензенская	Неверк.	2010	95.0±3.8	5.0±0.4	0	0	0	0
Кировская	Боровик.	2010	99.0±1.0	0	1.0±0.2	0	0	1.0
Ульяновская	Подкур.	2010	87.1±4.5	0	0	0	12.9±0.4	12.9
Ульяновская	Подкур.	2011	100.0	0	0	0	0	0
Р. Чувашия	Шемур.	2011	89.0±9.9	0	0	1.1±0.2	0	1.1
Кировская	Боровик.	2011	100.0	0	0	0	0	0
Р. Марий-Эл	Йошкар.	2011	100.0	0	0	0	0	0
Кировская	Б.Кол.	2011	100.0	0	0	0	0	0
Саратовская	Б.Караб.	2012	98.9±9.0	0	1.1±0.1	0	0	1.1
Пензенская	Кузнец.	2012	97.8±1.5	1.1±0.1	0	0	1.1±0.1	1.1
Саратовская	Татищ.	2012	99.4±6.0	0	0	0	0.6±0.1	0.6
Саратовская	Б.Караб.	2012	98.9±9.0	0	1.1±0.1	0	0	1.1
Ульяновская	Подкур.	2012	98.0±2.0	0	0	0	2.0±0.2	2.0
Р. Марий-Эл	Йошкар.	2012	97.0±8.6	0	0	0	3.0±0.2	3.0
Р. Чувашия	Шемур.	2012	97.5±10.7	0	0	0	2.5±0.2	2.5
Кировская	Боровик.	2012	100.0	0	0	0	0	0
Кировская	Б.Кол.	2011	100.0	0	0	0	0	0
Р. Коми	Ловля	2012	100.0	0	0	0	0	0

Примечание: \*в популяции цветущие женские растения в данный год отсутствовали

обнаружена. Таким образом, по градиенту географических широт в европейской части России ближе к южной и северной границам ареала растения *A. dioica* ведут себя как преимущественно облигатно амфимиктичные, а в центральной части ареала – как факультативно апомиктичные.

Популяции *A. dioica* из Саратовской области очень нестабильны в отношении половой структуры (табл. 8). Чаще всего в популяциях Саратовской области доминировали цветущие «мужские» особи. После чрезвычайно засушливых условий 2010 г. во всех 4 популяциях Саратовской области в 2011 г. отсут-

Таблица 8

Половая структура ценопопуляций *A. dioica*

№ популяции	Регион	Район произрастания ценопопуляции	Год	Число проанализированных растений, шт.		
				всего, шт.	с женскими цветками, %	с мужскими цветками, %
473	Саратовская	Татищевский	2008	1458	24.3	75.7
476	Саратовская	Б.-Карабулакский	2008	970	59.8	40.2
474	Саратовская	Вольский	2008	17	100.0	-
472	Саратовская	Хвалынский	2008	749	64.2	35.8
473	Саратовская	Татищевский	2009	249	48.2	51.8
476	Саратовская	Б.-Карабулакский	2009	413	34.6	65.4
474	Саратовская	Вольский	2009	3	0	100.0
472	Саратовская	Хвалынский	2009	152	11.2	88.8
598	Пензенская	Неверкинский	2009	473	31.3	68.7
473	Саратовская	Татищевский	2010	82	54.9	45.1
476	Саратовская	Б.-Карабулакский	2010	111	28.8	71.2
474	Саратовская	Вольский	2010	5	100.0	0
472	Саратовская	Хвалынский	2010	87	43.7	56.3
598	Пензенская	Неверкинский	2010	684	31.9	68.1
671	Пензенская	Кузнецкий	2010	158	32.3	67.7
675	Ульяновская	Подкуровка	2011	32	18.8	81.2
674	Р. Мари-Эл	Йошкар-Ола	2011	20	30.0	70.0
745	Кировская	Б. Кольшманы	2011	142	28.2	71.8
473	Саратовская	Татищевский	2012	126	9.5	90.5
476	Саратовская	Б.-Карабулакский	2012	817	66.5	33.5
474	Саратовская	Вольский*	2012	5	0	100.0
472	Саратовская	Хвалынский*	2012	12	0	100.0
598	Пензенская	Неверкинский	2012	2823	49.2	50.8
671	Пензенская	Кузнецкий	2012	1923	55.6	44.4
675	Ульяновская	Подкуровка	2012	737	56.3	43.7
673	Р. Чувашия	Шемурши	2012	133	57.9	42.1
674	Р. Мари-Эл	Йошкар-Ола	2012	537	51.6	48.4
745	Кировская	Б. Кольшманы	2012	545	41.7	58.3
672	Кировская	Боровики	2012	664	59.9	40.1
869	Р. Коми	Ловля	2012	316	27.8	72.2

Примечание: прочерк – отсутствие данных. В популяциях Саратовской области в 2011 г. растения не цвели, а в популяциях Пензенской обл. цвели лишь отдельные растения, \*женские растения в популяции полностью элиминировали

ствовали цветущие растения. При этом после этого года в 2-х популяциях «женские» растения элиминировали полностью.

В популяциях *A. dioica* из Пензенской области соотношение цветущих «мужских» и «женских» растений изменялось по годам скоррелированно и в каждый из лет наблюдений было близким. Так в 2009 и 2010 гг. это соотношение было смещено в сторону «мужских» растений (около 2/3 от числа цветущих). После засухи 2010 г. растения в популяциях фактически не цвели, а в 2012 г. в обеих исследованных популяциях соотношение «мужских» и «женских» цветущих растений было близко к 1:1.

В 2011 г. в популяциях Ульяновской и Кировской областей, а также Республики Мари-Эл наблюдалось не очень обильное цветение растений, причём более 2/3 цветущих растений составляли «мужские» особи. В 2012 г. во всех этих популяциях баланс цветущих «мужских» и «женских» особей был близок к соотношению 1: 1. Только в самой северной популяции из Республики Коми он был смещён в сторону «мужских» особей и был близок к соотношению 2/3.

Таким образом, экстремально засушливый 2010 год в европейской части России всюду сказался на численности цветущих растений в популяциях *A. dioica* и на балансе мужских и женских растений в последующий за ним год, сместив последний в сторону «мужских» особей. При этом на южной границе ареала условия этого года привели к тому, что в 2011 г. цветение растений в них было полностью подавлено. В более северных регионах условия 2010 года снизили общую численность цветущих растений в последующий год, сместив баланс «цветущих растений в сторону доли «мужских» особей. Относительно не засушливые условия предыдущего цветению (2011 г.) года привели к тому, что в последующий год в популяциях наблюдался относительный баланс цветущих «мужских» и «женских» особей. «Женские» особи в неблагоприятных условиях засухи элиминировали из популяции первыми.

## ВЫВОДЫ

1. При цветении в условиях свободного опыления представители подсемейства Cichorioidea флоры Северо-Западного Кавказа в годы наблюдений в целом характеризовались относительно низкой реальной семенной продуктивностью с широкой изменчивостью таковой на межвидовом уровне. Представители подсемейства Asteroidea флоры данного региона в целом характеризовались более высоким уровнем реальной семенной продуктивности.

2. Среди исследованных видов подсемейства Cichorioidea семена апомиктичным путём завязались у *Taraxacum stevenii* (22.13±2.47%), *Leontodon caucasicus* (18.90±2.89%), *Chondrilla. brevirostris* (5.00±0.35%) и *C. latifolia* (19.54±0.80%), *Pilosella dubia* (78.57±7.04%), *P. proceriformis* (58.35±8.67%), *Pilosella procera* (39.37±0.94%) и *P. echioides* (28.30±0.89%). Среди исследованных видов подсемейства Asteroidea семена апомиктичным путём завязались в популяциях *Bidens frondosa* (78.8±6.9%), *Carthamus lanatus* (47.78±10.13%), *Inula conyza* (43.00±6.21%), *Xeranthemum annuum* (15.17±3.22%) и *Antennaria dioica* (15.35±0.63%). Для одного рода (*Xeranthemum*) и 8 видов (*Carthamus lanatus*; *Inula conyza*; *Leontodon caucasicus*;

*Taraxacum stevencii*; *Xeranthemum annuum*; *Pilosella dubia*; *P. procera*; *P. proceriformis*) способность к воспроизводству апомиктическим путём отмечена впервые.

3. Цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса выявлены у растений 10 видов (*Cicerbita cacalifolia*, *Hieracium auratum*, *Leontodon caucasicus*, *Pilosella brachiatum*, *P. glomeratum*, *Taraxacum stevenii*, *Bidens frondosa*, *Carthamus lanatus*, *Phalacrolooma septentrionale* и *Xeranthemum annuum*). причём впервые - у 5 видов (*Cicerbita cacalifolia*, *Hieracium auratum*, *Pilosella brachiata*, *P. glomeratum*, *Phalacrolooma septentrionale*) и 2 родов (*Cicerbita*, *Phalacrolooma*). Частота обнаружения таких признаков у видов варьировала в диапазоне от  $5.5 \pm 0.1$  до  $29.7 \pm 3.6\%$ . При этом у растений шести видов (*C. cacalifolia*, *Pilosella brachiata*, *B. frondosa*, *Carthamus lanatus*, *Phalacrolooma septentrionale* и *X. annuum*) выявлены признаки апоспории. У растений 6-х видов (*H. auratum*, *L. caucasicus*, *Pilosella brachiata*, *T. stevenii*, *Phalacrolooma septentrionale* и *X. annuum*) обнаружены признаки развития элементов мегagamетофита без оплодотворения, причём чаще всего отмечена преждевременная эмбриония.

4. Доля апомиктических родов во флоре Нижнего Поволжья в границах Саратовской области почти в 2.5% раза превышает таковую, отмеченную для флоры Северо-Западного Кавказа (31.70 и 13.51%, соответственно), а доля апомиктических видов во флоре Нижнего Поволжья превышает таковую, отмеченную для флоры Северо-Западного Кавказа, в 3 раза (22.12 и 7.25%, соответственно).

5. В аридных условиях южных регионов европейской части России в последующий после экстремальной засухи год цветение растений дизэцичного факультативного апомикта *A. dioica* полностью подавляется, а в регионах с меньшей аридностью климата – баланс цветущих растений смещается в сторону «мужских» особей, т.е. в целом потенциал формирования семян апомиктическим путём снижается.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

\* - публикации в рецензируемых научных журналах и изданиях, рекомендованных для опубликования основных научных результатов диссертаций

1. Кашин А.С., Полянская М.В., **Лисицкая Н.М.** Особенности семенного размножения в популяциях некоторых видов *Artemisia* L. Саратовской области // Бюллетень ботанического сада СГУ. Вып. 7. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 221-226.

2. Кашин А.С., Миндубаева А.Х., Шакина Т.Н., **Лисицкая Н.М.** Исследование микро- и мегagamетофита у некоторых сорто- и видообразцов *Festuca rubra* L., *F. pratensis* Huds. и *F. arunolinaceae* Schreb. // Бюллетень ботанического сада СГУ. Вып. 7. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 211-218.

3. Кашин А.С., Кочанова И.С., Полянская М.В., **Лисицкая Н.М.** Особенности системы семенного размножения у представителей семейства Asteraceae (на примере флоры некоторых районов юга Европейской России) // Эмбриология, генетика и биотехнология: Материалы III Междунар. шк. молодых учёных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2009. С. 58-61.

4. Кашин А.С., Кочанова И.С., **Лисицкая Н.М.** Распространение гаметофитного апомиксиса у некоторых видов семейства Asteraceae Краснодарского края и прилегающих областей // Бюллетень ботанического сада СГУ. Вып. 8. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2009. С. 228-231.

5. Кашин А.С., Кочанова И.С., Полянская М.В., **Лисицкая Н.М.** Особенности системы семенного размножения у видов Asteraceae, произрастающих на территории национального парка «Хвалынский // Актуальные проблемы особо охраняемых территорий: опыт и перспек-

тивы развития: Матер. науч. конф., посвящ. 15-летнему юбилею национального парка «Хвалынский». Саратов: Научная книга, 2009. С. 45-51.

6. Кашин А.С., Кочанова И.С., Полянская М.В., **Лисицкая Н.М.** Распространённость гаметофитного апомиксиса в семействе Asteraceae (на примере видов флоры юга Европейской части России) // XII Московское совещ. по филогении растений, посвящённое 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: Материалы, Москва, 02-07 февраля 2010 г., Москва, 2010. С. 270-274.

7. **Лисицкая Н.М.** Широта распространения гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae (на примере видов флоры Краснодарского края) // Исследования молодых учёных и студентов в биологии и экологии: Сб. науч. тр. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2010. Вып. 8. С. 87-91.

8. Кашин А.С., Кочанова И.С., **Лисицкая Н.М.** Степень распространения гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флоре Краснодарского края // Матер. Всеросс. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения С.С. Хохлова, Саратов, 29 сентября – 1 октября 2010 г., Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2010. С. 169-172.

9. **Лисицкая Н.М.**, Кашин А.С., Кочанова И.С., Полянская М.В., Кириллова И.М. Распространение гаметофитного апомиксиса у некоторых представителей семейства Asteraceae во флоре юга России // Бюллетень ботанического сада СГУ. Вып. 9. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2010. С. 145-152.

10. \*Кашин А.С., Кочанова И.С., **Лисицкая Н.М.**, Кириллова И.М. Распространение гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флоре европейской части России // Известия Саратовского университета. Новая серия. 2011. Т. 11. Сер. Химия. Биология. Экология. Вып. 2. С. 69 – 72.

11. \*Кашин А.С., Кочанова И.С., **Лисицкая Н.М.**, Березуцкий М.А. Распространение гаметофитного апомиксиса у видов семейства Asteraceae во флорах Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа // Поволжский экологический журнал. 2012. № 1. С. 22-33.

12. Кочанова И.С., **Лисицкая Н.М.**, Кашин А.С. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействе Asteraceae во флоре европейской части России // Бюллетень ботанического сада СГУ. Вып. 10. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2012. С. 185-196.

13. Кочанова И.С., **Лисицкая Н.М.**, Кашин А.С. Распространение гаметофитного апомиксиса у представителей Asteraceae во флоре европейской части России // Материалы IV Междунар. школы для молодых учёных «Эмбриология, генетика и биотехнология» (Пермь, 3-9 декабря 2012 г.). Пермь, 2012. С. 62-68.

14. Кашин А.С., Кочанова И.С., **Лисицкая Н.М.** Распространение гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флорах Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа // Современная ботаника в России: Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна», г. Тольятти, 16-22 сентября 2013 г. Т. 1: Эмбриология. Структурная ботаника. Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Палеоботаника. Биосистематика. Тольятти: Кассандра, 2013. С. 15-16.

15. \*Кашин А.С., Кочанова И.С., **Лисицкая Н.М.**, Угольникова Е.В., Полякова Ю.А. Частота апомиксиса и половая структура в популяциях *Antennaria dioica* европейской части России // Известия Саратовского университета. Новая серия. 2014. Т. 14. Сер. Химия. Биология. Экология. Вып. 1. С. 74 - 81.