

УДК 581.16 + 582.998

**ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМЫ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ
В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ASTERACEAE
В СВЯЗИ С ИХ ТОЛЕРАНТНОСТЬЮ
К АНТРОПОГЕННЫМ МЕСТООБИТАНИЯМ**

А.С. Кашин, М.А. Березуцкий, И.С. Кочанова, Н.В. Добрыничева

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83*

Поступила в редакцию 18.04.2006 г.

Особенности системы семенного размножения в популяциях некоторых видов Asteraceae в связи с их толерантностью к антропогенным местообитаниям. – Кашин А.С., Березуцкий М.А., Кочанова И.С., Добрыничева Н.В. – Рассматриваются особенности семенного размножения у растений естественных популяций различных видов Asteraceae Саратовской области. Показано, что адаптационный потенциал видов, способных к апомиктичному размножению, при освоении антропогенных местообитаний выше, чем аналогичный показатель по половым видам. Выявлено, что доля встречающихся на различных типах антропогенных местообитаний (урбанизированные территории, техногенные участки, агрофитоценозы, искусственные лесные насаждения) исследованных апомиктичных видов на 1/5 – 1/3 выше, чем доля встречающихся на таких местообитаниях половых видов.

Ключевые слова: гаметофитный апомиксис, адаптационный потенциал, толерантность к антропогенным местообитаниям, Asteraceae.

Peculiarities of the seed reproduction system in the populations of some Asteraceae species in terms of their anthropotolerance. – Kashin A.S., Berezhutski M.A., Kochanova I.S., Dobrynichcheva N.V. – Some peculiarities of seed reproduction of plants from the natural populations of various Asteraceae species in the Saratov region are considered. The adaptative potential of the species capable of apomixic reproduction while introducing to anthropogenic habitats is shown to be higher than the similar index of sexual species. The fraction of the apomixic species met in various types of their anthropogenic habitats (urbanized territories, technogenic zones, agrophytocenoses, artificial forests) was found to be by 1/5 – 1/3 higher than that for the sexual species also met in such habitats.

Key words: gametophytic apomixes, adaptative potential, tolerance to anthropogenic habitats, Asteraceae.

ВВЕДЕНИЕ

Основным препятствием на пути глобального мониторинга у цветковых способов семенного размножения (амфимиксис – апомиксис) является отсутствие простых и надёжных методов диагностики. Масштабные исследования по выявлению апомиктичных форм во флоре в границах бывшего СССР, проводимые в своё время в Саратовском госуниверситете (1970 – 1987), дали лишь предварительные сведения о возможности апомиксиса у видов цветковых, так как в основном велись с использованием косвенного признака, указывающего на возможность апомиксиса у данного вида – признака дефектности пыльцы (Хохлов и др., 1978; Куприянов,

1989). Высокая степень дефектности пыльцы действительно тесно скоррелирована с наличием у видов гаметофитного апомиксиса, но может вызываться и целым рядом иных факторов, не имеющих отношения к апомиксису (Шишкинская, Юдакова, 2003).

Ускоренные методики цитозмбриологического анализа структуры мегагаметофита значительно расширяют возможности метода выявления апомиктических форм (Шишкинская и др., 2005), но даже их использование не позволяет осуществить глобальный мониторинг основных параметров системы семенного размножения. Эмбриологические данные к настоящему времени получены примерно для 2800 родов 410 семейств покрытосеменных (Сравнительная..., 1981 – 1990). Общее же число известных родов у покрытосеменных насчитывает около 13000, семейств – 533 (Тахтаджян, 1987), т.е. эмбриологические данные получены лишь примерно для 20% от общего числа родов покрытосеменных. Так как по каждому роду изучена меньшая часть принадлежащих к ним видов, то с уверенностью можно говорить о том, что цитозмбриологически изучено гораздо менее 20% видов. К тому же многие из данных видов изучены явно недостаточно для того, чтобы однозначно судить о способах семенного размножения.

В этом отношении важным подспорьем для выявления апомиктических форм растений может быть исследование семенной продуктивности при различных режимах цветения. Ограничивающим фактором, делающим её малоэффективной, является широкое распространение среди покрытосеменных псевдогамных форм апомиксиса. Однако её можно с успехом использовать при исследовании способа семенного размножения в семействе Asteraceae. Известно, что для представителей данного семейства характерен исключительно автономный апомиксис (Ноглер, 1990; Рубцова, 1989; Grant, 1981).

Данная методика позволяет проводить достаточно полный мониторинг основных параметров системы семенного размножения в пределах семейства, что даёт возможность выявления на обширном материале роли различных типов систем семенного размножения в создании адаптационного потенциала видов к различным условиям обитания. Одним из аспектов нашего исследования был анализ степени толерантности к антропогенным местообитаниям видов семейства Asteraceae в связи с различными способами семенного размножения.

Важная роль биологических особенностей видов в процессе адаптации флоры к антропогенному воздействию отмечалась нами ранее (Березуцкий, 1997). Была выявлена и резкая гетерогенность таксономического состава семейства Asteraceae по отношению к антропогенному фактору на территории южной части Приволжской возвышенности (Березуцкий, 1998). Известно, что этот таксон является крупнейшим семейством флоры умеренной зоны Восточной Европы, доминирующим во флоре Саратовской области, а также г. Саратова и его окрестностей. Среди других семейств эвантропофобов меньше, но меньше и видов с широким диапазоном толерантности к антропогенным местообитаниям (Березуцкий, 1998). Исходя из вышеизложенного, анализ степени антропотолерантности в связи с различными способами семенного размножения (апо-амфимиксис) на примере представителей семейства Asteraceae представляется наиболее целесообразным.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семенную продуктивность в популяциях исследовали в 2003 – 2005 гг. при трёх режимах цветения: 1) свободное цветение; 2) режим цветения при изоляции некастрированных цветков (режим возможности самоопыления); 3) режим цветения при изоляции кастрированных цветков (беспыльцевой режим цветения).

Для анализа завязываемости семян в условиях возможности самоопыления и беспыльцевого режима соцветия до цветения краевых цветков помещали под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян. Для создания беспыльцевого режима цветения цветки предварительно механически кастрировали путём срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь.

Процент завязываемости апомиктичных семян в соцветии определяли относительно общего числа цветков в нем. При этом семенную продуктивность при всех трех режимах цветения определяли у одних и тех же особей. По каждой популяции в среднем исследовано по 30 растений, отобранных случайным образом. Результаты исследования семенной продуктивности за 2003 – 2005 гг. были опубликованы ранее (Добрыничева и др., 2004, 2005; Кочанова и др., 2006). В данной работе они анализируются в связи с антропотолерантностью видов. При этом к видам растений, способным к апомиктичному размножению, отнесены все исследованные виды *Asteraceae*, в популяциях которых семена завязывались при беспыльцевом режиме цветения с частотой, достоверно отличающейся от нуля.

Для изучения толерантности видов сем. *Asteraceae* окрестностей г. Саратова к антропогенным местообитаниям было проведено детальное изучение видового состава данного семейства как во флоре окрестностей города в целом, так и отдельно на всех основных типах антропогенных биотопов этой территории: урбанизированных местообитаниях в границах непрерывной городской застройки, техногенных участков, искусственных лесных насаждений и агрофитоценозов. При этом в списки не включалась подавляющая часть адвентивных видов. Большая их часть изначально приурочена к антропогенным местообитаниям, и интерес для исследователя здесь представляет обратный процесс – внедрение адвентивных видов в естественные ценозы. Во внимание при данном исследовании принимались лишь адвентивные виды, широко распространенные по исследуемой территории или давно вошедшие в состав флоры.

При изучении урбанизированных территорий в список не включались виды, произрастающие на участках естественных или полустественных ценозов, вошедших в городскую черту в последние десятилетия. Для выявления сложноцветных техногенных местообитаний изучался видовой состав железнодорожных насыпей и насыпей автомобильных дорог, карьеров, отвалов, гидротехнических сооружений (прудов, плотин, бетонированных берегов). К агрофитоценозам, помимо классических территорий сельскохозяйственного назначения – полей, залежей, садов (культивируемых и заброшенных) – нами были отнесены также дачные и огородные участки. При этом учитывались не только виды, спонтанно произрастающие на самом дачном участке, но и растущие непосредственно вдоль забора с наружной стороны участка.

Путём многолетних наблюдений за встречаемостью растений различных видов на антропогенно трансформированных территориях была выявлена гетерогенность таксономического состава семейства Asteraceae по отношению к антропогенному фактору на территории южной части Приволжской возвышенности. По результатам этих наблюдений таксономический состав семейства разделён на две противоположные по степени антропотолерантности группы: виды первой группы встречаются на различных типах антропогенных местообитаний, виды второй группы – эвантропобиты, то есть полностью отсутствуют на экотопах, созданных человеком.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании флоры окрестностей г. Саратова в границах, определенных Р.Д. Ивановой с соавторами (1976, 1983, 1984), обнаружено 132 вида из 53 родов семейства Asteraceae. Из этого числа на урбанизированных биотопах в пределах непрерывной городской застройки обнаружено 88 видов (или 66.62%), а на антропогенных местообитаниях в целом 97 видов (или 73.48%). Из сложноцветных окрестностей города в отношении семенной продуктивности при трёх режимах цветения исследовано 49 видов 31 рода семейства, т.е. около 2/5 от общего числа видов и около 3/5 родов, обитающих на данной территории.

Выбор видов для исследования осуществлялся случайным образом. Данные по толерантности исследованных на предмет способа семенного размножения видов к антропогенным местообитаниям приведены в табл. 1.

Таблица 1

Толерантность исследованных в отношении способа семенного размножения видов семейства Asteraceae окрестностей г. Саратова к антропогенным местообитаниям

№ п/п	Название вида	Способ размножения			Толерантность к местообитаниям			
		половой	апомик- тический	веге- татив- ный	урбани- зирован- ные	техно- генные	искусствен- ные лесные насаждения	агро- ценозы
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	+	-	+	?	-	+	-
2.	<i>Anthemis subtinctoria</i> Dobrocz.	+	-	-	Редко	+	-	+
3.	<i>Arctium lappa</i> L.	+	-	-	Массово	+	+	+
4.	<i>A. tomentosum</i> Mill.	+	-	-	То же	+	+	+
5.	<i>Aster bessarabicus</i> Bernh. ex Reichenb.	+	-	-	Изредка	-	+	+
6.	<i>Carduus thoermerii</i> Weinm.	+	-	-	Массово	+	+	+
7.	<i>C. acanthoides</i> L.	+	-	-	То же	+	+	+
8.	<i>Centaurea jacea</i> L.	+	-	-	Редко	+	+	-
9.	<i>C. pseudophrygia</i> C. A. Mey	+	-	-	Нет	+	+	-
10.	<i>C. pseudomaculosa</i> Dobrocz.	+	-	-	Массово	+	+	+
11.	<i>C. apiculata</i> Ledeb.	+	-	-	Изредка	+	+	-
12.	<i>C. ruthenica</i> Lam.	+	-	-	Нет	-	-	-
13.	<i>Chartolepis intermedia</i> Boiss.	+	-	-	То же	+	-	-
14.	<i>Chondrilla juncea</i> L.	+	+	-	Нередко	+	+	+
15.	<i>C. graminea</i> Bieb.	+	+	-	То же	+	+	+
16.	<i>C. canescens</i> Kar. et Kit.	+	+	-	?	-	+	-
17.	<i>C. latifolia</i> Bieb.	+	+	-	?	-	+	-
18.	<i>Cichorium intybus</i> L.	+	-	-	Массово	+	+	+
19.	<i>Cirsium esculentum</i> (Siev.) C. A. Mey	+	-	-	Редко	+	-	-

ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМЫ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
20.	<i>C. arvense</i> (L.) Scop.	+	-	+	Массово	+	+	+
21.	<i>C. incanum</i> (S. G. Gmel.) Fisch.	+	-	+	Нередко	+	+	+
22.	<i>Crepis praemorsa</i> (L.) Tausch.	+	-	-	Нет	-	-	-
23.	<i>C. tectorum</i> L.	+	-	-	Нередко	+	+	+
24.	<i>C. sibirica</i> L.	+	-	+	Нет	-	-	-
25.	<i>Erigeron acris</i> L.	+	-	-	Изредка	+	+	+
26.	<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	+	-	-	Редко	+	+	+
27.	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	+	-	-	То же	+	+	+
28.	<i>H. virosum</i> Pall.	+	+	-	«	+	+	+
29.	<i>Inula helenium</i> L.	+	-	+	«	+	+	+
30.	<i>I. britanica</i> L.	+	+	+	Массово	+	+	-
31.	<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Reichenb.	+	+	-	Редко	+	+	-
32.	<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C. A. Mey	+	-	+	Массово	+	+	+
33.	<i>L. serriola</i> L.	+	+	-	То же	+	+	+
34.	<i>Lapsana communis</i> L.	+	-	-	Изредка	-	+	+
35.	<i>Leontodon autumnalis</i> L.	+	-	-	То же	+	+	+
36.	<i>Onopordum acanthium</i> L.	+	-	-	Массово	+	+	+
37.	<i>Picris hieracioides</i> L.	+	-	-	То же	+	+	+
38.	<i>Pilosella officinarum</i> F. Schultz. et Sch. Bip.	+	+	+	Редко	+	+	+
39.	<i>P. echioides</i> (Lumn.) F. Schultz. et Sch. Bip.	+	+	-	То же	+	+	+
40.	<i>P. praealta</i> (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip.	+	+	-	?	-	+	+
41.	<i>Pulicaria vulgaris</i> Gaertn.	+	-	-	Редко	+	-	+
42.	<i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Scop.	+	-	-	То же	+	+	+
43.	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	+	-	+	Массово	+	+	+
44.	<i>T. millefolium</i> (L.) Tzvel.	+	-	-	Нет	-	-	-
45.	<i>Scorzonera purpurea</i> L.	+	-	-	То же	-	+	-
46.	<i>S. stricta</i> Hornem.	+	-	-	«	-	-	-
47.	<i>S. ensifolia</i> Bieb.	+	-	+	«	-	-	-
48.	<i>S. taurica</i> Bieb.	+	-	-	«	-	+	-
49.	<i>Senecio jacobaea</i> L.	+	-	-	Нередко	+	+	+
50.	<i>S. grandidentatus</i> Ledeb.	+	-	+	То же	+	-	-
51.	<i>S. pauciflorus</i> S. G. Gmel.	+	-	-	Нет	-	-	-
52.	<i>Serratula cardunculus</i> (Pall.) Schischk.	+	-	-	То же	-	-	-
53.	<i>S. erucifolia</i> (L.) Boriss.	+	-	-	«	-	-	-
54.	<i>Solidago virgaurea</i> L.	+	-	-	Редко	+	+	+
55.	<i>Taraxacum serotinum</i> (Waldst. et Kit.) Poir.	+	-	-	Изредка	+	+	-
56.	<i>T. officinale</i> Web. ex Wigg.	+	+	-	Массово	+	+	+
57.	<i>T. bessarabicum</i> (Hornem.) Hand.-Mazz.	+	-	-	Редко	+	-	-
58.	<i>Tripleurospermum perforatum</i> (Merat) M. Lainz.	+	-	-	Массово	+	+	+
59.	<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	+	+	-	Нередко	+	+	+
60.	<i>T. ruthenicus</i> Bess. ex Krasch. et S. Nikit.	+	-	-	Нет	+	+	-
61.	<i>T. podolicus</i> (DC.) Artemcz.	+	-	-	?	+	+	-
62.	<i>Trommsdorffia maculata</i> (L.) Bernh..	+	-	-	Нет	-	+	-
63.	<i>Tusilago farfara</i> L.	+	-	-	Изредка	+	-	-
64.	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill.	+	-	-	Массово	+	+	+
65.	<i>S. arvensis</i> L.	+	-	+	То же	+	+	+

Примечание. ? – отсутствует в естественных местообитаниях в окрестностях г. Саратова.

Интересно, что доля массово и нередко встречающихся на урбанизированных территориях в черте городской застройки видов Asteraceae среди апомиктичных видов выше, чем среди половых (около 3/5 исследованных апомиктичных видов

против 2/5 исследованных половых видов) (табл. 2). Доля встречающихся на урбанизированных территориях видов при этом среди половых составляет чуть больше 2/3, в то время как среди апомиктичных – 100%. Эти данные говорят в пользу того, что апомиктичные виды более склонны к адаптации в условиях урбанизированной среды, чем облигатно-половые. А если учесть, что среди исследованных половых видов, обитающих на урбанизированных территориях, много интенсивно вегетативно размножающихся (табл. 3) и, вероятно, за счёт этого повышающих свой адаптационный потенциал, в то время как среди апомиктов активных вегетативников много меньше, то ещё более очевидным становится более высокий адаптационный потенциал апомиктичного способа размножения перед половым и повышенная склонность апомиктов к переходу на урбанизированные территории. За вычетом вегетативно размножающихся доля массово и нередко встречающихся в черте городской застройки видов Asteraceae среди апомиктичных несколько возрастает (более 3/5 исследованных апомиктичных видов), а среди половых падает (ниже 1/3 от общего числа исследованных половых видов). При этом среди половых большая часть видов, способных к интенсивному вегетативному размножению (71.4%), принадлежит к числу часто и нередко встречающихся в черте городской застройки (см. табл. 3), что дополнительно указывает на существенную роль бесполого размножения в толерантности этих видов к урбанизированным биотопам.

Таблица 2

Анализ встречаемости исследованных в отношении способа семенного размножения видов Asteraceae на урбанизированных местообитаниях в границах городской застройки

Способы размножения растений	Число видов								
	Всего	Из них встречаются на антропогенных биотопах							
		массово		нередко		редко		не встречаются	
		шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Половой + бесполой	39	11	28.21	4	10.26	13	33.33	11	28.20
Только половой	32	7	21.88	3	9.37	12	37.50	10	31.25
Апомиктичный + бесполой	10	3	30.00	3	30.00	4	40.00	0	0
Только факультативно апомиктичный	8	2	25.00	3	37.50	3	37.50	0	0

Таблица 3

Анализ толерантности к различным типам неурбанизированных антропогенных биотопов исследованных видов Asteraceae с различными способами размножения

Способы размножения растений	Число видов						
	Всего	Из них встречаются на антропогенных биотопах					
		техногенные местообитания		искусственные лесные насаждения		агроценозы	
		шт.	%	шт.	%	шт.	%
Половой + бесполой	52	37	71.15	35	67.31	26	50.00
Только половой	42	29	69.05	28	66.67	20	47.62
Апомиктичный + бесполой	13	10	76.92	13	100.00	9	69.24
Только факультативно апомиктичный	11	9	81.81	11	100.00	8	72.73

ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМЫ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

При рассмотрении встречаемости исследованных в отношении способа размножения видов Asteraceae Саратовской области на других основных типах антропогенных биотопов (техногенные местообитания, искусственные лесные насаждения, агрофитоценозы) (см. табл. 3) выясняется следующая картина. Среди исследованных видов с половым способом семенного размножения на техногенных местообитаниях встречаются 71.15% исследованных видов, в то время как видов с апомиктичным способом семенного размножения на таких биотопах обнаружено 76.92% исследованных апомиктичных видов. Ещё большие различия наблюдаются при анализе толерантности видов к таким антропогенным биотопам, как искусственные лесные насаждения. Здесь из половых видов обнаружены 2/3 исследованных видов, а из апомиктичных – все исследованные виды. На агроценозах среди исследованных видов доля толерантных к этому биотопу видов с апомиктичным размножением составляет более 2/3, в то время как доля толерантных к этому биотопу половых видов составляет 1/2. И это несмотря на высокую специфичность условий обитания в агроценозах, при которых решающую роль начинают играть биоморфа и жизненный цикл (однолетники, длиннокорневищные и корнеотпрысковые растения).

При исключении активных вегетативников из списка видов, переходящих на техногенные биотопы, искусственные лесонасаждения и агроценозы, так же, как в случае с урбанизированными территориями, различия между апомиктичными и половыми видами в толерантности к антропогенным местообитаниям ещё более усугубляются.

Таким образом, по всем четырём основным типам антропогенно трансформированных биотопов выявлена большая толерантность апомиктичных видов. В целом на исследованных антропогенно трансформированных биотопах встречаются 4/5 половых видов и 100% апомиктичных. Это указывает на большую толерантность к антропогенно трансформированным территориям видов Asteraceae, способных к апомиктичному размножению, чем видов семейства, не обладающих такой способностью.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №05-04-49001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березуцкий М.А. Толерантность к урбанизированной среде видов сосудистых растений флоры окрестностей г. Саратова // Аридные экосистемы. 1997. № 6 – 7. С. 66 – 71.

Березуцкий М.А. Толерантность сосудистых растений к антропогенным местообитаниям (на примере флоры окрестностей г. Саратова) // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 9. С. 77 – 83.

Добрыничева Н.В., Кочанова И.С., Кашин А.С. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях ряда видов Asteraceae из Саратовской области // Бюл. Ботан. сада СГУ. Саратов: Науч. кн., 2004. Вып. 3. С. 130 – 139.

Добрыничева Н.В., Кочанова И.С., Кашин А.С. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях ряда видов Asteraceae // Изв. Саратов. ун-та. Сер. Химия. Биология. Экология. 2005. Т. 5, вып. 2. С. 50 – 52.

Иванова Р.Д., Колоскова И.Г., Рябова Т.П., Чигуряева А.А. Флора окрестностей Саратова. Ч. 1 // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1976. Вып. 2. С. 60 – 69.

Иванова Р.Д., Колоскова И.Г., Рябова Т.П., Чигуряева А.А. Флора окрестностей Саратова. Ч. 2 // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1983. Вып. 3. С. 48 – 62.

Иванова Р.Д., Колоскова И.Г., Рябова Т.П., Чигуряева А.А. Флора окрестностей Саратова. Ч. 3 // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1984. Вып. 4. С. 29 – 49.

Кочанова И.С., Добрыничева Н.В., Кашин А.С. Семенная продуктивность в половых и апомиктичных популяциях семейства Asteraceae // Бюл. Ботан. сада СГУ. Саратов: Науч. кн., 2006. Вып. 5. С. 312 – 316.

Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1989. 160 с.

Ноглер Г.А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М.: Агропромиздат, 1990. С. 39 – 91.

Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. 154 с.

Сравнительная эмбриология цветковых. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. Т. 1. 264 с.; 1983. Т. 2. 364 с.; 1985. Т. 3. 286 с.; 1987. Т. 4. 392 с.; 1990. Т. 5. 332 с.

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 439 с.

Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.

Шишкинская Н.А., Юдакова О.И. Новый подход к использованию антиморфологического метода для диагностики апомиксиса у злаков // Бюл. Ботан. сада СГУ. Саратов: Науч. кн., 2003. Вып. 2. С. 180 – 187.

Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. 148 с.

Grant V. Plant speciation. 2nd ed. New York, 1981. 563 p.