

УДК 582.998.1(470.44/.47+470.620)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ASTERACEAE ВО ФЛОРАХ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ И СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

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

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

E-mail: kashinas@sgu.ru

Поступила в редакцию 21.11.10 г.

Распространение гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флорах Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа. – Кашин А. С., Кочанова И. С., Лисицкая Н. М., Березуцкий М. А. – В ходе сравнительного изучения распространения гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae выявлено, что доля апомиктичных видов во флоре Нижнего Поволжья превышает таковую, отмеченную для флоры Северо-Западного Кавказа (почти в 2 раза). На частоте встречаемости апомиктичных видов в большей мере сказывается широтная поясность, чем высота над уровнем моря. В целом во флорах Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа гаметофитный апомиксис обнаружен в популяциях 37 видов 20 родов семейства. При этом он обнаружен впервые у 26 видов 10 родов.

Ключевые слова: апомиксис, амфимиксис, широта распространения, режимы цветения, Asteraceae.

Gametophytic apomixis distribution in representatives of the Asteraceae family in the floras of the Lower-Volga region and Northwest Caucasus. – Kashin A. S., Kochanova I. S., Lisitzkaya N. M., and Berezutsky M. A. – In the course of our comparative study of the gametophytic apomixis distribution in some representatives of the Asteraceae family, the fraction of apomixis types in the flora of the Lower-Volga region has been revealed to almost twice exceed that noted for the Northwest Caucasian flora. The latitude belt rather than the height above sea level affects the occurrence frequency of apomixis species. As a whole, in the floras of the Lower-Volga region and Northwest Caucasus, gametophytic apomixis is found in populations of 37 species of 20 genera of the family. In 26 species of 10 genera it has been found for the first time.

Key words: apomixis, amphymixis, distribution width, flowering mode, Asteraceae.

ВВЕДЕНИЕ

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. Тем не менее, полученные данные, на наш взгляд, далеко не полностью отражают действительную широту распространения апомиксиса в этой группе растений. Отсутствие простых и надежных методов диагностики является основным препятствием на пути глобального мониторинга способа размножения. Ускоренные методы цитозембриологического анализа структуры мегагаметофита значительно расширяют возможности эмбриологического метода выявления апо-

миктичных форм, выводя их на популяционный уровень исследования (Куприянов, 1989; Кашин и др., 2007, 2009), но даже их использование не позволяет осуществить глобальный мониторинг основных параметров системы семенного размножения. В этом отношении важным подспорьем для выявления апомиктичных форм растений, в частности, в семействе Asteraceae, может быть исследование семенной продуктивности при различных режимах цветения: режиме свободного цветения и беспыльцевом режиме цветения, так как для представителей данного семейства характерен исключительно автономный апомиксис (Рубцова, 1989; Ноглер, 1990; Кашин, 2006; Grant, 1981).

Известно, что семейство Asteraceae – второе, после Poaceae, по обилию апомиктичных родов и видов. Число апомиктичных родов в этом семействе по С. С. Хохлову с соавторами (1978) – 40, по J. Carman (1995, 1997) – 28, число апомиктичных видов по С. С. Хохлову с соавторами (1978) – не менее 178, по J. Carman (1995) – 121. В последней сводке Р. Д. Нойса (Noyes, 2007) указаны 121 вид и 68 родов семейства Asteraceae, у которых отмечен гаметофитный апомиксис. Количество видов в его списке совпадает с указанным Дж. Карманом (Carman, 1995, 1997), однако Р. Нойс исключил из своего списка виды для которых, по его мнению, нет убедительных доказательств апомиксиса. Другие авторы (Хохлов и др., 1978; Carman, 1995, 1997) указывают меньшее число родов, чем указано у Р. Д. Нойса.

Ранее на примере видов Asteraceae и, отчасти, Poaceae флоры Саратовской области мы уже показали, что существующие представления о широте распространения гаметофитного апомиксиса у цветковых далеки от реальной картины (Кашин и др., 2007, 2009). Основной задачей данной работы был сравнительный анализ частоты встречаемости апомиктичных видов во флорах Нижнего Поволжья (на примере Саратовской области) и Северо-Западного Кавказа. Насколько нам известно, подобного рода исследования ранее не проводилось. Поэтому, несмотря на то, что в силу неполноты изученности представителей Asteraceae двух указанных флор приводимый анализ носит лишь предварительный характер, мы посчитали возможным его опубликовать.

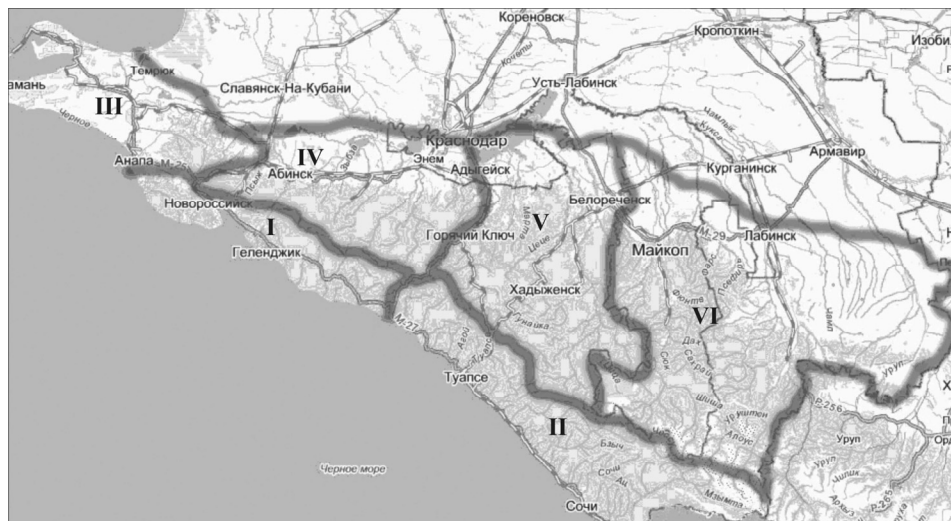
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семенную продуктивность при различных режимах цветения определяли по материалам, собранным в 2003 – 2010 гг. в популяциях видов семейства Asteraceae, произрастающих в различных районах Саратовской области и Северо-Западного Кавказа (Сочинский, Новороссийский, Таманский, Абинский, Хадзыженский, Майкопский районы Краснодарского края) (рисунок). Выбор видов для исследования осуществлялся случайным образом.

Саратовская область расположена в юго-восточной части Русской равнины. Её территория представлена равнинами с абсолютными отметками от 45 до 180 м, низменностью с абсолютными отметками от 20 до 45 м и возвышенностями в основном фоне с абсолютными высотами 180 – 200 м, а максимальной – 379 м н.у.м (Штырова, 2002). По географической широте координаты крайних точек Саратовской области – 50° и 53° северной широты (Дёмин, Уставщикова, 2002).

Территория Северо-Западного Кавказа, которая включает в себя Республику Адыгея и Закубанскую часть Краснодарского края, в основной части гористая с

преобладающими высотами от 150 до 3000 м над уровнем моря (Зернов, 2006). Основная масса видов в отношении способности к гаметофитному апомиксису исследована нами в горном поясе региона на высотах от 500 до 2400 м н.у.м. По географической широте координаты крайних точек Северо-Западно-го Кавказа – 43° и 45° с.ш.



Районы Северо-Западного Кавказа, где проводились исследования популяций семейства Asteraceae: I – Новороссийский, II – Сочинский, III – Таманский, IV – Абинский, V – Хадзыженский, VI – Майкопский (Зернов, 2006)

Во флоре Нижнего Поволжья в границах Саратовской области выявлено около 225 видов почти 60 родов семейства (Конспект..., 1983; Еленевский и др., 2008). Нами исследовано 174 естественных популяции 122 видов из 49 родов семейства. Во флоре Северо-Западного Кавказа отмечено около 350 видов и чуть более 90 родов семейства Asteraceae (Зернов, 2006). Из них нами исследовано 84 естественные популяции 72 видов 37 родов. Списки основных исследованных в отношении способа семенного размножения видов приведены нами ранее как для флоры Саратовской области (Кашин и др., 2006, 2009), так и для флоры Северо-Западного Кавказа (Кочанова и др., 2010).

Частоту апомиксиса в популяции выявляли при сравнительном анализе семенной продуктивности 30 растений при двух режимах цветения: свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения.

У растений видов Asteraceae, у которых обнаруживались признаки апомиксиса по семенной продуктивности или у которых было невозможно провести исследования семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения, было проведено цитозембриологическое изучение структуры семязачатков. Мегагаметофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза, особенности заложения и развития апоспоровых инициалей ис-

следовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием метода просветления семязачатков (Негг, 1971), модифицированного нами. В каждой из исследованных цитоэмбриологически популяций было проанализировано более чем по 100 семязачатков совокупно у 30 растений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении семенной продуктивности у растений видов Asteraceae во флоре Нижнего Поволжья показано, что семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 27 видов 13 родов.

В подсемействе Asteroidea семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 8 видов 6 родов. При этом в четырех родах (*Galatella* Cass., *Inula* L., *Jurinea* Cass. и *Xeranthemum* L.) и у семи видов (*Artemisia salsoloides* Willd., *Aster bessarabicus* Bernh. ex Reichenb., *Bidens frondosa* L., *Galatella linosyris* (L.) Reichenb., *Inula britanica* L., *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb., *Jurinea arachnoidea* Bunge) признаки апомиксиса выявлены впервые. Эти результаты интересны тем, что в пределах данного подсемейства апомиксис ранее отмечался крайне редко.

В пределах подсемейства Cichorioidea гаметофитный апомиксис по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения обнаружен в популяциях 19 видов 7 родов. При этом гаметофитный апомиксис отмечен впервые в двух родах (*Lactuca* L., *Tragopogon* L.) и у девяти видов *Chondrilla canescens* Kar. et Kit., *C. latifolia* Bieb¹, *Hieracium largum* Fries, *H. viosum* Pall., *Lactuca serriola* L., *Pilosella echinoides* (Lumn.) F.Schultz et Sch. Bip., *P. proceriformis* (Naeg. et Peter) Sojak, *Scorzonera ensifolia* Bieb., *Tragopogon dubius* Scop.).

Для подтверждения данных о способности растений завязывать семена путём апомиксиса, полученных при анализе семенной продуктивности, нами было проведено цитоэмбриологическое изучение структуры мегагаметофита и прилегающих областей семязачатка у растений соответствующих видов семейства Asteraceae.

У растений всех исследованных видов, семенная продуктивность которых при беспыльцевом режиме цветения указывала на возможность гаметофитного апомиксиса, были обнаружены и цитоэмбриологические признаки апомиксиса, к числу которых относятся преждевременная эмбриония, эндоспермогенез без оплодотворения и присутствие в семязачатке рядом с тетрадой мегаспор или эуспорических зародышевыми мешками разных стадий формирования апоспорических зародышевых мешков.

Кроме того, дополнительно в популяциях ещё 10 видов 5 родов, произрастающих на территории Нижнего Поволжья, было проведено только цитоэмбриологическое исследование структуры семязачатков. При этом признаки апомиксиса были выявлены у растений вида *Pilosella dubia* (L.) Sojak.

Таким образом, при исследовании во флоре Нижнего Поволжья растений из популяций 122 видов 49 родов семейства Asteraceae, что составляет около 55% видов и около 80% родов от общего числа видов и родов, отмеченных для флоры региона, гаметофитный апомиксис обнаружен у растений 28 видов 13 родов (табл. 1).

При изучении семенной продуктивности у растений видов Asteraceae во флоре Северо-Западного Кавказа выявлено, что семена в условиях беспыльцевого ре-

¹ Популяция была исследована на границе Саратовской области.

жима завязались у растений 5 видов 5 родов, в том числе 2 видов и 2 родов из подсемейства Cicerioidea (*Leontodon caucasicus* (Bieb.) Fisch., *Taraxacum stivenii* DC.), 3 видов из 3 родов подсемейства Asteroidea (*Carthamus lanatus* L., *Inula conyza* DC., *Xeranthemum annuum* L.). При этом гаметофитный апомиксис отмечен впервые у

Таблица 1

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

Число или доля таксономических единиц	Регион	
	Нижнее Поволжье в границах Саратовской области	Северо-Запад- ный Кавказ
Число исследованных родов, шт.	49	37
Доля исследованных родов, %	81.67	41.11
Число исследованных видов, шт.	122	72
Доля исследованных видов, %	54.22	20.57
Число апомиктичных родов, шт.	13	10
Доля апомиктичных родов, %	26.53	27.03
Число апомиктичных видов, шт.	28	10
Доля апомиктичных видов, %	22.95	13.89

Inula conyza, *Carthamus lanatus*, *Xeranthemum annuum*. Так же, как и при исследовании флоры Нижнего Поволжья, у растений всех этих видов при цитоэмбриологическом анализе получено подтверждение их способности к гаметофитному апомиксису.

Кроме того, дополнительно растения ещё 17 видов 9 родов Astera-

сеае флоры Северо-Западного Кавказа были исследованы цитоэмбриологически. У пяти из этих видов (*Pilosella brachiatum* Bertol., *Hieracium auratum* Fries, *Cicerbita cacaliefolia* (Bieb.) Beauverd., *Phalacrolooma septentrionale* (Fern. et Wieg.) Tzvel., *Bidens frondosa* L.) цитоэмбриологические признаки апомиксиса выявлены впервые.

Таким образом, при исследовании во флоре Северо-Западного Кавказа растений из популяций 72 видов 37 родов семейства Asteraceae, что составляет около 20% видов и 40% родов от общего числа видов и родов, отмеченных для флоры региона, гаметофитный апомиксис обнаружен у растений 10 видов 10 родов (см. табл. 1).

При сравнении полученных результатов обращает на себя внимание тот факт, что при отсутствии достоверных различий по доле апомиктичных родов (26.53 и 27.03% соответственно) доля апомиктичных видов во флоре Нижнего Поволжья превышает таковую, отмеченную для флоры Северо-Западного Кавказа почти в 2 раза (22.95 и 13.89% соответственно). Мы не учитываем в своём анализе результаты ещё одного нашего исследования способа семенного размножения у видов семейства Asteraceae Нижнего Поволжья, в котором при изучении всего лишь четырнадцати видов одного рода *Artemisia* L. гаметофитный апомиксис обнаружен не только у растений *A. salsaloides*, но и ещё у 7 видов данного рода (*A. vulgaris* L., *A. dracunculus* L., *A. glauca* Pall., *A. austriaca* Jacq., *A. abrotanum* L., *A. absinthium* L., *A. armeniaca* Lam.) (Кашин и др., 2011). С учётом этих данных доля апомиктичных видов во флоре Нижнего Поволжья возрастает до 28.68%. Всё это позволяет сделать вывод, что в видовом отношении доля апомикетов среди Asteraceae флоры Нижнего Поволжья превосходит долю апомикетов среди Asteraceae флоры Северо-Западного Кавказа.

Интересно отметить, что хотя Саратовская область более чем в 3 раза превосходит Северо-Западный Кавказ по площади, но по числу видов, родов и семейств

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА

сосудистых растений флоры этих регионов различаются несущественно, примерно в 1.1 – 1.2 раза (табл. 2). При этом семейство Asteraceae представлено в Саратовской области гораздо меньшим числом видов, чем на Северо-Западном Кавказе (более чем в 1.5 раза). Доля видов Asteraceae среди сосудистых растений флоры Саратовской области также почти в 1.5 раза (10.25 и 14.85% соответственно) уступает таковой во флоре сосудистых растений Северо-Западного Кавказа.

Таблица 2

Сравнение регионов Нижнего Поволжья (в границах Саратовской области)
и Северо-Западного Кавказа по площади и флористическому богатству

Характеристика флоры региона	Регион	
	Нижнее Поволжье в границах Саратовской области	Северо-Западный Кавказ
Площадь, км ²	100 200*	30 000**
Число видов сосудистых растений, шт.	Около 2000***	2349**
Число родов сосудистых растений, шт.	796***	699**
Число семейств сосудистых растений, шт.	129***	138**
Число родов Asteraceae во флоре, шт.	61***	93**
Число видов Asteraceae во флоре, шт.	205***	349**

Примечание. Сост. по: * – Дёмин, Уставщикова, 2002; ** – Зернов, 2006; *** – Еленевский и др., 2008.

По доле исследованных нами в отношении способности к гаметофитному апомиксису видов и родов Asteraceae более исследованной оказывается флора Саратовской области. Доля исследованных видов Asteraceae во флоре Саратовской области примерно на 2/3, а доля исследованных родов примерно на 1/3 выше, чем во флоре Северо-Западного Кавказа (см. табл. 1). Однако случайный выбор популяций видов для исследования позволяет считать, что существенно более высокая доля апомиктических видов среди Asteraceae Саратовской области, скорее всего, не связана с большей степенью изученности их в отношении способности к апомиксису. Однако для окончательного вывода требуются дополнительные исследования.

Ещё одной причиной большей доли апомиктических видов во флоре Саратовской области может быть то, что в ней в гораздо большем числе видов, чем во флоре Северо-Западного Кавказа, представлены такие апомиктические рода, как *Chondrilla*, *Pilosella*, *Artemisia* и т.п. Однако, во-первых, во флоре Саратовской области нами выявлены виды родов, в пределах которых апомиксис обнаружен впервые (*Lactuca*, *Tragopogon*, *Galatella*, *Inula*, *Jurinea* и *Xeranthemum*), во-вторых, обнаружен целый ряд видов, которые во флоре Саратовской области вели себя как апомиктические, в то время как во флоре Северо-Западного Кавказа – как амфимиктические (*Pilosella echinoides*, *Tragopogon dubius*, *Inula britanica*), в-третьих, у растений *Bidens frondosa* в популяции из Саратовской области степень гаметофитного апомиксиса оказалась почти в два раза выше, чем в популяции из региона Северо-Западного Кавказа (56.3 ± 10.5 и $29.7 \pm 6.2\%$ соответственно) (табл. 3). Это указывает на то, что причиной более высокой доли апомиктических видов во флоре Саратовской области, скорее всего, не является и более широкое представительство в ней видов из политипических апомиктических родов.

Таблица 3

Сравнительные данные по видам Asteraceae, исследованным во флорах
Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа

№ п/п	Вид	Частота апомиксиса, %	
		Нижнее Поволжье (в границах Саратовской области)	Северо-Западный Кавказ
Cicorioidea			
1	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	0	0
2	<i>Lactuca serriola</i> L.	0	0
3	<i>Lapsana communis</i> L.	0	0
4	<i>Picris hieracioides</i> L.	0	0
5	<i>Pilosella echinoides</i> (Lumn.) F.Schultz et Sch. Bip.	от 0 до 31.3±7.2	0
6	<i>Sonchus palustris</i> L.	0	0
7	<i>Tragopogon dasyrhynchus</i> Artemcz.	0	0
8	<i>T. dubius</i> Scop.	от 0 до 32.2±4.9	0
Asteroidea			
1	<i>Arctium lappa</i> L.	0	0
2	<i>Bidens frondosa</i> L.	56.3±10.5	29.7±6.2
3	<i>Carduus acanthoides</i> L.	0	0
4	<i>Centaurea diffusa</i> Lam.	0	0
5	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	0	0
6	<i>Inula britannica</i> L.	от 0 до 12.5±6.4	0
7	<i>Senecio grandidentatus</i> Ledeb.	0	0

Не исключено, что причиной различий в доле апомиктичных видов Asteraceae во флорах исследуемых регионов является резкая континентальность климата Саратовской области по сравнению с Северо-Западным Кавказом, территория которого, как известно, располагается на границе умеренного и субтропического климата (Зернов, 2006). Это может свидетельствовать в пользу мнения ряда авторов о том, что апомиктичные виды тяготеют к стрессовым условиям обитания.

Существует достаточно устоявшееся представление о том, что по сравнению с родственными видами, размножающимися амфимиктично, апомиктичные виды обитают или более продуктивны в отношении семяношения на более высоких широтах (Asker, Jerling, 1992), с резким возрастанием доли апомиктов по градиенту от средних к высоким широтам (Rosenzweig, 1995), и на больших высотах (Bierzychudek, 1985, 1987; Van Dijk, 2003; Hörandl, 2006; Hörandl et al., 2008). Наши данные при сравнении способности к гаметофитному апомиксису видов семейства Asteraceae противоречат этой закономерности в части преобладания апомиктичных видов на больших высотах. Популяции видов Asteraceae в Саратовской области исследовались в отношении способности растений к гаметофитному апомиксису на высотах с абсолютными отметками от 20 до 350 м н.у.м., в то время как на Северо-Западном Кавказе основная масса видов исследована нами в горном поясе региона на высотах от 500 до 2400 м над уровнем моря. При этом доля апомиктов среди Asteraceae флоры Саратовской области, как было показано выше, значительно превосходит долю апомиктов среди Asteraceae флоры Северо-Западного Кавказа. Близкий по сути вывод в отношении нескоррелированности возникновения апомиксиса с большими высотами делают и Е. Хёрандл с соавторами в одной из последних своих работ (Hörandl et al., 2011).

Саратовская область (географические координаты крайних точек 50° и 53° северной широты) расположена в более высоких широтах, чем регион Северо-

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА

Западного Кавказа (географические координаты крайних точек – 43° и 45° северной широты). Более высокая доля апомиктичных видов среди Asteraceae во флоре Саратовской области по сравнению с таковой во флоре Северо-Западного Кавказа может указывать на то, что на доле апомиктичных видов во флоре в большей мере сказывается широтная поясность, нежели высота над уровнем моря.

Среди исследованных видов Asteraceae выявлено 15 общих для флор Саратовской области и Северо-Западного Кавказа видов (см. табл. 3). О схожести поведения видов в отношении способа семенного размножения однозначно можно говорить в случае *Hieracium umbellatum* L., *Lactuca serriola* L., *Lapsana communis* L., *Picris hieracioides* L., *Sonchus palustris* L., *Tragopogon dasyrhynchus* Artemez., *Arctium lappa* L., *Carduus acanthoides* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Senecio grandidentatus* Ledeb. и *Bidens frondosa*. Все эти виды, кроме *B. frondosa*, проявили себя как облигатно половые. Растения популяций *B. frondosa*, произрастающие и на территории Нижнего Поволжья, и на территории Северо-Западного Кавказа, были факультативно апомиктичными, однако растения популяции из Саратовской области характеризовались гораздо более высокой степенью выраженности гаметофитного апомиксиса, чем растения популяции с Северо-Западного Кавказа (56.3 ± 10.3 и $29.7 \pm 6.2\%$ соответственно). Виды *Pilosella echinoides*, *Tragopogon dubius* и *Inula britannica*, как уже упоминалось выше, на территории Северо-Западного Кавказа вели себя как исключительно половые. В популяциях Нижнего Поволжья частота гаметофитного апомиксиса хотя и была подвержена значительной изменчивости, но хотя бы в части популяций способность к гаметофитному апомиксису имела место.

Число исследованных родов во флорах двух регионов равно 62, из них 23 рода – общие для обоих флор. Среди этих 23 родов в 6 родах (*Hieracium*, *Lactuca*, *Pilosella*, *Tragopogon*, *Galatella*, *Aster*) либо доля апомиктичных видов выше во флоре Саратовской области, либо во флоре Саратовской области в них отмечены апомиктичные виды, а во флоре Северо-Западного Кавказа таковые отсутствуют. В то же время лишь в трёх родах (*Leontodon*, *Taraxacum* и *Inula*) во флоре Саратовской области доля апомиктов либо ниже, либо вообще равна нулю по сравнению с флорой Северо-Западного Кавказа. Лишь у представителей одного рода (*Bidens*) доля апомиктичных видов сходна в обоих исследованных флорах. Представители 5 родов, содержащих апомиктичные виды, исследованы только во флоре Саратовской области (*Chondrilla*, *Cichorium*, *Jurinea*, *Scorzonera* и *Artemisia*) и 4 апомиктичных рода – только во флоре Северо-Западного Кавказа (*Carthamus*, *Cicerbita*, *Phalacrolooma* и *Xeranthemum*) (табл. 4).

Таблица 4

Распределение апомиктичных видов Asteraceae по родам во флорах
Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа

№ п/п	Название рода	Исследовано видов рода во флоре, шт.			
		Нижнее Поволжье		Северо-Западный Кавказ	
		всего	из них апомиктичных	всего	из них апомиктичных
1	2	3	4	5	6
1	<i>Achillea</i> L.	4	0	–	–
2	<i>Acroptilon</i> Cass.	–	–	1	0
3	<i>Adenostyles</i> Cass.	–	–	1	0

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5	6
4	<i>Ambrosia</i> L.	–	–	1	0
5	<i>Antennaria</i> Gaertn.	1	0	–	–
6	<i>Anthemis</i> L.	1	0	4	0
7	<i>Arctium</i> L.	2	0	1	0
8	<i>Artemisia</i> L.	1	1	–	–
9	<i>Aster</i> L.	1	1	1	0
10	<i>Bidens</i> L.	2	2	1	1
11	<i>Carduus</i> L.	3	0	1	0
12	<i>Carthamus</i> L.	–	–	2	1
13	<i>Centaurea</i> L.	9	0	6	0
14	<i>Chartolepis</i> Cass.	1	0	–	–
15	<i>Chondrilla</i> L.	4	4	–	–
16	<i>Cicerbita</i> Wallr.	–	–	2	1
17	<i>Cichorium</i> L.	1	1	–	–
18	<i>Cirsium</i> Mill.	5	0	4	0
19	<i>Crepis</i> L.	3	0	3	0
20	<i>Cyclachaena</i> Fresen.	1	0	–	–
21	<i>Erigeron</i> L.	2	0	–	–
22	<i>Eupatorium</i> L.	1	0	1	0
23	<i>Galatella</i> Cass.	2	1	1	0
24	<i>Galinsoga</i> Ruitz et Pav.	1	0	–	–
25	<i>Grindelia</i> Willd.	1	0	–	–
26	<i>Helichrysum</i> Mill.	1	0	–	–
27	<i>Hieracium</i> L.	3	2	4	1
28	<i>Inula</i> L.	9	1	5	1
29	<i>Jurinea</i> Cass.	4	2	–	–
30	<i>Lactuca</i> L.	2	1	1	0
31	<i>Lagoseris</i> Bieb.	1	0	–	–
32	<i>Lapsana</i> L.	1	0	2	0
33	<i>Leontodon</i> L.	1	0	3	1
34	<i>Leucanthemum</i> Mill.	–	–	1	0
35	<i>Mycelis</i> Cass.	–	–	1	0
36	<i>Omalothea</i> Cass.	–	–	1	0
37	<i>Onopordum</i> L.	1	0	–	–
38	<i>Petasites</i> Mill.	1	0	–	–
39	<i>Phalacrolooma</i> Cass.	–	–	2	1
40	<i>Picnemon</i> Adans.	–	–	1	0
41	<i>Picris</i> L.	1	0	1	0
42	<i>Pilosella</i> Hill.	9	9	2	1
43	<i>Podospermum</i> DC.	1	0	–	–
44	<i>Psephellus</i> Cass.	–	–	1	0
45	<i>Ptarmica</i> Mill.	–	–	1	0
46	<i>Pulicaria</i> Gaertn.	1	0	–	–
47	<i>Pyrethrum</i> Zinn.	1	0	1	0
48	<i>Saussurea</i> DC.	1	0	–	–
49	<i>Scariola</i> F.W.Schmidt	–	–	1	0
50	<i>Scorzonera</i> L.	6	3	–	–
51	<i>Senecio</i> L.	6	0	5	0
52	<i>Serratula</i> L.	4	0	–	–
53	<i>Solidago</i> L.	2	0	–	–
54	<i>Sonchus</i> L.	3	0	1	0
55	<i>Tanacetum</i> L.	2	0	–	–

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6
56	<i>Taraxacum</i> Wigg.	3	1	1	1
57	<i>Tragopogon</i> L.	5	1	4	0
58	<i>Tripleurospermum</i> Sch. Bip.	1	0	–	–
59	<i>Trommsdorffia</i> Bernh.	1	0	–	–
60	<i>Tussilago</i> L.	1	0	–	–
61	<i>Xanthium</i> L.	2	0	1	0
62	<i>Xeranthemum</i> L.	–	–	2	1

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, при недостоверности различий по доле апомиктических родов Asteraceae в исследованных флорах доля апомиктических видов во флоре Нижнего Поволжья превышает таковую, отмеченную для флоры Северо-Западного Кавказа. Случайный выбор популяций видов для исследования позволяет считать, что существенно более высокая доля апомиктических видов среди Asteraceae Саратовской области, скорее всего, не связана ни с большей степенью изученности их в отношении способности к апомиксису, ни с большей представительностью видов и родов Asteraceae в ней. Вероятно, это связано с тем, что апомиктические виды тяготеют к стрессовым условиям обитания в условиях резко континентального климата. Наши данные при сравнении способности к гаметофитному апомиксису видов семейства Asteraceae указывают на то, что на доле апомиктических видов в большей мере сказывается, вероятно, широтная поясность, нежели высота над уровнем моря.

Благодарим сотрудников ФГУ «Кавказский государственный природный биосферный заповедник» и лично директора С. Г. Шевелёва и заместителя директора по научной работе Н. Б. Ескина за содействие в проведении научно-исследовательской работы на территории заповедника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дёмин А. М., Уставщикова С. В. Географическое положение Саратовской области // Энциклопедия Саратовского края. Саратов : Приволж. кн. изд-во, 2002. С. 7.
- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов : ИЦ «Наука», 2008. 232 с.
- Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 664 с.
- Кашин А. С. Гаметофитный апомиксис как неустойчивая система семенного размножения у цветковых. Саратов : Научная книга, 2006. 310 с.
- Кашин А. С., Кочанова И. С., Добрыничева Н. В., Березуцкий М. А. Особенности системы семенного размножения в популяциях некоторых видов Asteraceae в связи с их толерантностью к антропогенным местообитаниям // Поволж. экол. журн. 2006. № 2/3. С. 139 – 146.
- Кашин А. С., Кочанова И. С., Добрыничева Н. В., Березуцкий М. А., Полянская М. В. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях некоторых видов Asteraceae в связи с действием антропогенных факторов // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 9. С. 1408 – 1427.
- Кашин А. С., Юдакова О. И., Кочанова И. С., Полянская М. В., Миндубаева А. Х. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах Asteraceae и Roaceae (на примере видов флоры Саратовской области) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 5. С. 744 – 756.
- Кашин А. С., Полянская М. В., Кочанова И. С. Особенности семенного размножения в популяциях некоторых видов *Artemisia* (Asteraceae) // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 3. С. 388 – 396.

Конспект флоры Саратовской области : в 4 ч. / под ред. А. А Чигуряевой. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1983. Ч. 3. 108 с.

Кочанова И. С., Лисицкая Н. М., Кашин А. С. Степень распространения гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флоре Краснодарского края // Апомиксис и репродуктивная биология : материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения С. С. Хохлова. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2010. С. 169 – 172.

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 : в 2 т. М. : Мир, 1990. Т. 2. С. 39 – 91.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитозмбриология покрытосеменных растений. М. : Наука, 1976. 508 с.

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

Штырова В. К. Рельеф Саратовской области // Энциклопедия Саратовского края. Саратов : Приволж. кн. изд-во, 2002. С. 7 – 11.

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

Bierzzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 1255 – 1264.

Bierzzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Evolution of Sexuality and Consequences. Basel : Birkhäuser-Verlag, 1987. P. 197 – 217.

Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51 – 94.

Carman J. G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspority and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39 – 53.

Dijk P. J. van. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis : insights from *Taraxacum* and *Chondrilla* // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B. Biological Sciences. 2003. Vol. 358. P. 1113 – 1120.

Fryxell P. A. Mode of reproduction in higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. P. 135 – 233.

Grant V. Plant speciation. New York : Columbia University Press, 1981. 563 p.

Hanna W. W., Bachaw E. C. Apomixis : its identification and use plant breeding // Crop. Sci. 1987. Vol. 27, № 6. P. 1136 – 1139.

Herr J. M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. P. 785 – 790.

Hörandl E. The complex causality of geographical parthenogenesis // New Phytologist. 2006. Vol. 171. P. 525 – 538.

Hörandl E., Cosendai A.-C., Tensch E. Understanding the geographic distributions of apomictic plants : a case for a pluralistic approach // Plant Ecology and Diversity. 2008. Vol. 2. P. 309 – 320.

Hörandl E., Dobeš C., Suda J., Vít P., Urfus T., Tensch E. M., Cosendai A.-C., Wagner J., Ladi U. Apomixis is not prevalent in subnival to nival plants of the European Alps // Annals of Botany. 2011. Vol. 108, № 2. P. 381 – 390.

Noyes R. D. Apomixis in the Asteraceae : Diamonds in the Rough // Functional plant science and biotechnology. 2007. Vol. 1, № 2. P. 207 – 222.

Rosenzweig M. L. Species Diversity in Space and Time. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1995. 225 p.