

Участие апомиктических злаков в сложении степных и экотонных фитоценозов севера Нижнего Поволжья

О. И. ЮДАКОВА¹, Э. И. КАЙБЕЛЕВА¹, Е. А. НЮЩЕНКО¹, Т. М. ЛЫСЕНКО^{2, 3, 4}, М. Ю. ВОРОНИН¹

¹*Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского
410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: yudakova@info.sgu.ru*

²*Ботанический институт имени В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2*

³*Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского научного центра РАН
445003, Тольятти, ул. Комзина, 10*

⁴*Тобольская комплексная научная станция УрО РАН
626152, Тобольск, ул. Академика Ю. Осипова, 15*

Статья поступила 02.08.2023

После доработки 25.09.2023

Принята к печати 12.10.2023

АННОТАЦИЯ

Проведен геоботанический анализ 160 степных и экотонных растительных сообществ с участием злаков на севере Нижнего Поволжья (в пределах Саратовской области). Во флоре региона и в изученных фитоценозах видовое разнообразие апомиктических злаков значительно уступает разнообразию их амфимиктических сородичей. Так, во флоре Саратовской области злаки представлены 133 видами, из которых только у 24 видов зарегистрированы эмбриологические признаки факультативного апомиксиса. В изученных фитоценозах обнаружено 34 амфимиктических и 17 апомиктических видов злаков. При этом доминанты в них в равной степени представлены как амфимиктическими (14 видов), так и апомиктическими злаками (9 видов). Амфимикты доминируют в 64 фитоценозах, апомикты – в 48. Фитоценозы с доминированием злаков сходны по видовому богатству и выравненности. Количество растительных сообществ, в которых апомиктические злаки являются содоминантами, достоверно превышает количество растительных сообществ с содоминированием амфимиктов (46 и 22 соответственно). Полученные данные свидетельствуют об успешной конкуренции апомиктических злаков с амфимиктами и их весомом вкладе в сложение степных и экотонных фитоценозов севера Нижнего Поволжья.

Ключевые слова: апомиксис, амфимиксис, фитоценоз, растительные сообщества, злаки, Poaceae.

ВВЕДЕНИЕ

Семенное размножение у покрытосеменных растений может реализовываться как посредством амфимиксиса, когда новый организм

образуется в результате слияния отцовской и материнской гаметы, так и апомиксиса, при котором из цикла развития выпадают редукционное деление и один или оба акта оплодот-

© Юдакова О. И., Кайбелева Э. И., Нющенко Е. А., Лысенко Т. М., Воронин М. Ю., 2024

ворения. Многие аспекты апомиксиса все еще остаются недостаточно изученными. Это обуславливает разные и зачастую диаметрально противоположные взгляды на адаптивные возможности апомиктических видов и роль апомиксиса в эволюции покрытосеменных растений: от убеждения в том, что апомиксис является тупиком эволюции, обрекающим виды на вымирание [Darlington, 1937; Gustafsson, 1947; Stebbins, 1950; Muller, 1964; Kondrashov, 1982, 1994], до признания его прогрессивным явлением, способствующим видообразованию [Хохлов, 1970; Шишкинская, Тырнов, 2000; Шишкинская, Юдакова, 2009; Hörandl, Hojsgaard, 2012; Hojsgaard et al., 2014; Юдакова, Кайбелева, 2022]. Для того чтобы правильно оценить адаптивный и эволюционный потенциал апомиктов, важно знать закономерности их географического распределения и участие в сложении фитоценозов.

В 1928 г. A. Vandel установил, что животные, размножающиеся партеногенезом, населяют более северные районы по сравнению с их половыми родственниками. Выявленная закономерность легла в основу теории географического партеногенеза [Vandel, 1928, 1940], которая позднее была экстраполирована на апомиктические растения и дополнена положением о том, что апомикты помимо приуроченности к северным широтам и большим высотам имеют более крупные ареалы по сравнению с амфимиктическими сородичами [Stebbins, 1950; Bierzychudek, 1985; Richards, 1997; van Dijk, 2003; Kearney, 2005]. Примечательно, что разные попытки объяснить феномен географического партеногенеза базировались на противоположных представлениях о конкурентных и адаптивных возможностях апомиктов. van L. Valen [1973] предположил, что приуроченность апомиктов к северным широтам и высокогорью обусловлена их более слабой конкурентной способностью по сравнению с амфимиктическими видами. В соответствии с разработанной им гипотезой “Красной королевы”, любое эволюционное приобретение одного вида ухудшает условия существования других видов. В связи с этим, для того чтобы выжить, вид должен как можно быстрее эволюционировать. По мнению автора, из-за утраты процесса генетической рекомбинации апомикты не способны быстро эволюционировать и поэтому могут произрастать толь-

ко в экосистемах, для которых не характерны сильные биотические взаимодействия. В северных широтах, высоко в горах, на островах и на частично нарушенных территориях нет необходимости в быстрой эволюционной гонке, так как там обитает небольшое число видов.

Совершенно с иных позиций объяснял географический партеногенез M. Lynch [1984]. Он считал, что апомикты, напротив, обладают “общеприспособленным генотипом” (general-purpose genotype), который позволяет им заселять маргинальные и изменчивые местообитания. При скрещивании апомиктов с амфимиктами этот уникальный генотип нарушается, вследствие чего гибридное потомство оказывается менее приспособленным. Таким образом, многочисленные механизмы дестабилизирующей гибридизации не позволяют апомиктам продвигаться на более стабильные территории, занятые амфимиктами. Однако эта гипотеза не объясняет, почему некоторые апомиктические виды являются доминантами и даже эдификаторами растительных сообществ в умеренных и южных широтах. Например, апомиктические представители *Bothriochloa* доминируют в степях южных районов Евразии, *Bouteloua*, *Chloris*, *Buchloe* – в прериях Северной Америки, *Cortaderia* – в пампасах Южной Америки [Цвелев, 1976].

Противоречивость высказанных гипотез обусловлена прежде всего тем, что выдвигаемые аргументы базировались, по сути, на результатах единичных исследований. Масштабных работ по выявлению частоты встречаемости апомиктических видов растений во флорах разных климатических зон до недавнего времени практически не проводилось, а фитоценотическая роль апомиктов не изучалась. Это привело к тому, что в настоящее время не только нет единого мнения относительно причин географического партеногенеза, но и само существование данного явления подвергается сомнению [Asker, Jerling, 1992; Brožová et al., 2019; Hörandl et al., 2011].

Цель настоящей работы состояла в определении представленности апомиктических злаков во флоре Нижнего Поволжья (в пределах Саратовской области) и в оценке их участия в сложении степных и экотонных фитоценозов. Для достижения цели были поставлены

и решены следующие задачи: 1) изучить видовое разнообразие степных и экотонных фитоценозов района исследования; 2) провести сравнительный анализ фитоценозов с участием злаков с разным типом семенной репродукции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужили 160 фитоценозов из 11 административных районов Саратовской области (рис. 1), расположенной на юго-востоке европейской части России. Климат области характеризуется выраженной континентальностью. С севера на юг область пересекают три ландшафтные зоны: лесостепь, степь с черноземами и темно-каштановыми и бурыми почвами, полупустыни со светло-каштановыми и бурыми почвами.

Растительные сообщества описывали по стандартной методике [Юнатов, 1964; Миркин, Наумова, 2012]. Обработку геоботанических описаний и интерпретацию полученных данных проводили с позиции доминантно-детерминантного подхода [Миркин, 1968; Theurillat et al., 2021]. Оценивали видовой состав фитоценоза, а также общее проективное покрытие и проективное покрытие видов, которые определяли глазомерно [Миркин, Наумова, 2012]. Степень доминирования вида в фитоценозе оценивали по величине проективного покрытия – сумме проекций наземных частей растений этого вида в процентах от площади учетной площадки размером 100 м² [Баканов, 2005], поскольку, по мнению ряда авторов [Ипатов и др., 1966; Баканов, 2005], проективное покрытие точнее выражает степень участия видов в сложении растительного покрова. Для каждого изученного фитоценоза вычисляли индекс доминирования Симпсона и индекс Шеннона. Сходство фитоценозов оценивали по коэффициентам Жаккара и Серенсена – Чекановского.

Определение видовой принадлежности злаков проводили по Н. Н. Цвелееву [1976], название таксонов и их авторов указывали согласно принятой номенклатуре (“The Wold checklist of Vascular Plants (WCVP), <https://wcvp.science.kew.org>).

Статистическую обработку и анализ полученных данных проводили с помощью пакета компьютерных программ Microsoft Office Excel 2010 и STATISTICA. Сравнение фито-

ценозов по изучаемым параметрам осуществляли с использованием непараметрических статистических критериев: *F*-критерия Фишера и *U*-критерия Манна – Уитни.

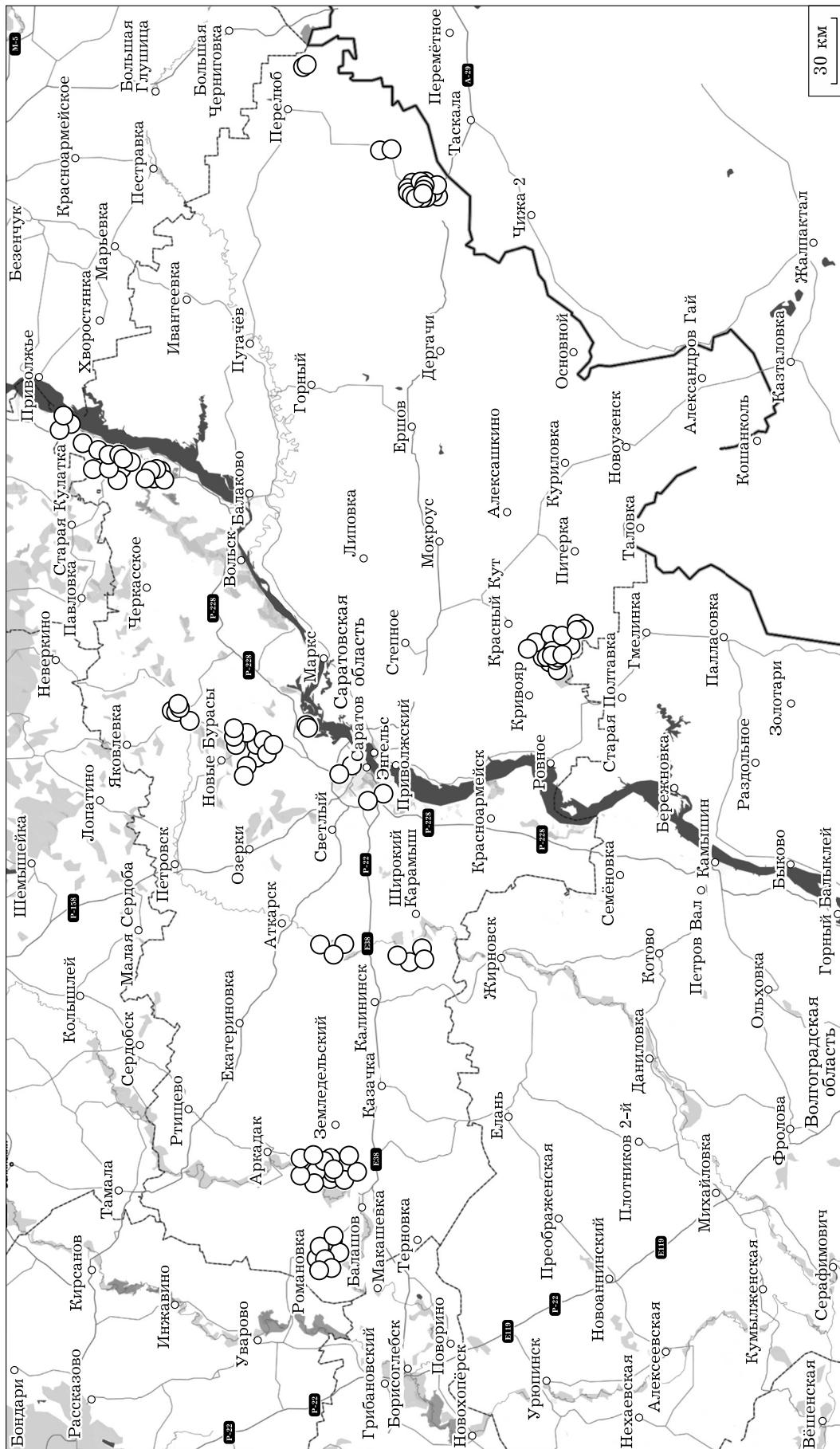
РЕЗУЛЬТАТЫ

Во флоре Саратовской области злаки представлены 133 видами. У 24 из них выявлены цитоэмбриологические признаки факультативного гаметофитного апомиксиса [Кайбелева и др., 2022]. Анализ видового разнообразия изученных степных и экотонных растительных сообществ показал, что в их сложении участвует 51 вид злаков (табл. 1), среди которых преобладают виды с амфимиктическим способом семенной репродукции (различия по количеству амфимиктов и апомиктов достоверны при $p = 0,002$, табл. 2). Однако, несмотря на то что в фитоценозах видовое разнообразие апомиктов уступает разнообразию амфимиктических злаков, доминанты и содоминанты сообществ в равной степени представлены как амфимиктами (14 видов), так и апомиктами (9 видов). Достоверных различий по количеству видов с разными способами семенной репродукции среди доминантов и содоминантов не выявлено ($F = 0,89$ при $p = 0,34$) (см. табл. 2).

Из 160 изученных фитоценозов злаки доминируют в 112 (70 %), из них в 64 (40 %) доминируют амфимикты и в 48 (30 %) – апомикты ($F = 3,09$, различия между показателями статистически не достоверны при $p = 0,079$) (см. табл. 2). Вместе с тем среди изученных фитоценозов преобладают те, в которых апомикты являются содоминантами. Так, апомиктические злаки выступают в качестве содоминантов в 46 (28,7 %) сообществах, а амфимиктические злаки – лишь в 22 (13,7 %) ($F = 9,88$, различия между показателями статистически достоверны при $p = 0,002$) (см. табл. 2).

Для того чтобы определить, существуют ли различия между фитоценозами, в которых доминируют амфимикты, и фитоценозами, в которых доминируют апомиктические злаки, был проведен кластерный анализ с использованием количественного индекса Серенсена – Чекановского и качественного индекса Жаккара (рис. 2).

На дендрограмме, построенной по индексу Серенсена – Чекановского (см. рис. 2, а),



Т а б л и ц а 1
Виды злаков, представленные в изученных фитоценозах

№	Вид	Количество фитоценозов, в которых вид является	
		доминантом	содоминантом
Амфимиктичные виды			
1	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn.	0	0
2	<i>Agropyron desertorum</i> (Fisch. ex Link) Schult.	2	0
3	<i>Agropyron fragile</i> (Roth) P. Candargy	4	0
4	<i>Alopecurus pratensis</i> L.	0	0
5	<i>Bromus riparius</i> (Rehmann) Holub	4	2
6	<i>Bromus squarrosus</i> L.	1	0
7	<i>Bromus tectorum</i> L.	0	0
8	<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	0	0
9	<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	0	0
10	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	0	0
11	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	0	0
12	<i>Elymus repens</i> (L.) Gould	3	2
13	<i>Eremopyrum orientale</i> (L.) Jaub. & Spach	0	0
14	<i>Eremopyrum triticeum</i> (Gaertn.) Nevski	0	0
15	<i>Hordeum brevisubulatum</i> (Haller f.) Koeler	0	0
16	<i>Hordeum jubatum</i> L.	0	0
17	<i>Koeleria macrantha</i> (Ledeb.) Schult.	0	0
18	<i>Leymus paboanus</i> (Claus) Pilg.	4	0
19	<i>Leymus racemosus</i> (Lam.) Tzvelev	0	0
20	<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	0	0
21	<i>Poa annua</i> L.	0	0
22	<i>Poa versicolor</i> Besser	0	0
23	<i>Puccinellia convoluta</i> (Hornem.) Fourr.	0	0
24	<i>Puccinellia dolicholepis</i> (V. I. Krecz.) Pavlov	0	0
25	<i>Secale sylvestre</i> Host	0	4
26	<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. & Schult.	0	0
27	<i>Stipa borysthenica</i> Klokov ex Prokudin	8	2
28	<i>Stipa capillata</i> L.	21	4
29	<i>Stipa dasypylla</i> (Lindem.) Czern. ex Trautv.	1	2
30	<i>Stipa lessingiana</i> Trin. et Rupr.	10	2
31	<i>Stipa pennata</i> L.	4	1
32	<i>Stipa sareptana</i> A. K. Becker	2	1
33	<i>Stipa tirsa</i> Steven	0	0
34	<i>Thinopyrum intermedium</i> (Host) Barkworth & D. R. Dewey	0	1
Бцеро:		64	22
Апомиктичные виды			
1	<i>Agrostis gigantea</i> Roth	0	0
2	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	0	0
3	<i>Anthoxanthum nitens</i> (Weber) Y. Schouten & Veldkamp	0	0
4	<i>Anthoxanthum repens</i> (Host) Veldkamp	0	0
5	<i>Bromus inermis</i> Leyss.	0	0
6	<i>Dactylis glomerata</i> L.	0	0
7	<i>Festuca beckeri</i> (Hack.) Trautv.	13	3
8	<i>Festuca rubra</i> L.	0	0
9	<i>Festuca rupicola</i> Heuff.	0	0
10	<i>Festuca valesiaca</i> Schleich. ex Gaudin	28	26
11	<i>Koeleria glauca</i> (Spreng.) DC.	0	1
12	<i>Koeleria pyramidata</i> (Lam.) P. Beauv.	1	9
13	<i>Lolium arundinaceum</i> (Hack.) G. H. Loos	2	0
14	<i>Poa angustifolia</i> L.	2	5
15	<i>Poa bulbosa</i> L.	0	1
16	<i>Poa compressa</i> L.	1	0
17	<i>Poa pratensis</i> L.	1	0
Бцеро:		48	45

Таблица 2
Представленность амфимиктических и апомиктических видов злаков в изученных фитоценозах

Категория	всего	Количество видов							
		доминантов и содоминантов							
		шт.	%*	шт.	%*	шт.	%*	шт.	%*
Виды злаков	51	100,0		23	45,1	19	37,3	16	31,4
амфимиктические	34	66,7		14	27,5	12	23,5	10	19,6
апомиктические	17	33,3		9	17,6	7	19,6	6	11,8
Критерий Фишера (<i>F</i>) с поправкой Йейтса при сравнении соответствующих показателей		10,04**, <i>p</i> = 0,002		0,89 ^{ns} , <i>p</i> = 0,34		1,04 ^{ns} , <i>p</i> = 0,31		0,07 ^{ns} , <i>p</i> = 0,42	

* Доля апомиктических и амфимиктических видов (%) вычисляли от общего количества видов злаков, встречающихся в фитоценозах (51 вид).

**Различия между показателями достоверны при $p \leq 0,01$.

^{ns} Различия между показателями статистически не достоверны при $p > 0,05$.

разделение на кластеры слабо выражено. Это указывает на значительное флористическое сходство изученных растительных сообществ. Большинство фитоценозов с доминированием апомиктов объединено в две группы (см. рис. 2, а): в первой группе (фитоценозы № 1–26) доминантами и содоминантами являются *Festuca valesiaca*, *Artemisia austriaca*, *Koeleria piramitada*, во второй группе (фитоценозы № 46–89) – *Festuca beckeri*, *Artemisia marschalliana*, *Koeleria glauca*. В первой группе в основном сосредоточены фитоценозы Хвалынского района, где преобладают карбонатные почвы, во второй – фитоценозы Балашовского и Краснокутского районов с песчаными почвами.

На дендрограмме, построенной по индексу Жаккара, растительные сообщества с доминированием апомиктов также не выделяются в отдельный кластер и распределены еще более равномерно (см. рис. 2, б).

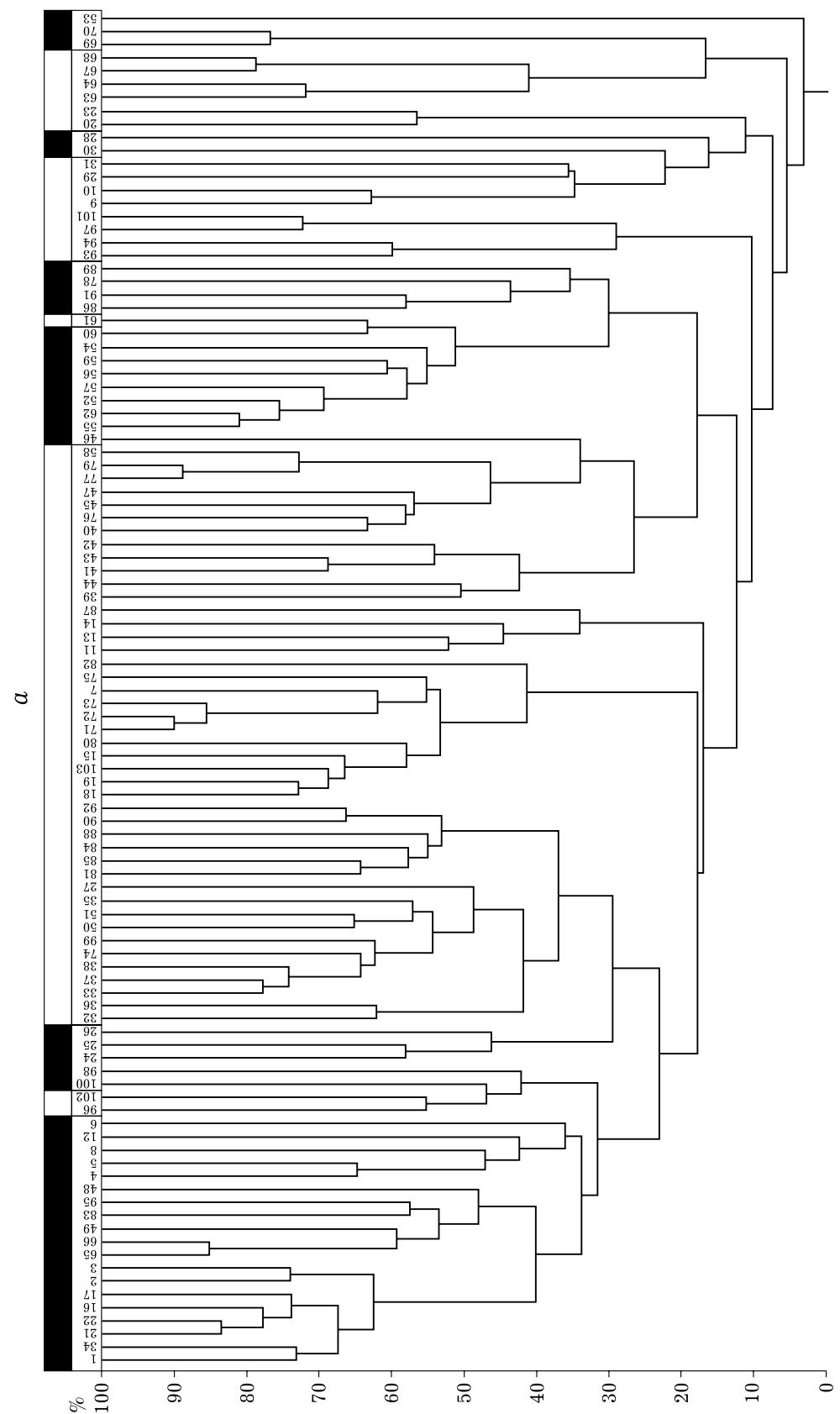
Фитоценозы сравнили между собой по следующим показателям: проективное покрытие вида-доминанта, количество видов в фитоценозе, индекс доминирования Симпсона и индекс разнообразия Шеннона, который одновременно учитывает и видовое богатство фитоценоза (число видов, для сравнения отнесенное к площади в 100 м²), и его выравненность (равномерность распределения видов по их обилию в сообществе). Многомерный исследовательский анализ был исключен из-за выявленной достоверной коррелированности

выбранных показателей, поэтому сравнение двух выборок фитоценозов (А – с доминированием апомиктов; П – с доминированием амфимиктов) проводили по каждому критерию отдельно. Для анализа использовали непараметрическую статистику, так как распределение признаков достоверно отличалось от нормального.

Сравнение выборок по *U*-критерию Манна – Уитни показало, что доминантные апомиктические злаки характеризуются меньшим проективным покрытием по сравнению с доминантными амфимиктическими злаками ($U = 1130,5$ при $p = 0,017$) (рис. 3). Вместе с тем, между фитоценозами с доминированием апомиктов и фитоценозами с доминированием амфимиктов не обнаружено статистически достоверных различий по значениям индекса Шеннона ($U = 1400,5$ при $p = 0,42$), индекса Симпсона ($U = 1516,0$ при $p = 0,90$) и количеству видов в растительном сообществе ($U = 1275,0$ при $p = 0,12$) (см. рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Долгое время утверждения о приуроченности апомиктов к северным широтам и большими высотам не подвергалось должной проверке. S. E. Asker и L. Jerling [1992], ставя под сомнение модель “географического партеногенеза”, утверждали, что количество апомиктических видов увеличивается в северных регионах только по отношению к видам



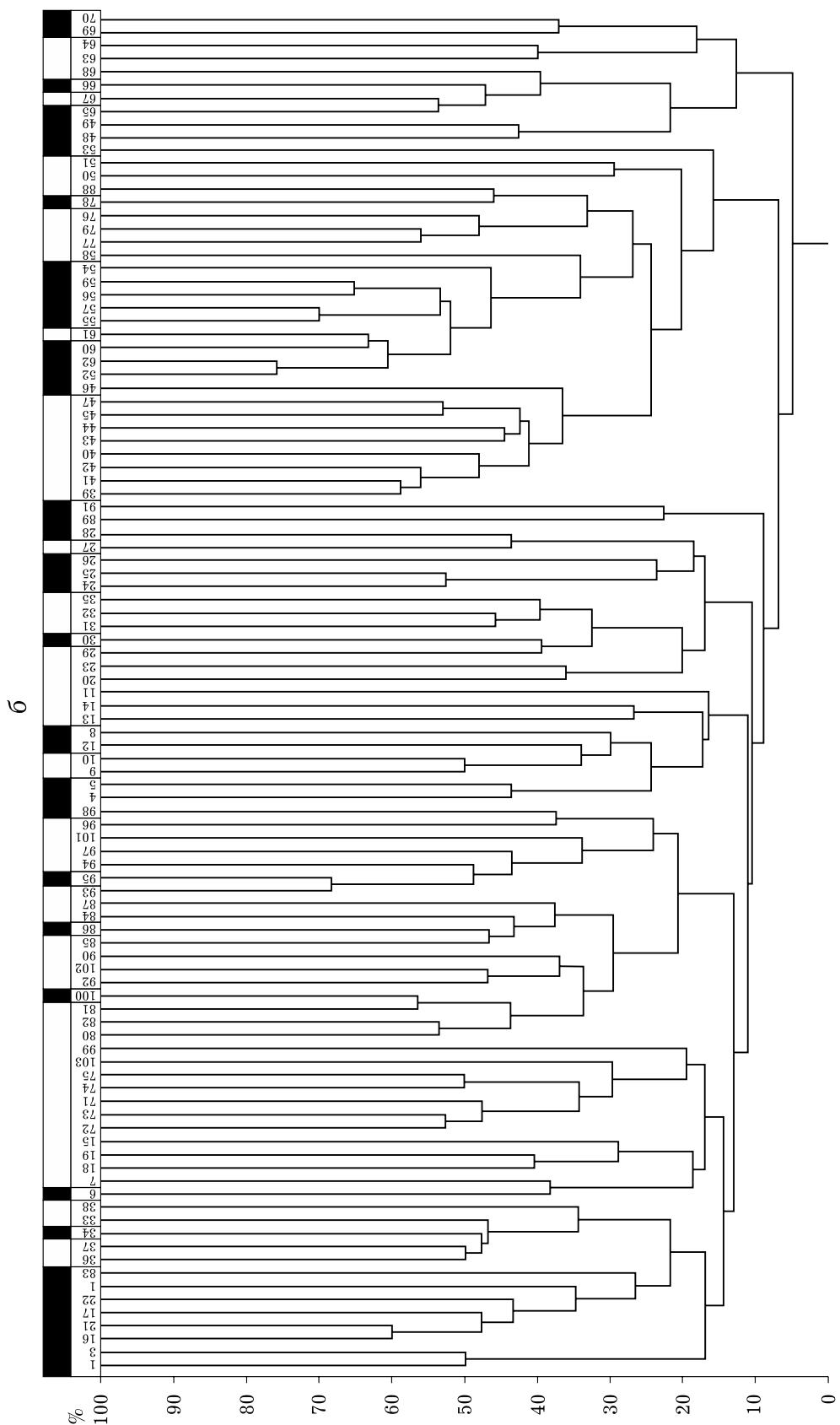


Рис. 2. Дендрограммы сходства фитоценозов на основе индекса Серенсена – Чекановского (a) и индекса Жаккара (b) (черным выделены номера фитоценозов, в которых доминируют аномиктичные злаки)

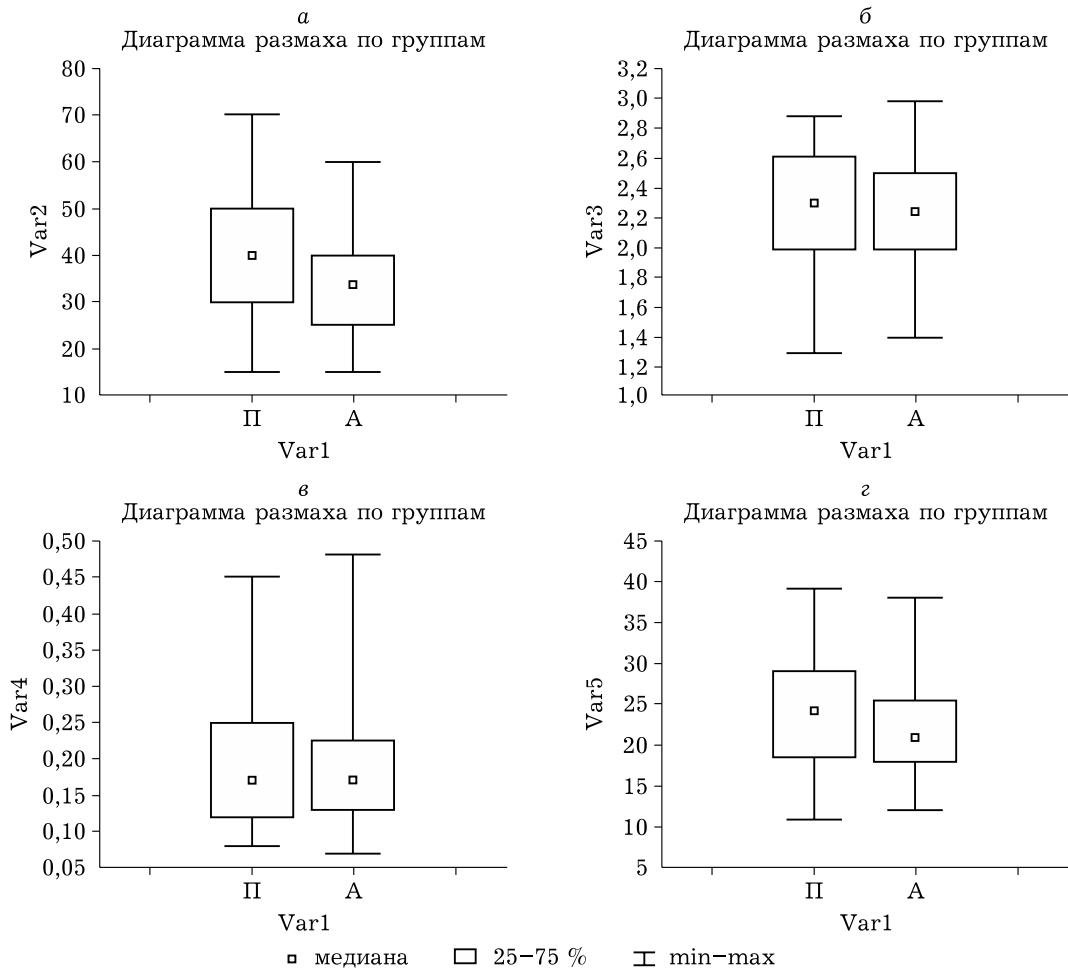


Рис. 3. Результаты сравнительного анализа фитоценозов с доминированием апомиктических злаков (A) и фитоценозов с доминированием амфимиктических (половых) злаков (II): *а* – по проективному покрытию, *б* – по индексу Шеннона; *в* – по индексу Симпсона; *г* – по количеству видов в фитоценозе

конкретной флоры, тогда как в целом обилие апомиктов, напротив, уменьшается в направлении с юга на север. В последние десятилетия выполнено несколько крупных работ по этой проблеме, и их результаты оказались противоречивыми. Положительная корреляция частоты апомиктов и высоты над уровнем моря была установлена Т. Gregor [2013] при проведении статистического анализа встречаемости апомиктических форм в Центральной Европе. Однако исследование растений в Европейских Альпах, проведенное E. Hörandl et al. [2011], продемонстрировало, что апомиксис является довольно редким явлением на большой высоте. Исследование апомиксиса и полиплоидии у *Amelanchier* (Rosaceae), проведенное M. B. Burgess et al. [2014], показало, что количество апомик-

тических видов этого рода увеличивается с повышением географической широты и высоты над уровнем моря только в западной части Северной Америки, тогда как в восточной части материка аналогичной закономерности не наблюдается. Выявленные особенности авторы объясняют тем, что влияние апомиксиса на распределение видов во флоре сложно отделить от действия других экологических и биологических факторов. Например, распределение полиплоидных видов и родственных им диплоидов нередко напоминают распределение апомиктов и их амфимиктических сородичей [Brochmann et al., 2004]. Сравнительный анализ представителей семейства Asteraceae [Кашин и др., 2012] показал, что доли апомиктических видов и родов во флоре Нижнего Поволжья превышают аналогичные показатели для фло-

ры Северо-Западного Кавказа. Было сделано предположение, что на количестве апомиктических видов и родов в большей мере сказывается не высота над уровнем моря, а широтная поясность или аридность климата. V. Brožová et al. [2019] с помощью проточной цитометрии семян проанализировали способ репродукции растений, произрастающих в северо-западной части Гималайских гор на высоте от 2800 до 6160 м над уровнем моря. Из 257 видов лишь 12 (4,7 %) оказались апомиктическими, причем большинство из них принадлежало к таксонам с уже известными апомиктическими формами. Полученные результаты, по мнению авторов [Brožová et al., 2019], отрицают теорию высокой встречаемости апомиктов в высокогорье и могут отражать только тенденцию к апомиксису в рамках отдельных таксономических групп.

Результаты диагностики способа семенной репродукции у злаков флоры Саратовской области [Кайбелева и др., 2022] также оказались достаточно неожиданными, если рассматривать их с позиции теории географического партеногенеза. Саратовская область – крупный регион, расположенный в умеренном климатическом поясе, в средних широтах и главным образом на равнине (самая высокая точка – гора Беленькая, 370 м над уровнем моря, расположена в Хвалынском районе). Согласно теории географического партеногенеза область не относится к районам, благоприятствующим для произрастания апомиктических форм. Тем не менее из 133 видов злаков растения 24 (18,0 %) видов размножаются апомиктически [Кайбелева и др., 2022]. Даже самый подробный список апомиктов не способен в полной мере отразить их вклад в формирование растительного покрова. Во многом он определяется участием видов в сложении фитоценозов. Большинство апомиктических злаков флоры Саратовской области (74 %) имеет статус обыкновенных и нередких для региона [Кайбелева и др., 2022], и в изученных степных и экотонных фитоценозах они широко представлены доминантами и содоминантами. Апомикты не уступают амфимиктам по количеству фитоценозов, в которых доминируют, а по количеству фитоценозов, в которых являются содоминантами, даже превосходят их. Все это свидетельствует о весомом вкладе апомиктических злаков в формировании

степной и экотонной растительности района исследования.

Данные, полученные в ходе сравнительного анализа фитоценозов с участием амфимиктических и апомиктических злаков, не согласуются с представлениями о слабой конкурентной способности апомиктов, позволяющей им выживать только в условиях минимального давления со стороны других видов [van Valen, 1973], иными словами, в фитоценозах с небольшим видовым разнообразием и небольшим общим проективным покрытием. Если бы при апомиксисе существенно снижалась конкурентная способность растений, то либо (1) апомикты полностью отсутствовали бы среди доминантов и содоминантов растительных сообществ, либо (2) фитоценозы с доминированием апомиктов достоверно отличались бы от фитоценозов с доминированием амфимиктических видов по видовому разнообразию и выравненности. Среди изученных степных и экотонных фитоценозов Саратовской области количество растительных сообществ с доминированием апомиктических и амфимиктических злаков было практически одинаковым. При этом между ними отсутствовали достоверные различия по видовому богатству (количеству видов) и выравненности обилия видов (индексам Шеннона и Симпсона). Кроме того, количество изученных фитоценозов с содоминированием апомиктических злаков достоверно превышало количество таковых с содоминированием их амфимиктических сородичей. Все это возможно лишь при условии успешной конкуренции апомиктов с амфимиктами. Доминирование вида в фитоценозе определяется комплексом разных признаков, и способ репродукции здесь, судя по полученным данным, играет не такую значимую роль, какую ему нередко приписывают.

Следует отметить, что репродуктивная стратегия и амфимиктических, и апомиктических доминантных злаков базируется на сочетании вегетативного и семенного размножения. Несомненно, такой альянс выгоден для растений, так как преимущества одного способа размножения могут нивелировать недостатки другого. Если амфимиктические виды располагают двумя способами репродукции (вегетативное и семенное на базе апомиксиса), то в арсенале факультативных апомиктов их три

(вегетативное, семенное на базе амфимиксиса и семенное на базе апомиксиса).

Апомиксис и вегетативное размножение обеспечивают воспроизведение существующих в популяции генотипов, адаптированных к конкретным условиям среды. Унипарентальные (с одним родителем) репродуктивные системы широко распространены среди видов, которые считаются успешными колонизаторами [Грант, 1984; Hao, 2011]. Такие системы не только обеспечивают присутствие комплекса адаптивных генов у всех особей популяции, но и возможность производить потомство в отсутствие мужских особей и независимо от опылителей. Достаточно одного растения, чтобы дать начало новой колонии или даже инвазии. Высоко инвазивное поведение описано у таких апомиктических видов, как *Taraxacum officinale* [Brock et al., 2005], *Hieracium pilosella* [Sailer et al., 2014], *Hypericum perforatum* [Molins et al., 2014], *Bromus inermis* Leyss [Fink, Wilson, 2011] и *Poa pratensis* L. [Printz, Hendrickson, 2015].

Апомиксис и вегетативное размножение не дублируют, а, скорее, дополняют друг друга. Если вегетативное размножение в основном способствует локальному увеличению площади, занимаемой популяцией, то апомиксис может обеспечить расселение растений посредством семян на дальние расстояния.

За счет сохранения при факультативном апомиксисе способности к амфимиксису и перекрестному опылению [Dickinson, Phipps, 1986; Юдакова, Кайбелева, 2015] растения могут производить небольшой процент семян с зиготическими (гибридными) зародышами, генотипы которых отличаются от родительских иным сочетанием генов. Таким образом, вид имеет возможность использовать рекомбинационный потенциал аллогамии для увеличения генотипической изменчивости популяции. Кроме того, производство апомиктами большого количества жизнеспособной пыльцы может способствовать переносу генов апомиксиса как при внутривидовых, так и межвидовых скрещиваниях, создавая предпосылки для гибридогенного происхождения новых апомиктических таксонов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В сложении 160 исследованных степных и экотонных фитоценозов Нижнего Поволжья

(в пределах Саратовской области) участвует 51 вид злаков, среди которых преобладают облигатные амфимикты (66,7%). Вместе с тем доминанты растительных сообществ в равной степени представлены амфимиктическими и апомиктическими видами злаков (14 и 9 соответственно; различия статистически не достоверны, $F = 1,04$ при $p = 0,31$). Количество степных и экотонных фитоценозов с доминированием апомиктов статистически достоверно не отличается от количества фитоценозов с доминированием амфимиктических злаков (48 и 64 соответственно; $F = 3,09$ при $p = 0,079$), а количество фитоценозов, в которых апомикты являются содоминантами, превышает количество растительных сообществ с содоминированием амфимиктов (46 и 22 соответственно; $F = 9,88$ при $p = 0,002$). Фитоценозы с доминированием амфимиктических и апомиктических злаков не различаются по видовому богатству и выравненности обилия видов. Несмотря на то что видовое разнообразие апомиктических злаков значительно уступает видовому разнообразию амфимиктических видов как в целом во флоре Саратовской области, так и в изученных растительных сообществах, успешная конкуренция апомиктов с амфимиктами обуславливает их весомый вклад в сложение степных и экотонных фитоценозов Нижнего Поволжья.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам кафедры ботаники и экологии ФГБОУ ВО “Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского” за оказанные консультации и помочь в определении видовой принадлежности растений.

Вклад авторов

Авторы Э. И. Кайбелева, Е. А. Нющенко, Т. М. Лысенко проводили геоботанические исследования; М. Ю. Воронин осуществлял статистический анализ полученных результатов; О. И. Юдакова планировала и руководила научно-исследовательской работой, обобщала полученные данные, осуществляла написание основного текста статьи. Все авторы участвовали в обсуждении выводов и текста статьи.

Финансирование

Работа выполнена в Саратовском национальном исследовательском государственном университете имени Н. Г. Чернышевского при частичной финансовой поддержке Минобрнауки России в рамках

базовой части государственного задания в сфере научной деятельности по теме “Изучение возможности и способов получения покрытосеменных растений с заданными параметрами системы репродукции” № 6.8789.2017/БЧ, а также бюджетных тем Ботанического института имени В. Л. Комарова РАН, № 121032500047-1, Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского научного центра РАН, № 1021060107217-0-1.6.19, и Тобольской комплексной научной станции Уральского отделения РАН, № 122011800529-3.

Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольятти, 2005. С. 37–67.
- Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдеман Т. Н. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 8. С. 1121–1126.
- Кайбелева Э. И., Юдакова О. И. Апомиктические злаки флоры Саратовской области // Ботан. журн. 2022. Т. 107, № 8. С. 38–52. <https://doi.org/10.31857/S0006813622080087>
- Кашин А. С., Кочанова И. С., Лисицкая Н. М., Березуцкий М. А. Распространение гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флорах Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа // Поволж. экол. журн. 2012. № 1. С. 22–32.
- Миркин Б. М. Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 6. С. 767–776.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа, 2012. 488 с.
- Хохлов С. С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 7–21.
- Цвелеев Н. Н. Злаки. Л., 1976. 788 с.
- Шишканская Н. А., Тырнов В. С. Проблемы эволюционной значимости апомиксиса // Эмбриология растений. Терминология и концепции. Т. 3. СПб., 2000. С. 214–218.
- Шишканская Н. А., Юдакова О. И. Апомиксис и эволюция растений // Изв. Сарат. ун-та. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2009. Т. 9, № 1. С. 55–60.
- Юдакова О. И., Кайбелева Э. И. Соотношение количества пыльцы и семязачатков у дикорастущих злаков с разным способом репродукции // Бюл. Ботан. сада Сарат. ун-та. 2015. Вып. 14. С. 148–155.
- Юдакова О. И., Кайбелева Э. И. Эволюционная роль апомиксиса: гипотеза С. С. Хохлова в свете современных данных // Изв. Сарат. ун-та. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2022. Т. 22, № 1. С. 89–98. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2022-22-1-89-98>
- Юнатов А. А. Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей // Полевая геоботаника. Т. 3. М., 1964. С. 9–36.
- Asker S. E., Jerling L. Apomixis in plants. London: Boca Raton, 1992. 292 p.
- Bierzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 1255–1264. <https://doi.org/10.1007/BF01952068>
- Brochmann C., Brysting A. K., Alsos I. G., Borgen L., Grundt H. H., Scheen A.-C., Elven R. Polyploidy in arctic plants // Biol. J. Linnean Soc. 2004. Vol. 82. P. 521–536. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00337.x>
- Brock M. T., Weinig C., Galen C. A comparison of phenotypic plasticity in the native dandelion *Taraxacum ceratophorum* and its invasive congener *T. officinale* // New Phytol. 2005. Vol. 166, N 1. P. 173–183. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01300.x>
- Brožová V., Koutecký P., Doležal J. Plant apomixis is rare in Himalayan high-alpine flora // Sci. Rep. 2019. Vol. 9. P. 14386. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50907-5>
- Burgess M. B., Cushman K. R., Doucette E. T., Talent N., Frye C. T., Campbell C. S. Effects of apomixis and polyploidy on diversification and geographic distribution in *Amelanchier* (Rosaceae) // Amer. J. Bot. 2014. Vol. 101, N 8. P. 1375–1387. <http://www.jstor.org/stable/43826691>
- Darlington C. D. Recent advances in cytology. London, 1937. 671 p.
- Dickinson T. A., Phipps J. B. Studies in *Crataegus* L. (Rosaceae: Maloideae). The breeding system of *Crataegus crus-galli* sensu lato in Ontario // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73. P. 116–130.
- Fink K. A., Wilson S. D. *Bromus inermis* invasion of a native grassland: Diversity and resource reduction // Botany. 2011. Vol. 89, N 3. P. 157–164. <https://doi.org/10.1139/b11-004>
- Gregor T. Apomicts in the vegetation of Central Europe // Tuexenia. 2013. Vol. 33. P. 233–257.
- Gustafsson A. Apomixis in higher plants // Lunds. Univ. Arsskrift. 1947. Vol. 43, N 69. P. 1–370.
- Hao J. H. A test of Baker’s law: breeding systems of invasive species of Asteraceae in China // Biol. Invas. 2011. Vol. 13, N 3. P. 571–580. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9850-4>
- Hojsgaard D., Klatt S., Baier R., Carman J. G., Hörandl E. Taxonomy and biogeography of apomixis in angiosperms and associated biodiversity characteristics // Crit. Rev. Plant Sci. 2014. Vol. 33, N 5. P. 414–427. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.898488>
- Hörandl E., Hojsgaard D. The evolution of apomixis in angiosperms: a reappraisal // Plant Biosystems. 2012. Vol. 46, N 3. P. 681–693. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.716795>
- Hörandl E., Dobeš C., Suda J., Vit P., Urfus T., Temsch E. M., Cosendai A.-C., Wagner J., Ladinig U. Apomixis is not prevalent in subnival to nival plants of the European Alps // Ann. Bot. 2011. Vol. 108, N 2. P. 381–390. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr142>
- Kearney M. Hybridization, glaciations and geographical parthenogenesis // Trends Ecol. and Evolut. 2005. N 20. P. 495–502. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.005>

- Kondrashov A. S. Selection against harmful mutations in large sexual and asexual populations // *Genet. Res.* 1982. Vol. 40, N 3. P. 325–332. <https://doi.org/10.1017/s0016672300019194>. PMID:7160619
- Kondrashov A. S. Muller's ratchet under epistatic selection // *Genetics*. 1994. Vol. 136, N 4. P. 1469–1473. <https://doi.org/10.1093/genetics/136.4.1469>
- Lynch M. Destabilizing hybridization, general-purpose genotypes and geographic parthenogenesis // *Quart. Rev. Biol.* 1984. Vol. 59, N 3. P. 257–290. <https://www.jstor.org/stable/2827008>
- Molins M., Corral J. M., Aliyu O. M., Koch M., Betzin A., Maron J., Sharbel T. Biogeographic variation in genetic variability, apomixis expression and ploidy of St. John's wort (*Hypericum perforatum*) across its native and introduced range // *Ann. Bot.* 2014. Vol. 113, N 3. P. 417–427. <https://doi.org/10.1093/aob/mct268>
- Muller H. J. The relation between recombination to mutational advance // *Mutational Research*. 1964. Vol. 106, N 1. P. 2–9. [https://doi.org/10.1016/0027-5107\(64\)90047-8](https://doi.org/10.1016/0027-5107(64)90047-8)
- Printz J. L., Hendrickson J. R. Impacts of kentucky bluegrass invasion (*Poa pratensis* L.) on ecological processes in the Northern Great Plains // *Rangelands*. 2015. Vol. 37, N 6. P. 226–232. <https://doi.org/10.1016/j.rala.2015.10.006>
- Richards A. J. *Plant breeding*. London, 1997. 200 p.
- Sailer Ch., Schmid B., Stöcklin J., Grossniklaus U. Sexual *Hieracium pilosella* plants are better inter-specific, while apomictic plants are better intra-specific competitors // *Perspect. in Plant Ecol. Evolut. and Systemat.* 2014. Vol. 16, N 2. P. 43–51. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.01.001>
- Stebbins G. L. *Variation and evolution in plants*. N. Y., 1950. 643 p.
- The Wold checklist of Vascular Plants (WCVP). 2022. <https://wcvp.science.kew.org> (Accessed 05.02.2022).
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Büttmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. International code of phytosociological nomenclature. 4th edn // *Appl. Veget. Sci.* 2021. Vol. 24. P. e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>
- van Dijk P. J. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla* // *Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2003. Vol. 358, N 1434. P. 1113–1121. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1302>
- van Valen L. A new evolutionary law // *Evol. Theor.* 1973. N 1. P. 1–30.
- Vandel A. La parthenogénèse géographique. Contribution à l'étude biologique de la parthenogénèse naturelle // *Bull. Biologique de la France et de la Belgique*. 1928. N 62. P. 164–182.
- Vandel A. La parthénogénèse géographique. IV. Polyploidie et distribution géographique // *Bull. Biologique de la France et de la Belgique*. 1940. N 74. P. 94–100.

Participation of apomictic cereals in composition of steppe and ecotone phytocenoses in the north of the Lower Volga region

O. I. YUDAKOVA¹, E. I. KAYBELEVA¹, E. A. NYUSHCHENKO¹, T. M. LYSENKO^{2, 3, 4}, M. Yu. VORONIN¹

¹*Saratov State University
83, Astrakhanskaya str., Saratov, 410012, Russia
E-mail: yudakova@info.sgu.ru*

²*Komarov Botanical Institute of RAS
2, Profesora Popova str., St. Petersburg, 197376, Russia*

³*Institute of Ecology of the Volga Basin of RAS —
Branch of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences
10, Komzina str., Tolyatti, 445003, Russia*

⁴*Tobolsk Complex Scientific Station of the Ural Branch of RAS
15, Academika Yu. Osipova str., Tobolsk, 626152, Russia*

A geobotanical analysis of 160 steppe and ecotone plant communities with the participation of cereals in the north of the Lower Volga region (within the Saratov region) was carried out. The species diversity of apomictic cereals is significantly inferior to the diversity of their amphymictic relatives in the flora of the region and in the studied phytocenoses (24 apomictic and 109 amphymictic species in the flora; 17 and 34 species in the phytocenoses, respectively). At the same time, the dominants of the studied communities are equally represented by both amphymictic (14 species) and apomictic cereals (9 species). It was established that cereals with amphymictic mode of reproduction dominate in 64 phytocenoses, apomictic cereals dominate in 48 ones. The number of phytocenoses in which apomicts are codominants significantly exceeds the number of plant communities with amphymixis codominance (46 and 22, respectively). The studied plant communities are similar in species richness and evenness. The obtained data indicate successful competition between apomictic cereals and amphymixis and their significant contribution to the composition of steppe and ecotone phytocenoses in the northern Lower Volga region.

Key words: apomixis, amphymixis, phytocenosis, plant communities, cereals, Poaceae.