



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2025. Т. 25, вып. 4. С. 447–453

Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology, 2025, vol. 25, iss. 4, pp. 447–453

<https://ichbe.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2025-25-4-447-453>, EDN: YYMQXR

Научная статья

УДК 581.3+631.52

Апомиксис у *Anthoxanthum nitens* и *A. repens* (Poaceae L.) флоры Саратовской области



Э. И. Кайбелева, О. И. Юдакова

Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

Кайбелева Эльмира Исмаиловна, кандидат биологических наук, доцент кафедры генетики, kaybeleva-elmira@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4986-5449>

Юдакова Ольга Ивановна, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой генетики, yudakovaoi@info.sgu.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1391-6803>

Аннотация. В статье представлены результаты цитоэмбриологического анализа четырех ценопопуляций двух видов *Anthoxanthum* L. из флоры Саратовской области: *A. nitens* (Weber) Y.Schouten & Veldkamp и *A. repens* (Host) Veldkamp. У растений обоих видов зарегистрированы эмбриологические признаки апоспории Hieracium-типа и псевдогамии: присутствие в одном семязачатке нескольких восьмиядерных семиклеточных зародышевых мешков и развитие зародыша в неоплодотворенных мегагаметофитах с интактными полярными ядрами. Наряду с зародышевыми мешками типичного строения были обнаружены характерные для апомиктических злаков мегагаметофиты с различными структурными аномалиями (трехя яйцеклеткоподобными синергидами, отсутствием отдельных элементов зародышевого мешка). Несмотря на высокое качество пыльцы и формирование в семязачатках жизнеспособных мегагаметофитов, растения *A. nitens* завязывали единичные семена. Обсуждаются возможные причины низкой семенной продуктивности данных растений.

Ключевые слова: способ размножения, апомиксис, амфимиксис, апоспория, псевдогамия, Poaceae, P/O ratio

Для цитирования: Кайбелева Э. И., Юдакова О. И. Апомиксис у *Anthoxanthum nitens* и *A. repens* (Poaceae L.) флоры Саратовской области // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2025. Т. 25, вып. 4. С. 447–453. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2025-25-4-447-453>, EDN: YYMQXR

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

Apomixis in *Anthoxanthum nitens* and *A. repens* (Poaceae L.) in the Saratov region flora

E. I. Kaybeleva, O. I. Yudakova

Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

Elmira I. Kaybeleva, kaybeleva-elmira@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4986-5449>

Olga I. Yudakova, yudakovaoi@info.sgu.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1391-6803>

Abstract. The article presents the results of cytoembryological analysis of four cenopopulations of two *Anthoxanthum* L. species from the flora of the Saratov region: *A. nitens* (Weber) Y.Schouten & Veldkamp and *A. repens* (Host) Veldkamp. Embryological characters of Hieracium-type apospory and pseudogamy were recorded in plants of both species: (1) formation of several eight-nucleate seven-celled embryo sacs in the ovule; (2) development of the proembryo in unfertilized megagametophytes with intact polar nuclei. Megagametophytes with structural anomalies characteristic of apomicts were also found (embryo sacs with three polar nuclei, with egg-like synergids or with the absence of individual elements). Despite high-quality pollen and the formation of viable megagametophytes in the ovules, the *A. nitens* plants produced only a few seeds. Possible reasons for the low seed production of these plants are discussed.

Key words: mode of reproduction, apomixis, amphimixis, apospory, pseudogamy, Poaceae, P/O ratio

For citation: Kaybeleva E. I., Yudakova O. I. Apomixis in *Anthoxanthum nitens* and *A. repens* (Poaceae L.) in the Saratov region flora. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2025, vol. 25, iss. 4, pp. 447–453 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2025-25-4-447-453>, EDN: YYMQXR

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)



Введение

У покрытосеменных растений семенное размножение может реализовываться как посредством амфимиксиса, когда развитие зародыша и эндосперма происходит в результате двойного оплодотворения, так и апомиксиса, в основе которого лежит партеногенез – развитие яйцеклетки без оплодотворения [1]. Альтернативные пути инициации эмбрионального развития (оплодотворение и партеногенез) определяют разную генотипическую структуру зародышей: гибридную – при амфимиксисе и материнского типа – при апомиксисе, что, в свою очередь, наделяет будущие поколения разными адаптивными и эволюционными возможностями [2, 3]. В связи с этим определение типа семенного размножения важно не только для правильного планирования селекционно-генетических работ и природоохранных мероприятий, но и для решения ряда теоретических вопросов, касающихся, например, механизмов видеообразования и направлений эволюции.

В системе покрытосеменных растений апомиктические виды распределены неравномерно. В одних таксонах они крайне редки, либо вообще отсутствуют, в других – встречаются с повышенной частотой [1, 4]. К лидерам по количеству апомиктов относится семейство Poaceae L. – одно из наиболее крупных среди цветковых растений, объединяющее более 11000 видов [5]. По разным оценкам в нем насчитывается около 200–300 апомиктических видов [4, 6, 7]. Эти цифры далеко неокончательные, поскольку у многих представителей семейства способ семенной репродукции до сих пор не изучался, либо были проанализированы единичные растения или отдельные локальные популяции. Из-за факультативного характера и тесной связи апомиксиса с полиплоидией в пределах одного апомиктического вида могут встречаться растения и даже целые популяции с половым способом репродукции, поэтому для констатации наличия или отсутствия у вида апомиксиса желательно использовать популяционный подход, т. е. изучать репрезентативную выборку растений нескольких популяций.

Несмотря на то что к настоящему времени разработаны разные методы выявления апомиксиса у растений [8], одним из наиболее информативных до сих пор остаётся цитоэмбриологический анализ женской генеративной

сферы. Целью данного исследования стала диагностика способа семенной репродукции у двух видов *Anthoxanthum* L. из флоры Саратовской области: *A. nitens* (Weber) Y.Schouten & Veldkamp и *A. repens* (Host) Veldkamp.

Материалы и методы

Объектами исследования послужили растения *A. nitens*, произрастающие на о. Чардымский (Воскресенский район, пойма р. Волги), и трех ценопопуляций *A. repens* из следующих местообитаний: 1) Саратовский район (окрестности г. Саратова, лесостепной участок); 2) Воскресенский район (о. Чардымский, пойма р. Волги); 3) Краснокутский район (степной участок). Видовую принадлежность растений определяли по Н. Н. Цвелееву [9]. Названия видов и их авторы приведены в соответствии с «The World checklist of Vascular Plants (WCVP) (<https://wcvp.science.kew.org>). В каждой популяции в разгар цветения проводили сбор и однократную фиксацию ацетоалкоголем (3:1) соцветий 10–15 растений. Из зафиксированных цветков приготавливали препараты пыльников и семязачатков с использованием метода просветления растительных тканей [10, 11], которые анализировали с помощью микроскопа «AxioStar Plus» (C. Zeiss, Германия) в фазово-контрастном режиме.

Результаты и их обсуждение

У растений всех изученных ценопопуляций *A. repens* были обнаружены цитоэмбриологические признаки апомиксиса. В зрелых семязачатках с высокой частотой наблюдалось формирование нескольких зародышевых мешков (табл. 1, рисунок, а). Они содержали яйцеклетку, две синергиды, антипodalный комплекс и центральную клетку с двумя полярными ядрами. Для видов с одноклеточным археспорием присутствие в семязачатке нескольких биполярных восьмиядерных семиклеточных мегагаметофитов является диагностическим признаком апомиксии Hieracium-типа [12]. При данном типе апомиксиса наряду с эуспорическими зародышевыми мешками развиваются один или несколько нередуцированных женских гаметофитов из соматических клеток нуцеллуса в результате трех последовательных митотических делений [13].

Таблица 1 / Table 1

Структура семязачатков и зародышевых мешков *Anthoxanthum repens* и *A. nitens*
Structure of ovules and embryo sacs in *Anthoxanthum repens* and *A. nitens*

Место сбора материала / Place of collection of material	Количество семязачатков / Number of ovules			Количество зародышевых мешков / Number of embryo sacs		
	Всего, шт. / Total number, psc	С апоспорическими инициалами, % / With aposporous initials, %	С несколькими зародышевыми мешками, % / With multiple embryo sacs, %	Всего, шт. / Total number, psc	Аномального строения, % / Abnormal structure, %	С проэмбрио и полярными ядрами, % / With proembryo and polar nuclei, %
<i>A. repens</i>						
Саратовский район / Saratov district	80	0,0	25,0	105	7,6	15,2
Воскресенский район / Voskresensky district	60	3,3	18,3	72	5,5	2,7
Краснокутский район / Krasnokutsky district	71	0,0	38,0	98	3,0	1,0
<i>A. nitens</i>						
Воскресенский район / Voskresensky district	91	4,4	16,5	107	5,6	0,9



Семязачатки с двумя зародышевыми мешками: *a* – один зародышевый мешок (слева) нормального строения, другой пятиклеточный (справа) содержит яйцеклетку, одно полярное ядро и три антипода (*A. repens*), *b* – в одном зародышевом мешке (слева) отсутствуют синергиды, в другом (справа) присутствует двухклеточный проэмбрио, интактные полярные ядра и антиподы (*A. nitens*)

Figure. Ovules with two embryo sacs: *a* – one embryo sac (on the left) has a normal structure, the other is five-celled (on the right) and contains an egg cell, one polar nucleus and three antipodes (*A. repens*), *b* – one embryo sac (on the left) lacks synergids, the other (on the right) contains a two-celled proembryo, intact polar nuclei and antipodes (*A. nitens*)



В семязачатках без признаков проникновения в них пыльцевых трубок были обнаружены неоплодотворенные зародышевые мешки с проэбрио и интактными полярными ядрами (см. табл. 1). Опережающий эмбриогенез, или преждевременная эмбриония – явление, присущее исключительно псевдогамным апомиктам, у которых зародыш развивается партеногенетически, а эндосperm – в результате оплодотворения центральной клетки.

Кроме зародышевых мешков типичного строения были зарегистрированы мегагаметофиты со структурными аномалиями (см. табл. 1), что часто встречается у апомиктических растений [14]. У *A. repens* аномальные зародышевые мешки, как правило, содержали дополнительные полярные ядра, в единичных случаях в них отсутствовали антиподы или синергиды (см. рисунок, а).

Растения островной популяции *A. nitens* были зафиксированы на более ранней стадии развития. В связи с этим в исследованных семязачатках были обнаружены не только зрелые множественные мегагаметофиты, но и апоспорические инициали – крупные вакуолизированные клетки нутеллуса, из которых образуются апоспорические зародышевые мешки. Частота женских гаметофитов с атипичной структурой составила 5,6% (см. табл. 1).

Также как у *A. repens*, гаметофитные аномалии в основном были представлены дополнительными полярными ядрами или отсутствием некоторых элементов зародышевого мешка (см. рисунок, б).

Из-за того что соцветия были зафиксированы в начале цветения, лишь в одном случае было зарегистрировано развитие зародыша при интактных полярных ядрах, свидетельствующее о псевдогамии, которая ранее неоднократно была описана у *A. nitens* в популяциях Северной Америки, Западной Европы и Великобритании [15, 16]. Косвенным подтверждением наличия псевдогамии у изученных нами растений могут служить следующие факты. На острове Чардымский *A. nitens* представлен несколькими небольшими ценопопуляциями, занимающими площадь не более 50 кв. м, расположенными на расстоянии более 0,5 км друг от друга и разделенными полосой леса. Учитывая, что *A. nitens* является длиннокорневищным злаком, не исключено, что в таких локальных ценопопуляциях все наземные побеги могут быть образованы одной особью. В год наблюдения растения этих ценопопуляций завязывали единичные семена [17], несмотря на то, что подавляющее большинство мегагаметофитов (см. табл. 1) и около 80% пыльцы в пыльниках имели нормальное строение (табл. 2).

Таблица 2 / Table 2

**Морфометрические показатели генеративных структур
*Anthoxanthum nitens***
Morphometric indices of generative structures of *Anthoxanthum nitens*

Показатель / Indicator	Значение / Value
Средняя степень дефектности пыльцы, % / Average pollen defect rate, %	20,5
Средний диаметр пыльцевых зерен, мкм / Average pollen grain diameter, μm	26,87 \pm 1,49
Среднее количество пыльцы в пыльнике, шт. / Average pollen count per anther, pcs.	2023 \pm 189
Количество тычинок в цветке*, шт. / Number of stamens per flower*, pcs.	8
Количество семязачатков в цветке, шт. / Number of ovules per flower, pcs.	1
Среднее значение P/O, абс.ч. / Average P/O ratio, abs.	30345

Примечание. *В колосках присутствуют два мужских цветка с тремя тычинками и один обоеполый с двумя тычинками. Тычинки из мужских и женских цветков содержат разное количество пыльцы.

Note. *The spikelets contain two male flowers with three stamens and one bisexual flower with two stamens. The stamens from the male and female flowers contain different amounts of pollen.

Определение соотношения количества пыльцевых зерен к количеству семязачатков (P/O ratio) показало, что его значение (30345) лежит в диапазоне, характерном для облигатных аллогам [18]. Если локальные ценопопуляции представлены одним вегетативно размножающимся растением, а погодные условия и рельеф местности не благоприятствуют перекрестному опылению, то из-за самонесовместимости завязи могут оставаться неопыленными, а центральные клетки зародышевых мешков неоплодотворенными. В отсутствие эндосперма у псевдогамных апомиктов партеногенетические зародыши останавливают свое развитие на глобулярной стадии, зародышевые мешки дегенерируют, и семена не завязываются [19]. При изучении нескольких псевдогамных апомиктических клонов *A. nitens* из Шотландии C. Ferris с соавторами также выявили низкую семенную продуктивность растений (2%), которую они объяснили сочетанием самонесовместимости и ограниченного количества совместимых пар в исследованном материале [20].

Существует мнение, что переход перекрестноопыляемых растений с амфимиксиса на апомиксис сопровождается нарушением самонесовместимости с последующим переходом на автогамию [21]. Судя по всему, у апомиктического *A. nitens* такого перехода не произошло, и растения сохранили самонесовместимость и свойственные облигатным аллогамам высокие затраты на опыление, о чем свидетельствует большое значение Р/О (см. табл. 2).

Следует отметить, что в отличие от *A. repens*, который типичен для флоры Саратовской области, *A. nitens* встречается очень редко. В последних списках флоры его нахождение в Саратовской области либо ставилось под сомнение [22, 23], либо вообще исключалось [24]. *A. nitens* – корневищная многолетняя трава преимущественно северных широт. Ее экспансии в другие регионы может препятствовать наряду с другими факторами облигатная алломания, клonalность и низкая семенная продуктивность.

Заключение

Род *Anthoxanthum* относительно небольшой, в нем выделяют 52 вида, среди которых есть хорошо обособленные диплоиды и полиплоиды разного уровня (от 4 до 12x) [25]. Род довольно сложен в систематическом отношении из-за ряда особенностей биологии его представителей [25]. С учетом полученных нами данных можно

констатировать наличие апомиксиса у 8 видов этого рода: *A. australe* (= *Hierochloe australis* (Schrader) Roemer Schultes) [26], *A. glabrum* (= *H. glabra* Trin. s. l.) [27, 28], *A. monticola* (= *H. alpina* (Willd.) [29, 30], *A. nitens* (= *H. odorata* (L.) Beauv, *H. hirta* (Schrank) Borbas) [15, 16], *A. odoratum* [31], *A. repens* (= *H. repens* (Host) Beauv.) [28], *A. submuticum* (F.Muell.) Veldkamp (= *H. monticola* Mez) [30], *A. wendelboi* (G. Weim.) Veldkamp (= *H. wendelboi* G.Weim.) [4]. Всем им, за исключением *A. submuticum* [30], присуща апоспория Hieracium-типа и псевдогамия. Следует отметить, что *A. nitens* и *A. repens*, как и ранее изученный нами вид *A. glabrum* [27, 28], характеризуются не только одинаковым типом апомиксиса, но и сходным спектром гаметофитных аномалий, среди которых особого внимания заслуживает формирование зародышевых мешков с недостающими элементами. Такие аномалии являются следствием сокращения числа митотических делений в ходе мегагаметофитогенеза. Образование апоспорических четырехядерных зародышевых мешков в результате двух митотических делений типично для апомиктических форм вышестоящих по сравнению с *Anthoxanthum* таксонов злаков, таких как *Panicum*, *Setaria* и *Echinochloa* [4]. Образование малоклеточных мегагаметофитов у вышеперечисленных видов *Anthoxanthum* может быть отражением эволюционной тенденции к уменьшению числа элементов зародышевого мешка за счет сокращения числа митозов при его формировании.

Список литературы

1. Asker S. E., Jerling L. Apomixis in plants. Berlin : Boca Raton, 1992. 292 p.
2. Грант В. Видообразование у растений. М. : Мир, 1984. 528 с.
3. Hojsgaard D., Klatt S., Baier R., Carman J. G., Hörandl E. Taxonomy and biogeography of apomixis in angiosperms and associated biodiversity characteristics // CRC Crit. Rev. Plant Sci. 2014. Vol. 33, № 5. P. 414–427. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.898488>
4. Hojsgaard D., Pullaiah T. Apomixis in Angiosperms: Mechanisms, occurrences, and biotechnology. CRC Press, 2023. 269 p. <https://doi.org/10.1201/9781003088561>
5. Цвелев Н. Н., Пробатова Н. С. Злаки России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2019. 646 с.
6. Pullaiah T., Febulaus G. N. V. Embryology and apomixis in Grasses. New Delhi : Regency Publications, 2000. 258 p.



7. Юдакова О. И., Кайбелева Э. И. Гаметофитный апомиксис в семействе Poaceae // Бот. журнал. 2025. № 11. С. 1043–1080.
8. Naumova T. N. Apomixis in tropical fodder crops: Cytological and functional aspects // Euphytica. 1997. № 96. Р. 93–99. <https://doi.org/10.1023/A:1002909110354>
9. Цвелеев Н. Н. Злаки. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 788 с.
10. Herr Jm. J. M. A new clearing-squash technique for study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 20, № 8. P. 785–790.
11. Юдакова О. И. Методы микроскопического анализа в ботанике : учеб.-метод. пособие / Сарат. нац. исслед. гос. ун-т им. Н. Г. Чернышевского. Саратов, 2023. 60 с. <https://doi.org/10.18500/978-5-292-04839-8>
12. Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 1978. 224 с.
13. Crane C. F. Classification of apomictic mechanisms // The flowering of apomixis: From mechanisms to genetic engineering. Mexico. D.E. CIMMYT. IRD. European Commission OC VI (FAIR), 2001. Р. 24–34.
14. Юдакова О. И. Аномалии развития женского гаметофиита у апомиктических форм мятыников // Онтогенез. 2009. Т. 40, № 3. С. 38–46.
15. Weimarck G. Variation and taxonomy of *Hierochloë* (Gramineae) in Northern hemisphere // Bot. Notiser. 1971. № 124. Р. 129–175.
16. Norstog K. Apomixis and polyembryony in *Hierochloë odorata* // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50, № 8. P. 815–821. <https://doi.org/10.2307/2440200>
17. Кайбелева Э. И., Архипова Е. А., Юдакова О. И. К вопросу о произрастании злаковки душистой (*Hierochloë odorata* (L.) Wahl., Poaceae) в Саратовской области // Бюл. Бот. сада Сарат. ун-та. 2016. Т. 14, вып. 1. С. 28–32.
18. Cruden R. W. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. 1977. Vol. 31. P. 32–46.
19. Юдакова О. И., Шакина Т. Н., Кайбелева Э. И. Цитоэмбриологические особенности развития эндосперма при апомиксисе у некоторых видов рода *Poa* (Poaceae) // Бот. журн. 2018. Т. 103, № 7. С. 908–918. <https://doi.org/10.7868/S0006813618070049>
20. Ferris C., Callow R., Gray A. Mixed first and second division restitution in male meiosis of *Hierochloë odorata* (L.) Beauv (Holy Grass) // Heredity. 1992. Vol. 69. P. 21–31. <https://doi.org/10.1038/hdy.1992.90>
21. Hörandl E. The evolution of self-fertility in apomictic plants // Sex Plant Reprod. 2010. Vol. 23, № 1. P. 73–86. <https://doi.org/10.1007/s00497-009-0122-3>
22. Флора Нижнего Поволжья / под общ. ред. А. К. Скворцова. Т. 1. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 435 с.
23. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. Изд. 11-е. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. 635 с.
24. Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов : ИЦ «Наука», 2008. 232 с.
25. Тихомиров В. Н. Морфологическая изменчивость *Hierochloë repens* (Host) P. Beauv. s. l. (Poaceae) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2010. Т. 42. С. 30–39.
26. Weimarck G. Apomixis and sexuality in *Hierochloë australis* and swedish *H. odorata* on different polyploid levels // Bot. Notiser. 1967. Vol. 120, № 2. P. 209–235.
27. Шишкинская Н. А., Юдакова О. И. Репродуктивная эмбриология дикорастущих злаков // Известия Саратовского государственного университета. 2001. Сер. Биол., вып. спец. С. 166–175.
28. Юдакова О. И. Апомиктические виды рода *Hierochloë* R. Br. // Бюл. Бот. сада Сарат. ун-та. 2013. № 13. С. 201–208.
29. Weimarck G. Karyotypes and population structure in aneuploid *Hierochloë alpina* ssp. *alpina* (Gramineae) in northern Scandinavia // Hereditas. 1976. № 82. Р. 149–156.
30. Weimarck G. Apomixis and sexuality in *Hierochloë alpina* (Gramineae) from Finland and Greenland and in *Hierochloë monticola* from Greenland // Botaniska Notiser. 1970. Vol. 123, № 4. Р. 495–504.
31. Shanthamma C., Narayan K. N. Studies in Poaceae (Gramineae) // J. Mysore Univ. Sect. B. 1976–1977. Vol. 27. P. 302–305.

References

1. Asker S. E., Jerling L. *Apomixis in plants*. Berlin, Boca Raton, 1992. 292 p.
2. Grant V. *Vidoobrazovaniye u rasteniy* [Speciation in Plants]. Moscow, Mir, 1984. 528 p. (in Russian).
3. Hojsgaard D., Klatt S., Baier R., Carman J. G., Hörandl E. Taxonomy and biogeography of apomixis in angiosperms and associated biodiversity characteristics. *CRC Crit. Rev. Plant Sci.*, 2014, vol. 33, no. 5, pp. 414–427. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.898488>
4. Hojsgaard D., Pullaiah T. *Apomixis in Angiosperms: Mechanisms, occurrences, and biotechnology*. CRC Press, 2023. 269 p. <https://doi.org/10.1201/9781003088561>
5. Tsvelev N. N., Probatova N. S. *Zlaki Rossii* [Cereals of Russia]. Moscow, KMK Scientific Press, 2019. 646 p. (in Russian).
6. Pullaiah T., Febulaus G. N. V. *Embryology and apomixis in Grasses*. New Delhi, Regency Publications, 2000. 258 p.
7. Yudakova O. I., Kaybeleva E. I. Gametophytic apomixis in the Poaceae. *Bot. zhurnal*, 2025, no. 11, pp. 1043–1080 (in Russian).
8. Naumova T. N. Apomixis in tropical fodder crops: Cytological and functional aspects. *Euphytica*, 1997, no. 96, pp. 93–99. <https://doi.org/10.1023/A:1002909110354>
9. Tsvelev N. N. *Zlaki* [Cereals]. Leningrad, Nauka. Leningr. otd-nie, 1976. 788 p. (in Russian).

10. Herr Jm. J. M. A new clearing-squash technique for study of ovule development in angiosperms. *Amer. J. Bot.*, 1971, vol. 20, no. 8, pp. 785–790.
11. Yudakova O. I. *Metody mikroskopicheskogo analiza v botanike* [Methods of microscopic analysis in botany]. Saratov, Saratov State University Publ., 2023. 60 p. (in Russian). <https://doi.org/10.18500/978-5-292-04839-8>
12. Khokhlov S. S., Zaitseva M. I., Kupriyanov P. G. *Vyyavleniye apomiktichnykh form vo flore tsvetkovykh rasteniy SSSR* [Identification of apomictic forms in the flora of flowering plants of the USSR]. Saratov, Saratov State University Publ., 1978. 224 p. (in Russian).
13. Crane C. F. Classification of apomictic mechanisms. *The flowering of apomixis: From mechanisms to genetic engineering*. Mexico. D.E., CIMMYT. IRD., European Commission OC VI (FAIR), 2001, pp. 24–34.
14. Yudakova O. I. Abnormalities of female gamophyte development in apomictic bluegrass forms. *Russian Journal of Developmental Biology*, 2009, vol. 40, no. 3, pp. 150–156. <https://doi.org/10.1134/S1062360409030035>
15. Weimarck G. Variation and taxonomy of *Hierochloë* (Gramineae) in Northern hemisphere. *Bot. Notiser*, 1971, no. 124, pp. 129–175.
16. Norstog K. Apomixis and polyembryony in *Hierochloë odorata*. *Amer. J. Bot.*, 1963, vol. 50, no. 8, pp. 815–821. <https://doi.org/10.2307/2440200>
17. Kaybeleva E. I., Arkhipova E. A., Yudakova O. I. On the growth of sweet grass (*Hierochloë odorata* (L.) Wahl., Poaceae) in the Saratov region. *Bulletin of the Botanical Garden of Saratov University*, 2016, vol. 14, no. 1, pp. 28–32 (in Russian).
18. Cruden R. W. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 1977, vol. 31, pp. 32–46.
19. Yudakova O. I., Shakina T. N., Kaybeleva E. I. Cytoembryological features of endosperm development during apomixis in some species of the genus *Poa* (Poaceae). *Bot. Journal*, 2018, vol. 103, no. 7, pp. 908–918 (in Russian). <https://doi.org/10.7868/S0006813618070049>
20. Ferris C., Callow R., Gray A. Mixed first and second division restitution in male meiosis of *Hierochloë odorata* (L.) Beauv (Holy Grass). *Heredity*, 1992, vol. 69, pp. 21–31. <https://doi.org/10.1038/hdy.1992.90>
21. Hörndl E. The evolution of self-fertility in apomictic plants. *Sex Plant Reprod*, 2010, vol. 23, no. 1, pp. 73–86. <https://doi.org/10.1007/s00497-009-0122-3>
22. *Flora Nizhnego Povolzhya. Pod obshch. red. A. K. Skvorzova. T. 1* [Skvorzov A. K., total ed. Flora of the Lower Volga region. Vol. 1]. Moscow, KMK Scientific Press, 2006. 435 p. (in Russian).
23. Mayevskiy P. F. *Flora sredney polosy yevropeyskoy chasti Rossii* [Flora of the central zone of the European part of Russia]. Moscow, KMK Scientific Press, 2014. 635 p. (in Russian).
24. Elenevskiy A. G., Bulaniy Yu. I., Radygina V. I. *Konспект flory Saratovskoy oblasti* [Abstract of the flora of the Saratov region]. Saratov, ITs “Nauka”, 2008. 232 p. (in Russian).
25. Tikhomirov V. N. Morphological diversity in the *Hierochloë repens* (Host) P. Beauv. s. l. (Poaceae) in the Eastern Europe. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*, 2010, vol. 42, pp. 30–39 (in Russian).
26. Weimarck G. Apomixis and sexuality in *Hierochloë australis* and swedish *H. odorata* on different polyploid levels. *Bot. Notiser*, 1967, vol. 120, no. 2, pp. 209–235.
27. Shishkinskaya N. A., Yudakova O. I. Reproductive embryology of wild cereals. *Izvestiya of Saratov State University*, 2001, ser. Biol., iss. sp., pp. 166–175 (in Russian).
28. Yudakova O. I. Apomictic species of the genus *Hierochloë* R. Br. *Bulletin of the Botanical Garden of Saratov University*, 2013, no. 13, pp. 201–208 (in Russian).
29. Weimarck G. Karyotypes and population structure in aneuploid *Hierochloë alpina* ssp. *alpina* (Gramineae) in northern Scandinavia. *Hereditas*, 1976, no. 82, pp. 149–156.
30. Weimarck G. Apomixis and sexuality in *Hierochloë alpina* (Gramineae) from Finland and Greenland and in *Hierochloë monticola* from Greenland. *Botaniska Notise*, 1970, vol. 123, no. 4, pp. 495–504.
31. Shanthamma C., Narayan K. N. Studies in Poaceae (Gramineae). *J. Mysore Univ. Sect. B*, 1976–1977, vol. 27, pp. 302–305.

Поступила в редакцию 21.09.2025; одобрена после рецензирования 30.09.2025; принята к публикации 01.10.2025
The article was submitted 21.09.2025; approved after reviewing 30.09.2025; accepted for publication 01.10.2025