

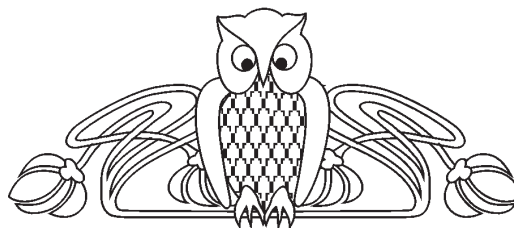


Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2022. Т. 22, вып. 1. С. 89–98
Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology, 2022, vol. 22, iss. 1, pp. 89–98
<https://ichbe.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2022-22-1-89-98>

Научная статья
УДК 575.89

Эволюционная роль апомиксиса: гипотеза С. С. Хохлова в свете современных данных



О. И. Юдакова✉, Э. И. Кайбелева

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

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

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

Аннотация. В 1949 г. С. С. Хохлов обосновал оригинальную концепцию о прогрессивной эволюционной роли апомиксиса, согласно которой основным направлением эволюции системы репродукции покрытосеменных является постепенный отказ от полового размножения и переход на апомиксис. Гипотеза подверглась резкой критике и была объявлена «научной фантазией». Во второй половине XX в. открытие механизма рекомбинационной репарации привело к переоценке роли мейоза в эволюции. Его стали рассматривать как гарант стабильности генома, а не только как источник рекомбинативной изменчивости. Были открыты различные молекулярно-генетические механизмы преобразования генома, не связанные непосредственно с половым процессом (дупликация генов, горизонтальный перенос генов, мобильные генетические системы). Все это дает основания сегодня предположить, что не только амфимиксис, но и апомиксис способен решать дилемму: 1) сохранять генотипическую структуру вида; 2) обеспечивать генетическое разнообразие потомства. Партогенез позволяет копировать генотипы и сохранять генотипическую индивидуальность вида. Выпадение мейоза из цикла развития апомиктов, с одной стороны, увеличивает их мутабельность из-за неспособности осуществлять рекомбинационную репарацию, а, с другой стороны, способствует полиплоидизации и, как следствие, эволюции на основе дупликаций. Накопленные к настоящему времени сведения о распространении и эмбриологических особенностях апомиктичных форм свидетельствуют об их значительном эволюционном потенциале. В свете современных данных гипотеза С. С. Хохлова о наступлении «эры апомиксиса» уже не представляется столь фантастичной, как ранее.

Ключевые слова: апомиксис, амфимиксис, эволюция, семенное размножение, системы репродукции

Для цитирования: Юдакова О. И., Кайбелева Э. И. Эволюционная роль апомиксиса: гипотеза С. С. Хохлова в свете современных данных // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2022. Т. 22, вып. 1. С. 89–98. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2022-22-1-89-98>

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

Article

Evolutionary role of apomixis: S. S. Khokhlov's hypothesis in the light of modern data

O. I. Yudakova✉, E. I. Kaybeleva

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

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

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

Abstract. In 1949 S. S. Khokhlov (one of the founders of the Russian scientific school on the problem of apomixes) proved the original conception of the progressive evolutionary role of apomixis. He contended that the basic direction of the reproductive system evolution in angiosperms is a gradual failure of sex reproduction and transition to apomixis. This hypothesis was heavily criticized and called a “scientist’s fantasy”. In the second half of the 20th century the discovery of recombination repair led to a reassessment of the role of meiosis in the evolution. Now meiosis is considered as the guarantor of genomic stability, and not only as a source of combinative variability. Various molecular-genetic mechanisms of genome transformation unrelated to the sexual process were described. There are gene duplications, horizontal gene transfers and mobile gene systems. All this creates grounds to assume that not only amphymixis but apomixis can solve the dilemma: (1) saving the genotypic structure of the species, (2) providing the genetic diversity of the progeny. Parthenogenesis allows the copying of genotypes and the saving of the genotypic structure of the species. The dropping out of meiosis from the development cycle of apomixes, on the one hand, increases its mutability because



there is no recombination repair, and, in the other hand, promotes polyploidization and consequently contributes to the evolution by gene duplication. The accumulated data about distribution and embryology features of apomicts indicate its significant evolutionary potential. In the light of the modern data S. S. Khokhlov's hypothesis of the beginning of "apomixis era" appears to be not so fantastic as before.

Keywords: apomixis, amphimixis, evolution of seed reproduction

For citation: Yudakova O. I., Kaybeleva E. I. Evolutionary role of apomixis: S. S. Khokhlov's hypothesis in the light of modern data. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2022, vol. 22, iss. 1, pp. 89–98 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2022-22-1-89-98>

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

Введение

Апомиксис – способ семенной репродукции покрытосеменных растений, при котором зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки. По своей сути он представляет собой нечто иное как природный механизм клонирования. Манипуляции с ним и использование в селекции открывают возможности для сохранения в ряду поколений ценных генотипов, создания нерасщепляющихся гибридных форм, закрепления гетерозиса, а, следовательно, обещают большие экономические выгоды [1–7]. В то же время изучение апомиксиса может способствовать решению ряда теоретических проблем, в том числе эволюции растений и их систем репродукции.

Становление российской научной школы по проблемам апомиксиса во многом обязано Сергею Спиридоновичу Хохлову (1910–1974). Поводом вспомнить его труды послужил ряд опубликованных в последние годы в зарубежной печати статей о возможной положительной роли апомиксиса в эволюции покрытосеменных. Именно такую оценку эволюционного значения апомиксиса еще в середине XX в. обосновывал С. С. Хохлов в своих работах [8–11], которые в то время подверглись самой жесткой критике. В середине прошлого века, определяя направления исследований своего научного коллектива, С. С. Хохлов стремился охватить как можно больший диапазон практических и теоретических вопросов, связанных с апомиксисом. Особое значение он уделял проблемам эволюции систем репродукции, для решения которых предлагал неординарные подходы, демонстрируя при этом огромную эрудицию, удивительную научную прозорливость и смелость, позволяющую идти вразрез с общепринятыми на тот период взглядами. К сожалению, его работы, напечатанные в основном на русском языке, остались практически неизвестными за рубежом. Между тем и сегодня они не утратили своей актуальности, а накопленный с момента их написания огромный багаж общебиологических знаний во многом подтвердил выводы и положения автора.

Гипотеза С. С. Хохлова о прогрессивной эволюционной роли апомиксиса

Наличие совершенной системы размножения является одним из необходимых условий эволюции вида по пути биологического прогресса. Такая система должна эффективно решать следующие задачи:

1) обеспечивать преемственность развития, т. е. точную передачу наследственной информации из поколения в поколение для сохранения индивидуальности вида;

2) способствовать увеличению генетического разнообразия потомства, расширяя тем самым поле деятельности для естественного отбора и повышая адаптивный потенциал вида;

3) поддерживать эффективную численность популяции и способствовать увеличению количества особей и их расселению;

4) проявлять минимальную зависимость от условий окружающей среды, что особенно важно в отношении процесса оплодотворения.

У покрытосеменных растений всем этим требованиям в полной мере удовлетворяет семенное размножение на основе полового процесса. Казалось бы, природа нашла оптимальный способ репродукции, но, тем не менее, позднее в эволюции появляется апомиксис, при котором из цикла развития выпадают мейоз и оплодотворение. Что это – аномалия и эволюционный тупик или, напротив, более совершенный по сравнению с амфимиксисом тип репродукции?

В первой половине XX в. процессу генетической рекомбинации приписывали определяющую роль в создании генетического разнообразия потомства, необходимого для осуществления эволюции на основе естественного отбора. Выпадение при апомиксисе из цикла развития растений мейоза и оплодотворения неизбежно влечет за собой и утрату генетической рекомбинации. Доминирование в науке того времени концепции о ведущем значении рекомбинации в эволюции определило взгляд на апомиксис как на бесперспективную в эволюционном плане аномалию [12–17]. Считалось, что из-за отсутствия процесса оплодотворения апомиксисные формы представ-



ляют собой «закрытые системы», не обладающие необходимым для прогрессивной эволюции потенциалом наследственной изменчивости. Лишенные эволюционной пластичности апомикты при смене условий должны неизбежно уступить место половым видам. Кроме того, в «закрытых системах» непрерывно происходит накопление вредных мутаций [18]. Этот процесс, получивший название «храповик Мёллера», как полагают, постепенно, но неуклонно приведет к деградации генофонда апомиктичных видов и в конечном итоге к их регрессу и вымиранию.

Проанализировав накопленные к началу 1940-х гг. сведения об апомиктах, С. С. Хохлов не только не нашел у них признаков вымирания, а напротив, обнаружил явные признаки биологического прогресса. В своих работах он убедительно показал, что апомиктичные виды обладают большой численностью и проявляют тенденцию к ее увеличению, занимают обширные ареалы и стремятся к их расширению, чрезвычайно полиморфны и принадлежат к крупным, наиболее молодым и прогрессивным семействам и родам [9–11]. Апомиксис не известен у вымирающих реликтов, а экспериментальные данные указывают на высокую жизнеспособность и конкурентоспособность апомиктичных видов. Более того, по некоторым признакам биологического прогресса апомикты значительно превосходят соответствующие половые формы [9–11].

В 1949 г. в работе «Перспективы эволюции высших растений» С. С. Хохлов впервые изложил основные положения своей оригинальной концепции о прогрессивной роли апомиксиса в эволюции цветковых [9]. Он рассматривал апомиксис как более совершенную по сравнению с половой репродукцией форму семенного размножения, считая, что переход покрытосеменных на апомиксис является закономерной ступенью эволюции и обусловлен историческим процессом редукции цветка. Признание данной гипотезы требовало пересмотра взглядов на роль генетической рекомбинации в эволюции. Большинство ученых в то время не были готовы к такому шагу, поэтому прогноз С. С. Хохлова о возможном наступлении на Земле в будущем эры бесполосеменных растений расценили как научную фантазию [17].

Распределение апомиктичных видов в системе покрытосеменных растений и их распространение во флоре

«Роль и значение каждого явления в природе и в практике, – писал С. С. Хохлов, – в значительной степени определяется тем, насколько

широко оно распространено, как часто встречается, каким закономерностям подчинено его распространение» [10, с. 59]. Правильно оценить истинное распределение апомиктичных видов в системе покрытосеменных и их распространение во флоре в середине прошлого века не представлялось возможным, поскольку у подавляющего большинства цветковых растений тип семенной репродукции не был определен. В конце 1960-х гг. С. С. Хохлов разработал программу по выявлению апомиктичных форм. Начиная с 1970 г. под его руководством развернулись широкомасштабные исследования по выявлению апомиктичных видов во флоре СССР [11], были организованы многочисленные экспедиции в различные регионы Советского Союза, в ходе которых собран обширный гербарный и эмбриологический материал. Результаты обработки части собранной коллекции были суммированы в монографии «Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР» [19]. Даже далеко неполные данные о способе репродукции растений в исследованных районах страны убедительно демонстрировали то, что апомиктичные виды составляют значительную долю как в составе флор, так и среди доминантов растительных сообществ.

Позднее учениками С. С. Хохлова было показано широкое распространение в разных районах России апомиктичных видов двух наиболее прогрессивных семейств покрытосеменных растений – злаковых и сложноцветных [20–24]. Так, в случайных выборках злаков из нескольких регионов, значительно отличающихся друг от друга климатическими и географическими условиями, доля апомиктичных видов варьировала от 22,2 (Якутия) до 40,0% (Нижнее Поволжье) [24]. При этом подавляющее большинство апомиктов принадлежали к родам *Poa* и *Festuca*, представители которых (как амфимиктичные, так и апомиктичные) играют важную роль в сложении травяного компонента растительных сообществ. Они не только доминируют в фитоценозах на равнинных и нагорных лугах, в степях и травяном ярусе лесов Евразии, но и нередко выступают в качестве эдификаторов растительных сообществ [25]. К числу доминантных видов относятся и представители других родов, в которых широко распространен апомиксис: виды рода *Bothriochloa* доминируют в степях южных районов Евразии, *Bouteloua*, *Chloris*, *Buchloë* – в прериях Северной Америки, *Cortaderia* – в пампасах Южной Америки [25].

Все больше данных свидетельствует о том, что апомиктичные виды занимают огромные аре-



алы, включающие разные географические зоны; *Antennaria* [26], *Crepis*, *Dichanthium*, *Eupatorium*, *Parthenium*, *Ranunculus*, *Rubus*, *Taraxacum* [4], *Stevia* [27], *Paspalum* [28] *Chondrilla* [29]. Кроме того, установлено преобладание апомиктичных популяций среди колонизаторов, успешно осваивающих «новые» территории с нетипичными для них условиями обитания [30–37].

Список таксонов покрытосеменных растений, в которых встречаются спорофитный или гаметофитный апомиксис, неуклонно растет. S. E. Asker и L. Jerling [4] указывали на наличие апомиктичных видов в 108 родах. Позднее список таких родов был расширен сначала J. Carman [38] до 222, а затем D. Hojsgaard et al. [39] – до 293. Согласно последним обобщенным сведениям апомиксис зарегистрирован у представителей 32 порядков (52%), 78 семейств (19%) и 293 родов ($\approx 2,2\%$) [39]. При этом подавляющее большинство апомиктичных видов (75%) принадлежат к наиболее прогрессивным семействам покрытосеменных растений: Poaceae, Asteraceae и Rosaceae [4, 39].

В последние годы интернациональной группой ученых была предпринята попытка собрать и систематизировать все литературные источники, в которых представлены сведения об апомиктичных формах [39]. Итогом этих работ стало создание электронной базы данных (<http://www.apomixis.uni-goettingen.de>). Анализ собранной информации позволил выявить интересные закономерности распределения апомиктичных видов в системе покрытосеменных растений и их распространения во флоре [39, 40]. Так, была установлена положительная корреляция количества апомиктичных видов в семействах и порядках с некоторыми показателями биоразнообразия. Если бы апомиксис приводил к повышению скорости вымирания, как считалось ранее, таксоны с апомиктами были бы менее разнообразными по сравнению с таксонами без них. Однако обнаруженные закономерности демонстрируют обратное. Количество апомиктичных видов в семействах положительно коррелирует с общим количеством видов в них. Роды, содержащие апомиктичные виды, высоко космополитичны: 62% из них занимают несколько географических зон. Количество родов, содержащих апомиктичные виды, уменьшается в направлении от тропиков к Арктике, т. е. параллельно уменьшению биоразнообразия. Исходя из полученных данных, авторы [39] делают вывод о том, что апомиксис играет позитивную роль в эволюции растений и способствует видообразованию.

Анализ современных данных о распределении апомиктичных видов в системе покрытосеменных растений свидетельствует о том, что они возникали в разных таксономических группах неоднократно и независимо друг от друга [41]. Из этого следует, что периодически при определенных условиях естественный отбор способствовал переходу растений с амфимиксиса на апомиксис, несмотря на предполагаемые негативные последствия такого перехода (ограниченное генетическое разнообразие и накопление мутаций). Особенности распространения апомиктов во флоре и их роль в сложении фитоценозов совершенно не вписываются ни в представление об апомиксисе как случайной аномалии, ни в представление о том, что апомиксис может обеспечивать лишь частную приспособленность видов к определенным условиям среды.

Современные представления об изменчивости апомиктичных форм и их эволюционном потенциале

С использованием молекулярно-генетических методов исследования были получены данные, которые ставят под сомнение существование негативных последствий утраты мейоза и оплодотворения при апомиксисе [42]. Уровни генетического разнообразия в апомиктичных популяциях оказались выше, чем ожидалось, и сопоставимыми с данным показателем в половых популяциях [29, 43–47]. R. G. M. van der Hulst et al. [48] обнаружили, что генетическая изменчивость в апомиктичных популяциях *Taraxacum* sp. является такой же высокой, как и в половых. Сравнительный изозимный анализ диплоидных половых и тетраплоидных апомиктичных популяций *Panicum maximum* продемонстрировал, что апомиксис не сокращает разнообразие, а наоборот, редкие аллели, подверженные сильному отбору на диплоидном (половом) уровне, поддерживаются при апомиксисе [45]. К такому же выводу пришли G. H. Schmelzer и J.-F. Renno [46] при изучении изозимного полиморфизма у растений диплоидных половых и полиплоидных апомиктичных популяций *Pennisetum polystachion* и *P. subangustum*. Достоверных отличий по генотипической вариабельности между половыми и апомиктичными популяциями не обнаружено.

Транскриптомный анализ растений агамного комплекса *Ranunculus auricomus*, включающего половые диплоидные виды и апомиктичные гексаплоидные гибриды, выявил у апомиктов большую степень дивергенции бывших аллелей («эффект Меселсона»), но в то же время



продемонстрировал отсутствие у них тенденции к аккумуляции вредных мутаций [49–51].

В начале 2000-х гг. [52, 53] были получены убедительные доказательства существования видов животных, которые на протяжении многих миллионов лет размножаются только партеногенетически. К их числу относятся коловратки класса Bdelloidea и ракушечные рачки семейства Darwinulida [53]. Молекулярно-генетические исследования *Darwinula stevensoni* показали, что его предок утратил половое размножение 25 млн лет назад. При этом он не проявляет каких-либо признаков дегенерации, демонстрирует широкую норму реакции, огромную толерантность к температуре и солености воды, позволяющую ему обитать практически на всех континентах, кроме Антарктиды [54]. Переход на партеногенез у коловраток Bdelloidea также произошел несколько десятков миллионов лет назад. Между тем результатом последующей эволюции этого класса стало появление 360 видов, занимающих различные экологические ниши.

Закономерности распространения апомиктических видов в системе покрытосеменных растений и во флоре, большой полиморфизм популяций апомиктических растений и видовое разнообразие родов животных, размножающихся партеногенетически, указывают на наличие разнообразных путей преобразования геномов, несвязанных с основными элементами полового процесса – мейозом и оплодотворением.

Еще в 1970 г. С. С. Хохлов [11] писал, что эволюционная роль рекомбинации генов за счет полового процесса излишне переоценивается, поскольку «этот способ рекомбинации пространственно ограничен и может иметь значение лишь для отдельных популяций, а не для вида в целом» [11, с. 15]. Он отмечал, что «из закона гомологических рядов наследственной изменчивости со всей очевидностью следует, что гомологические мутации генов возникают с высокой степенью вероятности даже в группах организмов, давно разошедшихся в процессе эволюции и давно утративших возможность обмена генетической информацией за счет скрещиваний» [11, с. 16]. Во второй половине XX в. были открыты такие механизмы преобразования генома, как дубликация генов, горизонтальный перенос генов, мобильные генетические системы, альтернативный сплайсинг, псевдогенизация и др. [55]. В отличие от рекомбинации они могут иметь место не только при амфимиксисе, но и при апомиксисе. Поскольку формирование мужского и женского гаметофита с нередуцированным числом хромосом является одним из элементов апомиксиса,

то именно этот способ репродукции будет в большей степени по сравнению с амфимиксисом способствовать эволюции вида на основе дубликаций. Кроме мутаций и эпигенетической изменчивости источниками генетической изменчивости в апомиктических популяциях также могут быть факультативность апомиксиса и возвратные скрещивания с половыми формами [40, 56–63]. Система репродукции апомиктов достаточно лабильна и допускает сочетание отдельных элементов апомиксиса и амфимиксиса [24]. По мнению E. Hörandl и D. Hojsgaard [40], амфимиксис и апомиксис – это не фиксированная система по принципу «черный-белый», а гибкая система семенной репродукции с принципиальной возможностью перехода от одного способа к другому. Даже низкая частота амфимиксиса у апомиктов может резко изменить прогнозируемую генетическую структуру популяции, возникающую в результате интрогрессии генов апомиксиса при скрещивании [64, 65].

Растения с факультативным апомиксисом могут фиксировать адаптивные комбинации генов и с помощью остаточной «сексуальности» создавать новые рекомбинантные генотипы, противостоять накоплению вредных мутаций, увеличивая, таким образом, продолжительность жизни апомиктических популяций и возможности видообразования [50]. E. Hörandl и D. Hojsgaard [40] предполагают, что видообразование с участием апомиктов может включать следующий ряд эволюционных шагов:

- 1) переход на апомиктический способ репродукции, вызванный полиплоидизацией и/или гибридизацией;
- 2) диверсификацию апомиктических линий вследствие мутаций, перестройки хромосом, анеуплоидии, а также гибридизации и возвратных скрещиваний, вероятность которых обеспечивается факультативностью апомиксиса;
- 3) расширение диапазона агамных комплексов;
- 4) редкую стабилизацию мейоза в некоторых линиях;
- 5) полный возврат к амфимиксису;
- 6) аллопатрическое видообразование новообразованных и географически изолированных половых популяций;
- 7) дальнейшую диверсификацию биологических видов и возможную эволюцию новых родов.

В свете накопленных к настоящему времени сведений об апомиктических формах и молекулярных механизмах преобразования генома гипотеза С. С. Хохлова о наступлении «эры апомиксиса» уже не выглядит столь фантастической



как ранее. Парадигма «апомиксис – замкнутая система» постепенно сменяется парадигмой, в которой апомиксис признается «трамплином» для образования новых видов и родов посредством гибридизации, полиплоидии, генных и геномных перестроек и реверсии к половому способу репродукции [38, 39, 50].

Список литературы

1. Петров Д. Ф. Генетические основы апомиксиса. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 276 с.
2. Петров Д. Ф. Апомиксис в природе и в опыте. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 213 с.
3. Nogler G. A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin : Springer-Verlag, 1984. С. 476–518.
4. Asker S. E., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton, USA : CRC Press, 1992. 298 p.
5. Koltunow A., Grossniklaus U., Lookeren C. M. van. A bright future for apomixis // Trends in plant science. 1998. Vol. 3, № 11. P. 415–416. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(98\)01338](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01338)
6. Savidan Y. H. Apomixis in higher plants. Apomixis: evolution, mechanisms and perspectives / eds. E. Hörandl, U. Grossniklaus, P. J. Van Dijk, T. Sharbel. Gantner, Ruggell ; Liechtenstein, 2007. P. 15–22.
7. Tyrnov V. S. Applied aspects of gametophytic apomixis // Embryology of flowering plants: Terminology and concepts. Reproductive systems. USA: Science Publishers, 2009. P. 144–147.
8. Хохлов С. С. Бесполосеменные растения. Исторические предпосылки и эволюционные перспективы // Учен. записки Саратов. ун-та. 1946. № 1. С. 3–75.
9. Хохлов С. С. Перспективы эволюции высших растений // Учен. записки Саратов. пед. ин-та. 1949. № 9. С. 40–43.
10. Хохлов С. С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. М. : Наука, 1967. С. 43–105.
11. Хохлов С. С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М. : Наука, 1970. С. 7–21.
12. Darlington C. D. Recent advances in cytology. London : Churchill, 1937. 671 p.
13. Комаров В. Л. Учение о виде у растений: страница из истории биологии. М. : Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.
14. Stebbins G. Z. Apomixis in the Angiosperms // Bot. Rev. 1941. Vol. 7. P. 507–552.
15. Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Parts I–III // Lunds Univ. Arsskr. N.F. 1946–1947. Vol. 42, № 3. P. 1–67; Vol. 43, № 2. P. 69–179; Vol. 43, № 12. P. 181–370.
16. Козо-Полянский Б. М. К вопросу о филогенетическом значении апомиксиса // Бот. журн. 1948. Т. 33, № 1. С. 123–127.
17. Баранов П. А. Выступление в прениях по докладу С. С. Хохлова // Проблемы филогении и филогенеза: Хроника V совещ. по физиол. раст. Л., 1960. С. 27.
18. Muller H. J. The relation between recombination to mutational advance // Mutational Research. 1964. Vol. 106, № 1. P. 2–9. [https://doi.org/10.1016/0027-5107\(64\)90047-8](https://doi.org/10.1016/0027-5107(64)90047-8)
19. Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.
20. Шишкинская Н. А., Юдакова О. И., Тырнов В. С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2004. 145 с.
21. Юдакова О. И., Шишкинская Н. А. Эмбриологические особенности апомиктических злаков. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2008. 105 с.
22. Кашин А. С., Юдакова О. И., Кочанова И. С., Полянская М. В., Миндубаева А. Х. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах Asteraceae и Poaceae (на примере видов флоры Саратовской области) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 5. С. 120–132.
23. 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 // Поволжский экологический журнал. 2012. № 1. С. 22–32.
24. Юдакова О. И. Эмбриологические особенности системы семенной репродукции факультативно апомиктических злаков : дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 2009. 240 с.
25. Цвелев Н. Н. Злаки. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 788 с.
26. Bayer R. J. Investigations into evolutionary history of *Antennaria rosea* (Asteraceae: Inuleae) polyploid complex // Plant Systematics and Evolution. 1990. Vol. 169. P. 97–110. <https://doi.org/10.1007/BF00935988>
27. Soejima A., Yahara T., Watanabe K. Distribution and variation of sexual and agamosperous populations of *Stevia* (Asteraceae: Eupatorieae) in lower latitudes, Mexico // Plant Species Biology. 2001. Vol. 16. P. 91–105. <https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2001.00055.x>
28. Urbani M. N. Cytogeography and reproduction of the *Paspalum simplex* polyploid complex // Plant Systematics and Evolution. 2002. Vol. 236, № 1. P. 99–105. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0237-6>
29. Van Dijk P. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla* // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 2003. Vol. 358. P. 1113–1121. <https://doi.org/10.1098/rstb/2003/1302>
30. Cuellar O., Kluge A. G. Natural parthenogenesis in the gekkonid lizard *Lepidodactylus lugubris* // J. of Genet. 1972. Vol. 6. P. 14.
31. Brown A. H. D., Marshall D. R. Evolutionary changes accompanying colonization in plants // Evolution Today. Proc. of 2nd Intern. cong. of systematic and evolutionary biol. Pittsburgh, 1981. P. 351–363.
32. Price S. C., Jain S. K. Are inbreeders better colonizers? // Oecologia. 1981. Vol. 49. P. 283.



33. Selander R. K. Evolutionary consequences of inbreeding // Genetics and Conservation. San-Francisco, USA, 1983. P. 201–215.
34. Husband B. C., Barrett S. C. H. Colonization history and population genetic structure of *Eichhornia paniculata* in Jamaica // Heredity. 1991. Vol. 66. P. 287–291. <https://doi.org/10.1038/hdy.1991.36>
35. Doums C., Perdiou M. A., Jarne P. Resource allocation and stressful conditions in the aphyllid snail *Bulinus truncatus* // Ecology. 1998. Vol. 79. P. 720–733. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079)
36. Viard F., Justy F., Jarne P. The influence of self-fertilization and population dynamics on the genetic structure of subdivided populations: A case study using microsatellite markers in the freshwater snail *Bulinus truncatus* // Evolution. 1997. Vol. 51. P. 1322–1323. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01475.x>
37. Ostrowski M. F., Jarne P., David P. Quantitative genetics of sexual plasticity: the environmental threshold model and genotype-by-environment interaction for phallus development in the snail *Bulinus truncatus* // Evolution. 2000. Vol. 54. P. 1614–1625. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00706.x>
38. Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61, № 1. P. 51–94. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01778.x>
39. 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, № 5. P. 414–427. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.898488>
40. Hörandl E., Hojsgaard D. The evolution of apomixis in angiosperms: A reappraisal // Plant Biosystems. 2012. Vol. 146, № 3. P. 681–693. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.716795>
41. Albertini E., Barcaccia G., Mazzucato A., Sharbel T. F., Falcinelli M. Apomixis in the Era of Biotechnology // Plant Developmental Biology – Biotechnological Perspectives. 2010. Vol. 1. P. 405–436. https://doi.org/10.1007/978-3-642-02301-9_20
42. Sailer Ch., Schmid B., Stöcklin J., Grossniklaus U. Sexual *Hieracium pilosella* plants are better inter-specific, while apomictic plants are better intra-specific competitors // Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics. 2014. Vol. 16, № 2. P. 43–51.
43. Ellstrand N. C., Roose M. L. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species // Am. J. Bot. 1987. Vol. 74. P. 123–131. <https://doi.org/10.2307/2444338>
44. Hamrick J. L., Godt M. J. W. Allozyme diversity in plant species // Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources. Sunderland, MA : Sinauer, 1990. P. 43–63.
45. Assienan B., Noirot M. Isozyme polymorphism and organization of the agamic complex of the Maximae (*Panicum maximum* Jacq., *P. infestum* Anders, and *P. trichocladum* K. Schum.) in Tanzania // Theor. Appl. Genet. 1995. Vol. 91. P. 672–680. <https://doi.org/10.1007/BF00223296>
46. Schmelzer G. H., Renno J.-F. Genetic variation in the agamic species complex of *Pennisetum* section *Brevivalvula* (Poaceae) from West Africa: ploidy levels and isozyme polymorphism // Euphytica. 1997. Vol. 96. P. 23–29. <https://doi.org/10.1007/BF00223296>
47. Akiyama T., Suzuki O., Matsuda J., Aoki F. Dynamic replacement of histone H3 variants reprograms epigenetic marks in early mouse embryos // PLoS Genetics. 2011. Vol. 7, P. e1002279. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002279>
48. Van der Hulst R. G. M., Mes T. H., Falque M., Stam P., Den Nijs J. C., Bachmann K. Genetic structure of a population sample of apomictic dandelions // Heredity. 2003. Vol. 90. P. 326–335. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800248>
49. Pellino M., Hojsgaard D., Schmutzer T., Scholz U., Hörandl E., Vogel H. Asexual genome evolution in the apomictic *Ranunculus auricomus* complex: Examining the effects of hybridization and mutation accumulation // Mol. Ecol. 2013. Vol. 22. P. 5908–5921. <https://doi.org/10.1111/mec.12533>
50. Hojsgaard D., Hörandl E. A little bit of sex matters for genome evolution in asexual plants // Frontiers in Plant Science. 2015. Vol. 6. P. 1–6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015/00082>
51. Tavva M. D., Rao Y. V., Bandaru V. R., Rao M. V. S. Apomixis in crop Improvement // Plant Biology and Biotechnology: Vol. I: Plant Diversity, Organization, Function and Improvement. Andhra Pradesh: Springer India, 2015. P. 39–47.
52. Welch M. D., Meselson M. Evidence for the evolution of *Bdelloid rotifers* without sexual reproduction or genetic exchange // Science. 2000. Vol. 288, № 5469. P. 1211–1215. <https://doi.org/10.1126/science.288.5469.1211>
53. Normark B. B. The evolution of alternative genetic systems in insects // Ann. Rev. Entomol. 2003. Vol. 48. P. 397–423. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.48.091801.112703>
54. Понадьин К. Ю. Эволюция полового размножения: роль вредных мутаций и мобильных элементов // Журн. общей биол. 2003. Т. 64, № 6. С. 463–478.
55. Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину: Смена эволюционной модели. М. : Изд-во ЛКИ, 2007. 520 с.
56. Balloux F., Lehmann L., Meeûs T. de. The population genetics of clonal and partially clonal diploids // Genetics. 2003. Vol. 164. P. 1635–1644. <https://doi.org/10.1093/genetics/164.4.1635>
57. Bengtsson B. O. Genetic variation in organisms with sexual and asexual reproduction // J. Evol. Biol. 2003. Vol. 16. P. 189–199.
58. Loxdale H., Lushai D. G. Rapid changes in clonal lines: the death of a «Sacred Cow» // Biol. J. Linn. Soc. London. 2003. № 7. P. 3–16. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00177.x>
59. Lushai G., Loxdale H. D., Allen J. A. The dynamic clonal genome and its adaptive potential // Biol. J. Linn. Soc. London. 2003. № 79. P. 193–208. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00189.x>
60. Adolffson S., Bengtsson B. O. The spread of apomixis and its effect on resident genetic variation // J. Evol.



- Biol. 2007. Vol. 20, № 5. P. 1933–1940. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01371.x>
61. Yadav C. B., Suresh Y. Q., Kumar M. G., Bhat G. V. Genetic linkage maps of the chromosomal regions associated with apomictic and sexual modes of reproduction in *Cenchrus ciliaris* // Mol. Breed. 2012. Vol. 30. P. 239–250. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9614-6>
62. Leon-Martinez G., Vielle-Calzada J.-P. Apomixis in flowering plants: Developmental and evolutionary considerations // Current Topics in Developmental Biology. 2019. Vol. 131. P. 565–604. <https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.11.014>
63. Fiaz S., Wang X., Younas A., Alharthi B., Riaz A., Ali H. Apomixis and strategies to induce apomixis to preserve hybrid vigor for multiple generations // GM Crops and Food. 2021. Vol. 12, № 1. P. 57–70. <https://doi.org/10.1080/21645698.2020.1808423>
64. Hurst L. D., Peck J. R. Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex // Trends Ecol. Evol. 1996. Vol. 11, № 2. P. 46–52. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81041-x](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81041-x)
65. Berthaud J. Apomixis and the management of genetic diversity // The Flowering of Apomixis: From Mechanisms to Genetic Engineering. Houston, TX: CIMMYT Publications, 2001. P. 8–23.
- ### References
- Petrov D. F. *Geneticheskie osnovy apomixisa* [Genetic basis of apomixis]. Novosibirsk, Nauka, Sib. otd-nie Publ., 1979. 276 p. (in Russian).
 - Petrov D. F. *Apomixis v prirode i opyte* [Apomixis in the nature and an experience]. Novosibirsk, Nauka, Sib. otd-nie Publ., 1988. 213 p. (in Russian).
 - Nogler G. A. Gametophytic apomixis. In: *Embryology of Angiosperms*. Berlin, Springer-Verlag, 1984, pp. 476–518.
 - Asker S. E., Jerling L. *Apomixis in Plants*. Boca Raton, USA, CRC Perss, 1992. 298 p.
 - Koltunow A., Grossniklaus U., Lookeren C. M. van. A bright future for apomixis. *Trends in Plant Science*, 1998, vol. 3, no. 11, pp. 415–416. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(98\)01338](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01338)
 - Savidan Y. H. Apomixis in higher plants. In: Hörandl E., Grossniklaus U., Van Dijk P. J., Sharbel T., eds. *Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives*. Gantner, Rug-gell; Liechtenstein, 2007, pp. 15–22.
 - Tyrnov V. S. Applied aspects of gametophytic apomixis. In: *Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts. Reproductive Systems*. USA, Science Publishers, 2009, pp. 144–147.
 - Khokhlov S. S. Agamospermous plants. Historical background and evolutionary prospects. *Uchenye zapiski Saratovskogo universiteta*, 1946, no. 1, pp. 3–75 (in Russian).
 - Khokhlov S. S. Prospects of the higher plant evolution. *Uchenye zapiski Saratovskogo pedagogicheskogo instituta*, 1949, no. 9, pp. 40–43 (in Russian).
 - Khokhlov S. S. Apomixis: classification and distribution in the angiosperms. In: *Uspehi sovremennoi genetiki* [Advances in modern genetics]. Moscow, Nauka Publ., 1967, pp. 43–105 (in Russian).
 - Khokhlov S. S. Evolutionary-genetic problems of apomixis in the angiosperms. In: *Apomixis i selektsiya* [Apomixis and selection]. Moscow, Nauka Publ., 1970, pp. 7–21 (in Russian).
 - Darlington C. D. *Recent Advances in Cytology*. London, Churchill, 1937. 671 p.
 - Komarov V. L. *Uchenie o vide u rastenii: stranitsa is istorii biologii* [The doctrine of species in plants: the page of the biology history]. Moscow, Izd-vo AN SSSR Press, 1940. 212 p. (in Russian).
 - Stebbins G. Z. Apomixis in the Angiosperms. *Bot. Rev.*, 1941, vol. 7, pp. 507–552.
 - Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Parts I–III. *Lunds Univ. Arsskr. N.F.* 1946–1947, vol. 42, no. 3, pp. 1–67; vol. 43, no. 2, pp. 69–179; vol. 43, no. 12, pp. 181–370.
 - Kozo-Polyanskii B. M. On the question of the phylogenetic significance of apomixis. *Botanicheskii Zhurnal*, 1948, vol. 33, no. 1, pp. 123–127 (in Russian).
 - Baranov P. A. The debate on the S. S. Khokhlov's report. In: *Problems of phylogeny and phylogenesis: Newsitems of the V conf. of plant physiology*. Leningrad, 1960, pp. 27 (in Russian).
 - Muller H. J. The relation between recombination to mutational advance. *Mutational Research*. 1964, vol. 106, no. 1, pp. 2–9. [https://doi.org/10.1016/0027-5107\(64\)90047-8](https://doi.org/10.1016/0027-5107(64)90047-8)
 - Khokhlov S. S., Zaitseva M. I., Kupriyanov P. G. *Vyyavlenie apomiktichnykh form vo flore tsvetkovykh rastenii SSSR* [Identification of apomictic forms in the flowering plants flora of the USSR]. Saratov, Izd-vo Sarat. un-ta, 1978. 224 p. (in Russian).
 - Shishkinskaya N. A., Yudakova O. I., Tyrnov V. S. *Populyastionnaya embriologiya i apomixis u zlakov* [Population embryology and apomixis in the grasses]. Saratov, Izd-vo Sarat. un-ta, 2004. 145 p. (in Russian).
 - Yudakova O. I., Shishkinskaya N. A. *Embriologicheskie osobennosti apomiktichnykh zlakov* [Embryological features of apomictic grasses]. Saratov, Izd-vo Sarat. un-ta, 2008. 105 p. (in Russian).
 - Kashin A. S., Yudakova O. I., Kohanova I. S., Polyanskaya M. V., Mindubaeva A. H. The distribution of gametophytic apomixis in Asteraceae и Poaceae (with species of Saratov region flora as an example). *Botanicheskii Zhurnal*, 2009, vol. 94, no. 5, pp. 120–132 (in Russian).
 - Kashin A. S., Kochanova I. S., Lisitzkaya N. M., Berezutsky M. A. Gametophytic apomixis distribution in representatives of the Asteraceae family in the floras of the Lower-Volga region and Northwest Caucasus. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2012, vol. 1, pp. 22–32 (in Russian).
 - Yudakova O. I. *Embryological features of seed reproductive system in the facultative apomictic grasses*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Saratov, 2009. 240 p. (in Russian).



25. Tsvelev N. N. *Zlaki* [Cereals]. Leningrad, Nauka, Leningr. otd-nye Publ., 1976. 788 p. (in Russian).
26. Bayer R. J. Investigations into evolutionary history of *Antennaria rosea* (Asteraceae: Inuleae) polyploid complex. *Plant Systematics and Evolution*, 1990, vol. 69, pp. 97–110. <https://doi.org/10.1007/BF00935988>
27. Soejima A., Yahara T., Watanabe K. Distribution and variation of sexual and agamosperous populations of *Stevia* (Asteraceae: Eupatorieae) in lower latitudes, Mexico. *Plant Species Biology*, 2001, vol. 16, pp. 91–105. <https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2001.00055.x>
28. Urbani M. N. Cytogeography and reproduction of the *Paspalum simplex* polyploid complex. *Plant Systematics and Evolution*, 2002, vol. 236, no. 1, pp. 99–105. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0237-6>
29. Van Dijk P. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: Insights from *Taraxacum* and *Chondrilla*. *Philosophical transactions of the Royal society of London*, 2003, vol. 358, pp. 1113–1121. <https://doi.org/10.1098/rstb/2003/1302>
30. Cuellar O., Kluge A. G. Natural parthenogenesis in the gekkonid lizard *Lepidodactylus lugubris*. *J. of Genet.*, 1972, vol. 6, pp. 14.
31. Brown A. H. D., Marshall D. R. Evolutionary changes accompanying colonization in plants. In: *Evolution Today. Proc. of 2nd Intern. cong. of systematic and evolutionary biol.* Pittsburgh, 1981, pp. 351–363.
32. Price S. C., Jain S. K. Are inbreeders better colonizers? *Oecologia*, 1981, vol. 49, pp. 283.
33. Selander R. K. Evolutionary consequences of inbreeding. In: *Genetics and Conservation*. San-Francisco, USA, 1983, pp. 201–215.
34. Husband B. C., Barrett S. C. H. Colonization history and population genetic structure of *Eichhornia paniculata* in Jamaica. *Heredity*, 1991, vol. 66, pp. 287–291. <https://doi.org/10.1038/hdy.1991.36>
35. Doums C., Perdieu M.A., Jarne P. Resource allocation and stressful conditions in the aphallic snail. *Bulinus truncates*. *Ecology*, 1998, vol. 79, pp. 720–733. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079)
36. Viard F., Justy F., Jarne P. The influence of self-fertilization and population dynamics on the genetic structure of subdivided populations: A case study using microsatellite markers in the freshwater snail *Bulinus truncates*. *Evolution*, 1997, vol. 51, pp. 1322–1323. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01475.x>
37. Ostrowski M. F., Jarne P., David P. Quantitative genetics of sexual plasticity: the Environmental Threshold Model and genotype-by-environment interaction for phallus development in the snail *Bulinus truncates*. *Evolution*, 2000, vol. 4, pp. 1614–1625. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00706.x>
38. Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority and polyembryony. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1997, vol. 61, no. 1, pp. 51–94. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01778.x>
39. 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, no. 5, pp. 414–427. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.898488>
40. Hörandl E., Hojsgaard D. The evolution of apomixis in angiosperms: A reappraisal. *Plant Biosystems*, 2012, vol. 146, no. 3, pp. 681–693. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.716795>
41. Albertini E., Barcaccia G., Mazzucato A., Sharbel T. F., Falcinelli M. Apomixis in the era of biotechnology. *Plant Developmental Biology – Biotechnological Perspectives*, 2010, vol. 1, pp. 405–436. https://doi.org/10.1007/978-3-642-02301-9_20
42. Sailer Ch., Schmid B., Stöcklin J., Grossniklaus U. Sexual *Hieracium pilosella* plants are better inter-specific, while apomictic plants are better intra-specific competitors. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 2014, vol. 16, no. 2, pp. 43–51.
43. Ellstrand N. C., Roose M. L. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *Am. J. Bot.*, 1987, vol. 74, pp. 123–131. <https://doi.org/10.2307/2444338>
44. Hamrick J. L., Godt M. J. W. Allozyme diversity in plant species. In: *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources*. Sunderland, MA, Sinauer, 1990, pp. 43–63.
45. Assienan B., Noirot M. Isozyme polymorphism and organization of the agamic complex of the Maximiae (*Panicum maximum* Jacq., *P. infestum* Anders, and *P. trichocladum* K. Schum.) in Tanzania. *Theor. Appl. Genet.*, 1995, vol. 91, pp. 672–680. <https://doi.org/10.1007/BF00223296>
46. Schmelzer G. H., Renno J.-F. Genetic variation in the agamic species complex of *Pennisetum* section *Brevivalvula* (Poaceae) from West Africa: ploidy levels and isozyme polymorphism. *Euphytica*, 1997, vol. 96, pp. 23–29. <https://doi.org/10.1023/A:1002974304592>
47. Akiyama T., Suzuki O., Matsuda J., Aoki F. Dynamic replacement of histone H3 variants reprograms epigenetic marks in early mouse embryos. *PLoS Genetics*, 2011, vol. 7, pp. e1002279. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002279>
48. Van der Hulst R. G. M., Mes T. H., Falque M., Stam P., Den Nijs J. C., Bachmann K. Genetic structure of a population sample of apomictic dandelions. *Heredity*, 2003, vol. 90, pp. 326–335. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800248>
49. Pellino M., Hojsgaard D., Schmutzer T., Scholz U., Hörandl E., Vogel H. Asexual genome evolution in the apomictic *Ranunculus auricomus* complex: Examining the effects of hybridization and mutation accumulation. *Mol. Ecol.*, 2013, vol. 22, pp. 5908–5921. <https://doi.org/10.1111/mec.12533>
50. Hojsgaard D., Hörandl E. A little bit of sex matters for genome evolution in asexual plants. *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, pp. 1–6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015/00082>
51. Tavva M. D., Rao Y. V., Bandaru V. R., Rao M. V. S. Apomixis in crop improvement. In: *Plant Biology and Biotechnology: Vol. I: Plant Diversity, Organization, Function and Improvement*. Andhra Pradesh, Springer India, 2015, pp. 39–47.



52. Welch M. D., Meselson M. Evidence for the evolution of *Bdelloid rotifers* without sexual reproduction or genetic exchange. *Science*, 2000, vol. 288, no. 5469, pp. 1211–1215. <https://doi.org/10.1126/science.288.5469.1211>
53. Normark B. B. The evolution of alternative genetic systems in insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 2003, vol. 48, pp. 397–423. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.48.091801.112703>
54. Popad'in K. Yu. The evolution of sex reproduction: The role of deleterious mutations and mobile elements. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 2003, vol. 64, no. 6, pp. 463–478 (in Russian).
55. Nazarov V. I. *Evolutsiya ne po Darvinu: Smena evolyutsionnoi modeli* [Evolution is not by Darwin: Change of the evolutionary model]. Moscow, Izd-vo LKI, 2007. 520 p. (in Russian).
56. Balloux F., Lehmann L., Meeûs T. de. The population genetics of clonal and partially clonal diploids. *Genetics*, 2003, vol. 164, pp. 1635–1644. <https://doi.org/10.1093/genetics/164.4.1635>
57. Bengtsson B. O. Genetic variation in organisms with sexual and asexual reproduction. *J. Evol. Biol.*, 2003, vol. 16, pp. 189–199.
58. Loxdale H., Lushai D. G. Rapid Changes in clonal lines: the death of a “Sacred Cow”. *Biol. J. Linn. Soc. London*, 2003, no. 7, pp. 3–16. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00177.x>
59. Lushai G., Loxdale H. D., Allen J. A. The dynamic clonal genome and its adaptive potential. *Biol. J. Linn. Soc. London*, 2003, no. 79, pp. 193–208. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00189.x>
60. Adolfsson S., Bengtsson B. O. The spread of apomixis and its effect on resident genetic variation. *J. Evol. Biol.*, 2007, vol. 20, no. 5, pp. 1933–1940. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01371.x>
61. Yadav C. B., Suresh Y. Q., Kumar M. G., Bhat G. V. Genetic linkage maps of the chromosomal regions associated with apomictic and sexual modes of reproduction in *Cenchrus ciliaris*. *Mol. Breed.*, 2012, vol. 30, pp. 239–250. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9614-6>
62. Leon-Martinez G., Vielle-Calzada J.-P. Apomixis in flowering plants: Developmental and evolutionary considerations. *Current Topics in Developmental Biology*, 2019, vol. 131, pp. 565–604. <https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.11.014>
63. Fiaz S., Wang X., Younas A., Alharthi B., Riaz A., Ali H. Apomixis and strategies to induce apomixis to preserve hybrid vigor for multiple generations. *GM Crops and Food*, 2021, vol. 12, no. 1, pp. 57–70. <https://doi.org/10.1080/21645698.2020.1808423>
64. Hurst L. D., Peck J. R. Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex. *Trends Ecol. Evol.*, 1996, vol. 11, no. 2, pp. 46–52. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81041-x](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81041-x)
65. Berthaud J. Apomixis and the Management of Genetic Diversity. In: *The Flowering of Apomixis: From Mechanisms to Genetic Engineering*. Houston, TX, CIMMYT Publications, 2001, pp. 8–23.

Поступила в редакцию 10.10.21; одобрена после рецензирования 15.11.21; принята к публикации 25.11.21
The article was submitted 10.10.21; approved after reviewing 15.11.21; accepted for publication 25.11.21