

УДК 575.17 581.16

Н.А. Кутлунина<sup>1</sup>  
 М.С. Князев<sup>2</sup>  
 С.А. Зимницкая<sup>1</sup>  
 А.Ю. Беляев<sup>3</sup>

N.A. Kutlunina  
 M.S. Knyasev  
 S.A. Zymnitskaya  
 A.Y. Belyaev

**ГЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ  
*CARDAMINE TRIFIDA* (BRASSICACEAE) В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА**

**GENOTYPIC DIVERSITY AND MALE STERILITY OF *CARDAMINE TRIFIDA*  
 (BRASSICACEAE) IN DIFFERENT PARTS OF DISTRIBUTION AREA**

**Аннотация:** В 14-ти популяциях вегетативно подвижного *Cardamine trifida* из разных частей ареала исследовано генотипическое разнообразие и состояние мужской генеративной сферы. Выявлена различная степень стерилизации андроеца, в том числе полная. У растений из сибирских и среднерусских популяций сохраняется способность к семенному размножению и поддерживается высокий уровень генотипической изменчивости. Уральские популяции различаются между собой по степени стерильности андроеца и по уровню генотипической изменчивости. Выявлен факт расселения стерильного клона в долине р. Белой более чем на 100 км.

**Ключевые слова:** *Cardamine trifida*, генотипическое разнообразие, мужская стерильность, моноклональные популяции, антэкология.

**Summary:** The genotypic diversity and status of male generative sphere in 14 populations of clonal *Cardamine trifida* in the different parts of the distribution area were investigated. We have found the different degree of androecium sterility including complete. Plants from Siberian and Central Russian populations retained the ability of seed reproduction and maintained a high level of genotypic variability. Ural populations differed in the degree of androecium sterility and in the level of genotypic variability. We revealed the distribution of sterile clone in the valley of White River more than on 100 km.

**Key words:** *Cardamine trifida*, genotypic diversity, male sterility, monoclinal populations, anthecology

**Введение.** Вегетативное размножение свойственно большинству многолетних травянистых растений. Это позволяет им быстро осваивать территорию, в течение некоторого времени получать ресурсы от родительских растений, не завися от наличия опылителей и других факторов, лимитирующих семенное размножение. Так как при формировании структур вегетативного и семенного размножения используются одни и те же ресурсы, существует конкуренция между разными типами размножения (McLellan et al., 1997). Обычно в изменчивых условиях среды преимущество получает семенное размножение, а в относительно постоянных – клональное

воспроизводство. Преимущества вегетативного размножения наиболее отчетливо выражены на краю ареала, где размножение семенным путем имеет ряд ограничений из-за абиотических и биотических факторов.

Несмотря на многочисленные преимущества вегетативного размножения, лишь изредка клональные виды полностью утрачивают семенное размножение (Левичев и др., 2010; Eckert, 2001). Отсутствие воспроизводства семенным путем или его ослабление у наземных травянистых растений может быть связано с гибридизацией и (или) переходом к нечетной полиплоидии. На преобладание того или иного

<sup>1</sup>Уральский федеральный университет имени первого президента России Б.Н. Ельцина, кафедра ботаники, ул. Мира, 19; 620002, Екатеринбург, Россия; e-mail: natakutlunina@mail.ru, zimmn@list.ru

<sup>2</sup>Учреждение Российской Академии наук Ботанический сад УрО РАН, лаборатория ЭЭиАР, ул. 8-е Марта, 202а; 620144, Екатеринбург, Россия; e-mail: knyasev\_botgard@mail.ru

<sup>3</sup>Учреждение Российской Академии наук Институт экологии растений и животных УрО РАН, лаборатория МЭР, ул. 8-е Марта, 202б; 620144, Екатеринбург, Россия; e-mail: belyaev@ipae.uran.ru

<sup>1</sup>Ural Federal University named after the first president of Russia B.N. Yeltsin, Department of botany, Mira str., 19; 620002, Ekaterinburg, Russia

<sup>2</sup>Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanic Garden, 8-th March str., 202a; 620144, Ekaterinburg, Russia

<sup>3</sup>Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute of Plant and Animal Ecology, 8-th March str., 202b; 620144, Ekaterinburg, Russia

типа размножения оказывают влияние внешние условия. Так, выживанию стерильных клонов способствует краевое или дизъюнктивное положение популяций. Известно формирование стерильных популяций *Decodon verticillatus* (L.) Ell. (Lythraceae) в северной части ареала (Dorken, Eckert, 2001; Dorken et al., 2004), наличие стерильных триплоидных популяций заносного *Butomus umbellatus* L. (Butomaceae) в районе Великих озер (Lui et al., 2005). Южные периферические популяции *Saxifraga cernua* L. (Saxifragaceae) в Колорадо характеризуются как мужской, так и женской стерильностью (Wehrmeister, Bonde, 1977), периферические популяции на острове Хонсю отличаются мужской стерильностью (Funamoto, Nacamura, 1996). В уральских популяциях *S. cernua* также отмечены нарушения мужской и женской репродуктивной сферы и, как следствие, частичная или полная стерильность (Капралов, Кутлунина, 2005).

По имеющимся в литературе данным, представители сем. Brassicaceae являются почти исключительно обоеполыми. Тем не менее, особи с наследственно обусловленной мужской стерильностью известны у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Кручнев, 1973; Поддубная-Арнольди, 1982); явление полной или частичной стерильности установлено у некоторых гибридогенных видов рода *Cardamine* L. (*C. ambigua* O.E. Schulz, *C. schulzii* K. Urbanska-Worytkiewicz, *C. insueta* K. Urbanska-Worytkiewicz, *C. dentata* Schultes и др.), иногда у межрасовых гибридов *Cardamine* (Цвелёв, 2003; Marhold, 1994). В 2007–2008 гг. нами были изучены четыре популяции *Cardamine trifida* (Lam. ex Poir.) B.M.G. Jones (*Sphaerotorrhiza trifida* (Lam. ex Poir.) A. Khokhr.) на Южном и Среднем Урале, и выявлены случаи полной или частичной стерильности (Князев и др., 2010). В двух популяциях все особи отличались полной мужской стерильностью, и каждая из этих популяций была представлена генетически идентичными особями – клоном. Мы продолжили наши исследования для того, чтобы выяснить, насколько часто и в какой степени происходит стерилизация в популяциях *C. trifida*, как это влияет на их клоновое разнообразие. Также предполагалось установить, какие факторы способствуют стерилизации и преобладанию вегетативного размножения.

Основное внимание в своем исследовании мы уделили уральским популяциям *C. trifida*; для сравнения использовали популяции из

сибирской части ареала и из изолированного анклава на Среднерусской возвышенности.

**Материал и методика.** *Cardamine trifida* – короткокорневищный клубнеобразующий травянистый многолетник, весенний эфемероид. Для этого вида характерно преимущественно вегетативное размножение подземными клубеньками листового происхождения (Беркутенко, 1999) или такими же клубеньками, развивающимися в пазухах нижних стеблевых листьев (Голицын, 1947; Князев и др., 2010). Основной ареал *C. trifida* охватывает юг Западной и Восточной Сибири, российский Дальний Восток, северо-западную Монголию, Северный Китай (Горчаковский, 1969; Доронькин, 1994; Дорофеев, 1998). К западу от него имеется два обособленных реликтовых фрагмента ареала: 1) на Среднерусской возвышенности (между верховьями рек Ока и Дон (около 10 местонахождений), 2) на Среднем и Южном Урале (до 40 местонахождений). На Урале вид является позднеплейстоценовым реликтом сибирского происхождения (Горчаковский, 1969), произрастает в долинах рек западного макросклона.

Нами исследованы 11 популяций *C. trifida* в уральской части ареала (табл. 1, рис. 1), две популяции в основной части ареала (Иркутская обл.) и одна в европейской части ареала (Липецкая обл.). В каждой популяции были собраны подземные клубеньки с 24-х или более растений, произрастающих на расстоянии 5–10 м друг от друга. В 9 из 14 исследованных популяций собраны и зафиксированы в спирто-уксусном фиксаторе (3:1) соцветия *C. trifida*. В связи с тем, что доля генеративных особей в большинстве популяций очень низкая, количество исследованных соцветий меньше, чем выборка материала, отобранного для аллозимного анализа (5–15 соцветий или 20–60 цветков).

Приготовление экстрактов для изоферментного анализа и электрофорез в 6,4 %-ном полиакриламидном геле в трис-ЭДТА-боратной системе проводили по стандартной методике (Семериков, Беляев, 1995). Для идентификации клонов использованы 8 ферментных систем: фосфоклюкоизомераза (PGI), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6PGD), шикиматдегидрогеназа (SKDH), алкогольдегидрогеназа (ADH), лейцинаминопептидаза (LAP), эстераза (C-EST), глутаматоксалоацетат трансминаза (GOT), NADH дегидрогеназа (NADHdh).

В связи с полиплоидностью *C. trifida*, интерпретация электрофореграмм в терминах

Таблица 1

Исследованные популяции *C. trifida*

№ популяции*	Название популяции (выборки), сокращенное название	Дата сбора материала	Местонахождение	Ценогическая характеристика
			Средний Урал, р. Чусовая	
1	Георгиевская, GR	13 V 2007	Свердловская обл., Первоуральский р-н, по правому берегу, ниже скал Камни Георгиевские	Луг
2	Лёвинская, LW	13 V 2007	Там же, по правому берегу выше скал Камень Лёвинский	Под пологом соснового редколесья
			Южный Урал, бассейн верхнего течения р. Сим	
3	Берда, BR	08 V 2007	Челябинская обл., Ашинский р-н, по р. Берда выше устья р. Зырянка, левый берег	Умеренные заросли, сероольховники на пологом склоне
4	Сим-Курак, SK	13 V 2008	Там же, левый берег р. Сим ниже устья р. Курак	Осыпи под скалами и умеренные заросли
5	Гребни, GB	14 V 2008	Там же, правый берег ниже скал «Гребни»	Липняк на щебнистых склонах
			Южный Урал, р. Белая	
6	Дуги, DG	14 V 2008 10 V 2009	Респ. Башкортостан, Белорецкий р-н, по левому берегу у подножья и на скалах Доменные Ворота	По щебнистым, мшистым склонам, под пологом соснового редколесья
7	Ашкарка Вторая, A2	11 V 2009	Там же, по левому берегу около 2 км выше скал «Лесная пристань Шулемовка» (40 км вниз по течению от популяции «Дуги»)	По щебнистым, мшистым склонам, под пологом соснового редколесья
8	Шулемовка, SH	21 V 2007	Там же, по правому берегу, под скалами «Лесная пристань Шулемовка»	По щебнистым, мшистым склонам, под пологом соснового редколесья
9	Маячная, MCH	11 V 2009	Там же, по левому берегу, 58 км вниз по течению от популяции «Дуги»	По щебнистым, мшистым склонам, под пологом соснового редколесья
10	Тимирово, TM	12 V 2009	Респ. Башкортостан, Бурзянский р-н, по левому берегу прогив с. Тимирово (95 км вниз по течению от популяции «Дуги»)	Под пологом липняков и на скалистых склонах
11	Сагра, ST	12 V 2009	Там же, по правому берегу около 2 км ниже устья р. Сагра (106 км вниз по течению от популяции «Дуги»)	По щебнистым, мшистым склонам, под пологом соснового редколесья
			оз. Байкал, южный берег	
12	Буровщина, BW	26 V 2009	Иркутская обл., Слюдянский р-н, у дачного пос. Буровщина	Под пологом лиственного редколесья, по полянам
13	Мангутай, MN	26 V 2009	Там же, по левому берегу р. Безымянная, у дачного пос. Мангутай	Под пологом лиственного редколесья, по полянам
			Среднерусская возвышенность	
14	Плющань, PL	08 V 2010	Липецкая обл., Краснинский р-н, по правому берегу р. Дон, ниже устья р. Плющанка	Березняк-зеленомошник на известняковом щебне

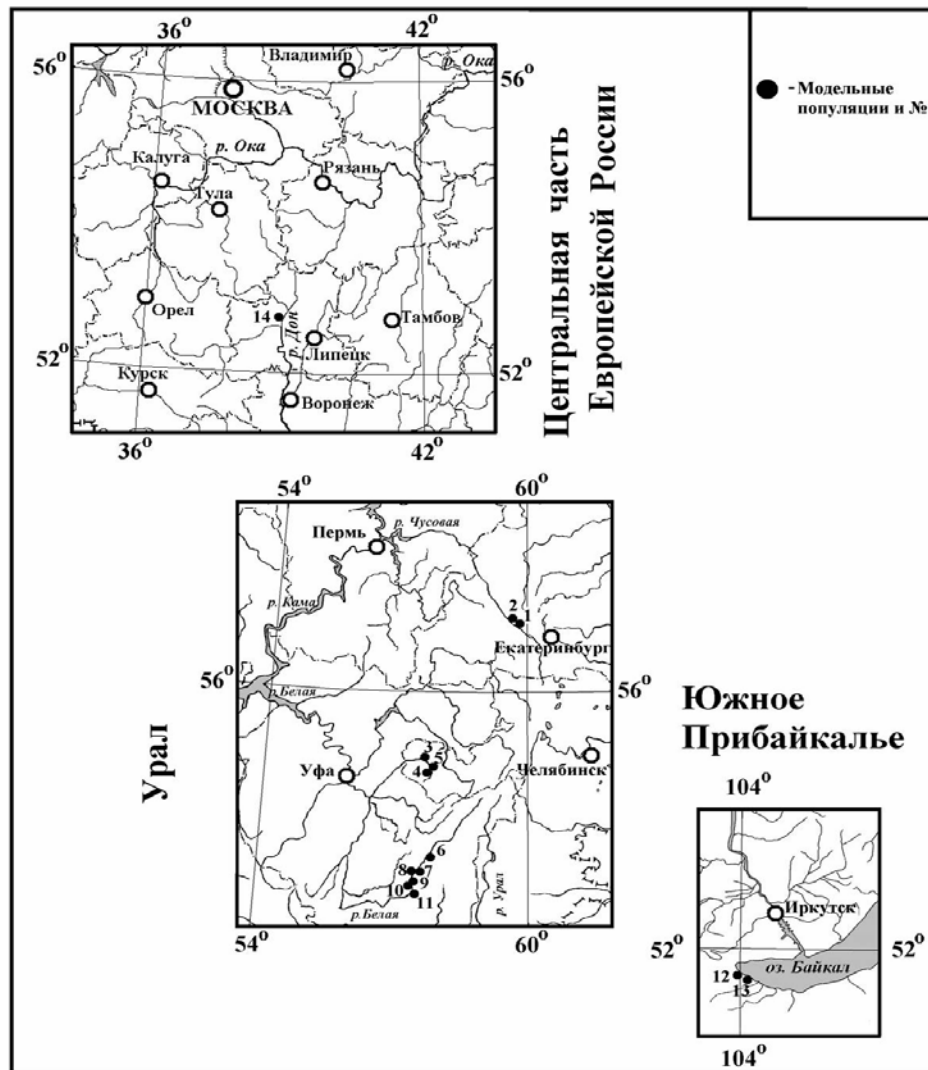


Рис. 1. Карта местонахождений исследованных популяций *Cardamine trifida*.

«локус-аллель» невозможна. Анализ изофореграмм позволил выявить своеобразные сочетания бэндов (окрашиваемых полос) по каждой ферментной системе, которые мы интерпретируем как морфы. Идентичные сочетания морф по исследованным системам у сравниваемых особей рассматривали как свидетельство принадлежности растений к одному изозимному фенотипу или генотипу (клону). Генотипическое разнообразие оценивали с помощью модифицированного индекса разнообразия Симпсона (D), предложенного для клональных растений (Ellstrand, Roose, 1987):  $D = 1 - \sum \{ [n_i(n_i - 1)] / [N(N - 1)] \}$ , где  $n_i$  – число выявленных в популяции изoenзимных фенотипов  $i$  (генотипов или клонов),  $N$  – общее число проанализированных растений. Индекс разнообразия варьирует от 0 в популяциях, состоящих из одного генотипа, до 1 в популяциях, где каждая особь является уникальным генотипом.

Состояние андроеца исследовали под бинокулярным стереоскопическим микроскопом МБС-10 и микроскопом Leica DM 2500. Фертильность пыльцевых зерен определяли ацетокарминовым методом.

**Результаты и их обсуждение.** Стерилизация мужской генеративной сферы – отличительная особенность *C. trifida* (табл. 2). В норме андроец представлен шестью тычинками разной длины. Четыре тычинки имеют длинные тычиночные нити, две – короткие. Пыльник четырехгнездный, с гнездами, овальными в продольном сечении. Во время развития андроеца отклонение от нормы наблюдается на нескольких этапах. Основные из них приведены ниже:

1. Нарушения морфогенеза тычинки, которые приводят к формированию стаминодиев, тычинок с сильно укороченными тычиночными нитями или сидячих тычинок.

Таблица 2

Генотипическое разнообразие в популяциях *Cardamine trifida* и состояние мужской генеративной сферы

Популяция	Генотипическое разнообразие			Уровень стерильности андроеца		
	выборка для аллозимного анализа	количество выявленных генотипов	D, индекс Симпсона	степень стерилизации спорогенной ткани пыльников	продукция пыльцевых зёрен от нормы, %	степень фертильности пыльцевых зёрен, %
Средний Урал, р. Чусовая						
GR	26	7	0,78	почти полная	<0,1	0
LW	27	8	0,79	полная	0	0
Южный Урал, бассейн верхнего течения р. Сим						
BR	24	1	0	-	-	-
SK	24	10	0,83	частичная	1-5	5-10
GB	24	12	0,87	частичная	1-5	0-70
Р. Белая						
DG	26	1	0	полная в большинстве пыльников	0,1-1	0
A2	24	1	0	-	-	-
SH	32	1	0	полная в большинстве пыльников	0	0
MCH	20	1	0	-	-	-
TM	24	1	0	-	-	-
ST	24	1	0	-	-	-
Оз. Байкал, южный берег						
BW	24	24	1	нет	90-100	90-95
MN	24	24	1	нет	90-100	10-100
Среднерусская возвышенность						
PL	24	22	0,96	частичная	1-5	5-30

**Примечание:** прочерки по популяциям стоят там, где эмбриологические исследования не проводились.

2. Нарушения в развитии спорогенной ткани пыльника, которые выражаются в отсутствии дифференциации микроспороцитов, частичной или полной их стерилизации. В случае частичной стерилизации микроспороцитов в пыльнике происходит образование небольшого числа фертильных пыльцевых зёрен, пыльник имеет нормально развитую стенку и сохраняет характерную форму. В случае полной стерилизации форма пыльника изменяется на почти грушевидную.

3. Частичная или полная стерилизация пыльцевых зёрен на разных стадиях гаметофитогенеза. Уровень стерильности мужского гаметофита в разных популяциях может изменяться от 0 до 100 %.

Анализ состояния андроеца показал (табл. 2), что стерилизация мужской генеративной сферы в той или иной степени характерна для всех изученных популяций. В сибирских популяциях BW и MN отмечен низкий уровень стерилизации андроеца, что приводит к высо-

кой эффективности опыления и семенного размножения. Изоферментный анализ показал, что сибирские популяции характеризуются высоким уровнем генотипической изменчивости (табл. 2) – каждый образец выборки, отобранный на расстоянии 5 м друг от друга, оказался уникальным генотипом. Несомненно, в этих популяциях вегетативное размножение *C. trifida* достаточно активное – хорошо прослеживаются компактные куртины, состоящие из десятков парциальных особей (по всей видимости, клоны), но их размеры не превышают шага отбора проб.

В среднерусской популяции PL отмечен ряд аномалий в развитии мужской репродуктивной сферы и высокий уровень стерилизации андроеца (табл. 2). Выявленные аномалии практически не сказываются на генотипической структуре популяции: только две особи имели идентичный генотип, все остальные были уникальными (D=0,96). Популяция PL отличается от остальных изученных высоким обилием *C. trifida* – в ценозе он является субдоминантом

3-го яруса (с обилием 4 по шкале Друде) и значительной долей цветущих особей, создающих весенний аспект. По всей видимости, при тесном контакте антропоэкологически совместимых особей перенос пыльцы осуществляется эффективно и даже небольшого количества пыльцы оказывается достаточно для поддержания высокого генетического полиморфизма.

У *C. trifida* мужская стерильность отмечена во всех районах исследования, но наиболее выражена на Урале. В разных частях уральского ареала нами выявлено 45 генетически различных клонов с полной мужской стерильностью. Очевидно, мужская стерильность возникала у *C. trifida* неоднократно. Генетическому разнообразию клонов с мужской стерильностью соответствует многообразие типов нарушений в развитии мужской репродуктивной сферы. Возможно, это свидетельствует о том, что мутации, вызывающие эти аномалии, могут быть связаны с разными частями генома. То же самое отмечено для других видов, например, в популяциях *Decodon verticillatus* (Dorken, Eckert, 2001; Eckert, Barrett, 1993). Поскольку на Урале преобладают клоны с полной и частичной мужской стерильностью, очевидно, что естественный отбор благоприятствовал сохранению соответствующих генетических дефектов. Такой отбор можно назвать «провоцирующим», поскольку он, обеспечивая тактический успех, приводит к эволюционному тупику.

Один из важных результатов исследования – выявление единственного клона с полной мужской стерильностью, расселившегося по р. Белой более чем на 100 км. Считается, что унипарентные виды проигрывают видам с нормальным половым размножением (бипарентными), поскольку имеют меньшую возможность к адаптации (Грант, 1984; Гребельный, 2008; Orive, 1993). Однако в долине р. Белой один клон освоил практически все местообитания (кроме луговых сообществ), известные у этого вида на Урале: скальные обнажения (большая часть популяции DG), умеренные заросли кустарников (часть популяции DG), сосняки зеленомошники на щебнистых склонах (МСН), липняки разнотравные (ТМ), остепненные кустарниковые склоны (по левому берегу напротив урочища Акбута). Таким образом, следует предполагать, что по крайней мере у изучаемого вида значительная часть адаптационного потенциала обеспечивается на уровне особи (единственного генотипа), а не на уровне системы генотипов. Возраст белорецко-

го клона может оказаться весьма значительным. По-видимому, в климатически неблагоприятную эпоху позднего плейстоцена исходная популяция сократилась до единственного клона, который после восстановления приемлемых условий (в голоцене) широко распространился по долине р. Белая. Если, в эволюционном смысле, стерильные клоны бесперспективны (Грант, 1984, Гребельный, 2008), то их тактические преимущества оказываются неожиданно значимыми и вполне долговременными даже в условиях экологической неоднородности и нестабильности. Возможно, решающие преимущества бипарентных видов над клонами проявляются только в условиях фитотий (инвазии новых фитофагов, штаммов и видов вирусных, грибковых заболеваний и др.), к которым клоны оказываются неустойчивыми.

*A priori* допустимо предположение, что основной механизм расселения *C. trifida* – гидрорхорный (клубеньками и целыми растениями с участками почвы во время половодий), а обмен диаспорами между соседними популяциями существенен и постоянен. Однако полученные данные противоречат этим предположениям. Так, популяция BR представлена единственным клоном, хотя расположена лишь в 3 км от долины р. Сим, где отмечается достаточно высокий генетический полиморфизм популяций. Таким образом, за время существования популяции BR она не была сколько-нибудь существенно «разбавлена» другими генотипами. Аналогично, в популяциях LW и GR, расположенных лишь в 3 км друг от друга по одному берегу р. Чусовая, общих клонов (генотипов) не установлено. По всей видимости, реализуется другая модель – обмен диаспорами между популяциями в пределах одной реки происходит, но редко, например, во время уникальных (катастрофических) наводнений.

Естественно предполагать, что нормальное развитие андроцея не только достаточно, но и необходимо для эффективного опыления и устойчивого семенного размножения. Однако эмбриологические, генетические исследования в популяции PL, так же как наблюдения *in situ* показали, что даже при глубоких нарушениях развития андроцея *C. trifida* и многократном снижении количества фертильных пыльцевых зерен некоторое количество плодов образуется, и этого оказывается достаточно для поддержания генетического полиморфизма на высоком уровне. В сочетании с вегетативным размножением это-

го оказывается достаточно для неопределенного долгого сохранения популяции и поддержания ее ценологических позиций.

По нашему мнению, генетическое обеднение уральских популяций вызывается не столько высоким уровнем мужской стерильности, сколько экологическими факторами. Если подходящие для произрастания вида участки располагаются мозаично – а местные условия

лишь приемлемы, но не оптимальны, – семенное размножение может оказаться крайне неэффективным и приводит к «провоцирующему» отбору, дающему значительные конкурентные преимущества бесплодным растениям.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 10-04-00989а и 10-04-96012-р\_урал\_а).

## ЛИТЕРАТУРА

- Беркутенко А.Н.** Природа необычных подземных органов *Cardamine trifida* (Lam. ex Poiret) В.М. Jones, или имеют ли родовое значение признаки вегетативных органов в систематике Cruciferae? // Мат. VI междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М., 1999. – С. 34–35.
- Голицын С.В.** *Dentaria alaunica* S. Golits. sp. nova // Выбор семян Ботанического сада Воронежского ун-та. – Воронеж, 1947. – Вып. 8. – С. 27.
- Горчаковский П.Л.** Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. – Свердловск, 1969. – 286 с.
- Грант В.** Видообразование у растений. – М.: Мир, 1980. – 407 с.
- Гребельный С.Д.** Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. – СПб.: ЗИН РАН, 2008. – 286 с.
- Доронькин В.М.** *Sphaerotorrhiza* (O.E. Schulz) Khokhr. – Шарокоренник (зубяночка) // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1994. – Т. 7. – С. 78.
- Дорофеев И.В.** Семейство крестоцветных – Cruciferae (Brassicaceae) средней полосы Европейской части Российской Федерации // Turczaninowia, 1998. – Т. 1, № 3. – С. 5–91.
- Капралов М.В., Кутлунина Н.А.** Репродуктивная биология вивипарной *Saxifraga cernua* (Saxifragaceae) на Урале // Бот. журн., 2005. – Т. 90, № 2. – С. 227–233.
- Князев М.С., Кутлунина Н.А., Зимницкая С.А., Беляев А.Ю.** Распространение и генотипическая изменчивость *Cardamine trifida* (Brassicaceae) на Урале // Бот. журн. 2010. – Т. 95, № 12. – С. 1718–1726.
- Кручнев В.А.** Генная и цитоплазматическая мужская стерильность растений. – М.: Колос, 1973. – 277 с.
- Левичев И.Г., Туниев Б.С., Тимухин И.Н.** О происхождении *Gagea spathacea* (Liliaceae) во флоре Кавказа // Бот. журн., 2010. – Т. 95, № 4. – С. 464–481.
- Поддубная-Арнольди В.А.** Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. – М.: Наука, 1982. – 350 с.
- Семериков В.Л., Беляев А.Ю.** Аллозимный полиморфизм в природных популяциях и культурных сортах клевера лугового (*T. pratense* L.) // Генетика, 1995. – Т. 31, № 6. – С. 815–819.
- Цвелёв Н.Н.** О некоторых крестоцветных (Brassicaceae) Восточной Европы // Новости сист. высш. раст., 2003. – Т. 35. – С. 95–108.
- Dorken M.E., Eckert C.G.** Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant *Decodon verticillatus* (Lythraceae) // J. Ecol., 2001. – Vol. 89. – P. 339–350.
- Dorken M.E., Neville K.L., Eckert C.G.** Evolutionary vestigialization of sex in clonal plant: selection versus neutral mutation in geographically peripheral populations // Proc. R. Soc. Lond. B, 2004. – Vol. 271. – P. 2375–2380.
- Eckert C.G.** The loss of sex in clonal plants // Evol. Ecol., 2002. – Vol. 15. – P. 501–520.
- Eckert C.G., Barrett S.C.H.** Clonal reproduction and pattern of genotypic diversity in *Decodon verticillatus* (Lythraceae) // Amer. J. Bot., 1993. – Vol. 80. – P. 1175–1182.
- Ellstrand N.C., Roose M.L.** Pattern of genotypic diversity in clonal plant species // Amer. J. Bot., 1987. – Vol. 74. – P. 123–131.
- Funamoto T., Nacamura T.** Notes on somatic chromosome numbers in Japanese *Saxifraga*. (3) Karyotypes and pollen grains of three species // La Kromosomo, 1996. – Vol. 2. – P. 2792–2798.
- Li W., Wang B., Wang J.** Lack of genetic variation of an invasive clonal plant *Eichhornia crassipes* in China revealed by RAPD and ISSR markers // Aquatic Bot., 2006. – Vol. 84, № 2. – P. 176–180.
- Lui K., Thompson F.L., Eckert C.G.** Causes and consequences of extreme variation in reproductive strategy and vegetative growth among invasive populations of a clonal aquatic plant, *Butomus umbellatus* L. (Butomaceae) // Biol. Invas., 2005. – № 7. – P. 427–444.
- Marhold K.** Taxonomy of the genus *Cardamine* L. (Cruciferae) in the Carpathians and Pannonia. I. *Cardamine pratensis* group // Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 1994. – Vol. 29, № 3. – P. 335–374.

---

**McLellan A.J., Prati D., Kalts O., Schmid B.** Structure and analysis of phenotypic and genetic variation in clonal plants // The ecology and evolution of clonal plants // H. de Kroon, J. van Groenendael (eds.). – Backhuys Publishers, Leiden, 1997. – P. 185–210.

**Wehrmeister R.R., Bonde E.K.** Comparative aspects of growth and reproductive biology in arctic and alpine population of *Saxifraga cernua* L. // Arc. Alp. Res., 1977. – Vol. 9. – P. 401–406.

**Zhang Yu-Ye., Zhang D-J., Barret S.** Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant // Mol. Ecol., 2010. – Vol. 19, № 9. – P. 1774–1786.