

УДК 581.163 + 582.623.2

АПОМИКТИЧНЫЙ СПОСОБ РЕПРОДУКЦИИ У ИВ

Е. В. Угольникова

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Учебно-научный центр «Ботанический сад»
410010, Саратов, ул. Академика Навашина, 1
E-mail: cat.ugolnikova@yandex.ru*

В ходе цитоэмбриологического исследования и исследования семенной продуктивности растений видов рода *Salix* L. (Salicaceae), произрастающих в различных районах Саратовской области, впервые установлена способность к гаметофитному апомиксису в 12 популяциях 8 видов.

Ключевые слова: гаметофитный апомиксис, семенная продуктивность популяции, режимы цветения, *Salix*, цитоэмбриология.

АПОМИКТИК REPRODUCTION WAY OF WILLOWS (*SALIX* L.)

E. V. Ugolnikova

During the cytoembryological investigation and the research of seed productivity of the species of *Salix* L. (Salicaceae), growing in the different areas of Saratov region the ability of gametophyte apomixis was found out in 12 populations of 8 species of willows. This way of seeded reproduction of willows was noticed for the first time.

Key words: apomixis, seed productivity of population, regime of flowering, *Salix*, cytoembryology.

Основная масса родов с апомиктичными видами сосредоточена в восьми семействах цветковых. Это семейства Asteraceae: Poaceae, Rosaceae, Rutaceae, Orchidaceae, Liliaceae, Ranunculaceae, Fabaceae (Хохлов и др., 1978). При этом большую часть апомиктов включают в себя семейства Asteraceae и Poaceae, которые в основном и подвергались многолетним и многочисленным исследованиям (Хохлов и др., 1978; Кашин, 2006; Кашин и др., 2009; Grant, 1981; Nogler, 1984; Czapik, 1996; Carman, 1995, 1997, 2000).

В общей сложности цветковые растения изучены в отношении способа семенного размножения явно недостаточно. Диагностика способа семенного размножения проводилась в основном с использованием цитоэмбриологического изучения мегagamетофитогенеза и структуры мегagamетофита. Эмбриологические данные получены лишь примерно для 20% от общего числа родов покрытосеменных (Кашин и др., 2009).

В связи с этим любые исследования системы семенного размножения цветковых растений заслуживают внимания. Целью наших исследований было выявление частоты амфи- и апомиксиса в популяциях видов рода *Salix* (Salicaceae).

Некоторые авторы считают, что у ив нередки случаи апомиксиса, причём как гаметофитного, так и спорофитного (Поддубная-Арнольди, 1976). Однако сведения об апомиксисе в данной группе очень фрагментарны и противоречивы. Работы, посвящённые данному вопросу, относятся к 30–60-м гг. прошлого столетия (Федорова-Саркисова, 1931; Бекетовский, 1932; Ikeno, 1922; Blackburn, Harrison, 1924; Hakansson, 1956; Nagaraj, 1952; Tralav, 1957; Копецку, 1960a,b). В списках апомиксичных видов, родов и семейств последнего времени данный род вообще не указывается (Asker, Jerling, 1992; Carman, 1995, 1997). С. С. Хохлов с соавт. (1978) в списке апомиксичных видов указывают 4 вида ив и 7 типов межвидовых гибридов, у которых отмечена способность к неуставленным формам автономного гаметофитного апомиксиса.

Материал и методика

Исследование проводилось в 2010–2012 гг. в 17 популяциях 10 видов рода *Salix*: *S. acutifolia*, *S. caprea*, *S. cinera*, *S. vinogradovii*, *S. triandra*, *S. rosmarinifolia*, *S. dasyclados*, *S. fragilis*, *S. caspica*, *S. alba*. Исследовали популяции в различных районах Саратовской области: Аткарском, Балашовском, Красноармейском, Краснокутском, Лысогорском, Марксовском, Новобурасском, Петровском, Татищевском и Федоровском. Для ряда видов исследовали по две – три популяции, произрастающие в достаточно удаленных друг от друга районах области. Большинство популяций исследовали в течение 2–3 лет. Видовая принадлежность ив определена доктором биологических наук, проф. М. А. Березуцким.

Апомиксис у ив диагностировали на основе сравнительных данных о семенной продуктивности растений при свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения. Возможность опыления и оплодотворения

женских цветков предотвращали с помощью механической изоляции 30 соцветий с 30 женских особей случайной выборки. Частота завязываемости семян при свободном опылении или при беспыльцевом режиме цветения вычислялась как процентное отношение числа выполненных семян к общему числу семян в соцветии.

Растения исследуемых популяций подвергали дополнительному цитозембриологическому контролю. Структуру семязачатков и зародышевых мешков исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием метода просветления семязачатков (Негт, 1971). О частоте апомиксиса судили по частоте встречаемости в семязачатках апоспорических инициалей или их производных, а также зародышевых мешков с признаками развития зародыша и (или) эндосперма без оплодотворения. В целом проанализировано 6156 семязачатков.

Результаты и их обсуждение

В табл. 1 приведены сравнительные данные о семенной продуктивности ив при свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения за 2010–2012 гг.

У растений исследованных видов *Salix* при свободном цветении в 2010–2011 гг. в популяциях в основном отмечена высокая семенная продуктивность – от 53 до 93%. 2012 г., в сравнении с предыдущими, характеризовался общим снижением частоты завязываемости семян при свободном цветении, которая в основном составила от 0 до 55%, хотя в отдельных случаях была на уровне 70–85%.

Таблица 1

Семенная продуктивность растений исследованных видов рода *Salix* в популяциях Саратовской области

№ популяции*	Название вида	Год исследования	Частота завязываемости семян, %	
			При свободном цветении	При беспыльцевом режиме цветения
1	<i>S. acutifolia</i> Willd.	2010	55.61±4.93	7.15±1.64
8	<i>S. acutifolia</i> Willd.	2011	26.74±7.20	0
		2012	86.01±3.48	43.96±7.12
12	<i>S. acutifolia</i> Willd.	2011	70.30±2.96	0
		2012	86.27±1.59	9.57±3.18
2	<i>S. caprea</i> L.	2010	82.70±3.55	0

№ популяции*	Название вида	Год исследования	Частота завязываемости семян, %	
			При свободном цветении	При беспыльцевом режиме цветения
17	<i>S. caprea</i> L.	2011	6.62±2.59	0
		2012	43.13±4.55	0
4	<i>S. cinerea</i> L.	2010	–	0
		2011	–	0
		2012	46.29±5.98	16.52±4.46
5	<i>S. vinogradovii</i> A. Skvorts	2010	69.18±3.23	0
		2011	60.49±6.54	0.67±0.27
		2012	45.97±7.24	7.94±2.26
6	<i>S. triandra</i> L.	2010	–	0
		2011	92.83±3.79	1.24±0.41
		2012	85.16±4.50	9.95±2.62
28	<i>S. triandra</i> L.	2012	85.65±5.73	0
9	<i>S. rosmarinifolia</i> L.	2010	–	0
		2012	75.17±2.64	6.82±2.75
10	<i>S. rosmarinifolia</i> L.	2010	56.41±6.29	4.05±1.12
		2011	53.25±5.32	0.64±0.38
20	<i>S. rosmarinifolia</i> L.	2011	63.58±4.69	1.90±1.45
		2012	34.52±7.10	13.61±5.21
16	<i>S. dasyclados</i> Wimm.	2011	35.61±7.10	0
		2012	69.85±3.34	0
19	<i>S. fragilis</i> L.	2011	62.74±5.30	0
		2012	54.68±6.16	10.67±3.31
31	<i>S. fragilis</i> L.	2012	0.67±0.34	0
27	<i>S. caspica</i> Pall.	2012	36.98±6.59	28.12±6.51
30	<i>S. alba</i> L.	2012	17.60±5.68	0

Примечание. По незаполненным ячейкам данных нет; * приведены условные номера популяций по полевому журналу.

В условиях беспыльцевого режима семена завязались у растений 11 популяций 7 видов, а именно: *S. acutifolia*, *S. cinerea*, *S. fragilis*, *S. caspica*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*. Максимальное количество семян, завязавшихся при беспыльцевом режиме цветения, при этом отмечено у растений видов *S. acutifolia* ($43.96 \pm 7.12\%$), *S. cinerea* ($16.52 \pm 4.46\%$), *S. rosmarinifolia* ($13.61 \pm 5.21\%$), *S. fragilis* ($10.67 \pm 3.31\%$), *S. caspica* ($28.12 \pm 6.51\%$).

В остальных случаях в соцветиях либо развитие останавливалось на стадии зрелых цветков (*S. caprea*, *S. dasyclados*, *S. fragilis*, *S. triandra*), либо происходило формирование партенокарпических плодов (*S. rosmarinifolia*, *S. vinogradovii*, *S. cinerea*).

Во все годы исследования ни в двух популяциях *S. caprea*, ни в популяции *S. dasyclados* не имела место завязываемость семян при беспыльцевом режиме цветения. Это указывает на то, что растения данных видов не воспроизводятся путем гаметофитного апомиксиса, либо для них характерна псевдогамная форма.

Интересно, что в 2012 г. в популяциях всех видов, у которых отмечена способность к автономному апомиксису по семенной продуктивности, частота завязываемости семян путём апомиксиса была существенно выше, чем в два предыдущих года. Это указывает на зависимость частоты завязываемости семян путём апомиксиса от климатических условий года.

При этом у ряда видов (*S. vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*, вероятно, и у *S. cinerea*) при высокой семенной продуктивности в условиях свободного цветения в 2010 и 2011 гг. растения популяций характеризовались низкой семенной продуктивностью при беспыльцевом режиме цветения. В 2012 г. у растений в популяциях этих видов наблюдалась тенденция к снижению семенной продуктивности при свободном цветении на фоне более высокой завязываемости апомиктичных семян, чем в предыдущие годы. Таким образом, между частотой завязываемости семян при свободном цветении и частотой завязываемости семян при беспыльцевом режиме цветения у растений этих видов наблюдалась обратная зависимость: чем ниже частота завязываемости семян имела место при свободном цветении, тем она была выше при беспыльцевом режиме цветения. Это приводит к заключению о том, что у растений этих видов *Salix* в неблагоприятных условиях, приводящих к снижению семенной продуктивности при амфимиктичном воспроизводстве, вероятно, возрастает доля семян, образующихся апомиктичным путём.

Для подтверждения данных по семенной продуктивности было проведено цитоэмбриологическое изучение структуры мегагаметофита и прилегающих областей семязачатка некоторых видов рода *Salix*. Результаты исследований представлены в табл. 2. В целом эти результаты подтвердили склонность к гаметофитному апомиксису у видов, у которых она была выявлена при изучении семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения.

Таблица 2

Цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса у растений исследованных видов *Salix*

№ популяции	Название вида	Год исследования	Зародышевые мешки нормального строения, %	Дегенерировавшие ЗМ, %	Частота обнаружения признаков гаметофитного апомиксиса, %					
					Развитие без оплодотворения			Аспорические инициали	Дегенерировавшие зуспорические ЗМ и аспорические инициали	Всего
					Проэмбрио	Эндосперма	Обеих структур			
1	<i>S. acutifolia</i>	2010	58.72	7.83	6.05	1.78	3.91	16.37	5.34	33.45
12	<i>S. acutifolia</i>	2011	94.18	0.0	0.0	0.0	0.0	5.82	0.0	5.82
8	<i>S. acutifolia</i>	2010	93.47	0.2	0.2	0.0	0.0	4.29	1.63	6.12
		2011	96.39	0.0	0.0	0.0	0.0	3.05	0.55	3.60
2	<i>S. caprea</i>	2010	86.56	1.65	0.0	0.0	0.0	7.08	4.72	11.80
		2011	91.74	3.81	0.0	0.0	0.0	4.03	0.42	4.45
6	<i>S. triandra</i>	2010	95.14	0.0	0.37	0.0	0.0	4.48	0.0	4.85
		2011	96.91	0.0	0.0	0.0	0.0	3.09	0.0	3.09
4	<i>S. cinerea</i>	2010	98.59	0.28	0.0	0.0	0.28	0.84	0.0	1.12
		2011	96.05	0.0	0.0	0.0	0.0	3.94	0.0	3.94
5	<i>S. vinogradovii</i>	2010	86.45	0.33	2.00	0.0	0.0	10.20	1.00	13.20
		2011	97.42	0.51	0.0	0.0	0.0	2.06	0.0	2.06

№ популяции	Название вида	Год исследования	Зародышевые мешки нормального строения, %	Дегенерировавшие ЗМ, %	Частота обнаружения признаков гаметофитного апомиксиса, %					
					Развитие без оплодотворения			Аспорические инициалы	Дегенерировавшие зуспорические ЗМ и аспорические инициалы	Всего
					Проэмбрио	Эндосперма	Обеих структур			
10	<i>S. rosmarinifolia</i>	2010	92.63	0.46	0.0	0.0	0.0	6.91	0.0	6.91
		2011	94.44	1.51	0.0	0.0	0.0	4.04	0.0	4.04
9	<i>S. rosmarinifolia</i>	2010	91.94	0.95	0.0	0.0	0.0	7.11	0.0	7.11
20	<i>S. rosmarinifolia</i>	2011	95.98	0.0	0.0	0.0	0.0	4.01	0.0	4.01
19	<i>S. fragilis</i>	2011	97.00	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	0.0	3.00
16	<i>S. dasyclados</i>	2011	99.62	0.0	0.0	0.0	0.0	0.38	0.0	0.38

У растений всех трех исследованных популяций *S. acutifolia* обнаружены цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса. При этом максимальной их доля была выявлена в популяции № 1 в 2010 г. (33.45%). Основным цитоэмбриологическим признаком гаметофитного апомиксиса было формирование в семязачатках аспорических инициалей (с частотой более 21%), реже отмечалось развитие яйцеклетки без оплодотворения (преждевременная эмбриония) (с частотой более 6%), развитие эндосперма без оплодотворения (с частотой около 2%) и развитие обеих структур без оплодотворения (с частотой около 4%). В то же время в 2011 г. у растений популяции № 12 частота формирования в семязачатках рядом с зуспорическим зародышевым мешком или тетрадой мегаспор аспорических инициалей была существенно ниже (5.82%), а остальные цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса у растений не обнаружены. У растений популяции № 8 данного вида в оба года наблюдений частота встречаемости цитоэмбриологических признаков гаметофитного апомиксиса была относительно стабильной и

близкой к той, что отмечена в популяции № 12 в 2011 г. (3.55–5.94%). При этом из признаков гаметофитного апомиксиса в основном отмечено присутствие в семязачатках апоспорических инициалей.

Частота встречаемости цитоэмбриологических признаков апомиксиса выше 10 % выявлена в 2010 г. в популяциях *S. caprea* (11.80%) и *S. vinogradovii* (13.20%). При этом в качестве единственного признака гаметофитного апомиксиса у *S. caprea* обнаружено формирование в семязачатках апоспорических инициалей (с частотой около 7%). Интересно, что чаще всего формирование апоспорических инициалей происходило в присутствии дегенерирующих эуспорических мегагаметофитов. Близкий характер изменчивости имел место и у *S. vinogradovii*. Выше уже упоминалось о том, что при беспыльцевом режиме цветения у растений данных видов семена либо не завязывались (*S. caprea*), либо завязались с невысокой частотой (менее 8%) (*S. vinogradovii*) во все годы наблюдения. Это говорит о том, что либо у них апомиксис встречается лишь в псевдогамной форме, либо апоспорические инициали в части семязачатков останавливаются в развитии, и на их основе не формируются семена.

Цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса с более низкой частотой (в основном на уровне 5–7%) выявлены и у растений остальных трёх исследованных видов (*S. triandra*, *S. cinerea* и *S. rosmarinifolia*).

Обращает на себя внимание тот факт, что в целом у растений исследованных популяций наблюдалась более низкая доля обнаружения цитоэмбриологических признаков апомиксиса в сравнении с частотой завязываемости семян при беспыльцевом режиме цветения. Это связано с тем, что на момент фиксации соцветий (стадии бутона содержащихся в них цветков) в семязачатках далеко не все цитоэмбриологические признаки апомиксиса обнаруживались, так как морфологически они становятся различимыми лишь на последующих стадиях развития структур цветка, зачастую уже в условиях «затянутого» цветения.

Выводы

Таким образом, установлена способность к факультативному гаметофитному апомиксису у растений 12 популяций 8 видов *Salix* (*S. acutifolia*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*, *S. fragilis*, *S. caspica*). Для всех исследованных видов эта способность

отмечена впервые. Максимальная частота цитоэмбриологических признаков гаметофитного апомиксиса обнаружена у растений *S. acutifolia* и *S. caprea*. Для *S. acutifolia* отмечена и максимальная частота завязываемости апомиктичных семян. Растениям всех исследованных видов свойственна апоспория.

Показано, что растениям *S. acutifolia*, *S. triandra*, *S. vinogradovii*, *S. rosmarinifolia*, *S. fragilis*, *S. caspica*, хотя и с варьирующей частотой, но все же свойственна способность к автономному апомиксису. *S. caprea* и *S. cinerea*, скорее всего, псевдогамные апомикты.

Список литературы

Бекетовский А. Н. К вопросу о партенокарпии *Salix alba* L., *S. capreae* L., *Populus alba* L., *Ulmus campestris* L. // Бот. журн. СССР. 1932. Вып. 17. С. 358–400.

Кашин А. С. Гаметофитный апомиксис как неустойчивая система семенного размножения у цветковых. Саратов, 2006. 310 с.

Кашин А. С., Юдакова О. И., Кочанова И. С. и др. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах Asteraceae и Роасеae (на примере видов флоры Саратовской области) // Ботан. журн. 2009. Т. 94, № 5. С. 744–756.

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

Федорова-Саркисова О. В. Об апогамии у ив // Тр. Ин-та исследов. по лес. хоз-ву и лес. пром. 1931. Вып. 10. С. 59–63.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.

Asker S. E., Jerling L. Apomixis in Plants. Boca Raton, 1992. 298 p.

Blackburn K. B., Harrison J. W.H. A preliminary account of chromosomes and chromosome behaviour in the Salicaceae // Ann. Bot. 1924. Vol. 38. P. 361–378.

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

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

Carman J. G. The evolution of gametophytic apomixis // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 218–245.

Czapik R. Embryological aspects of apomixis in the family Rosaceae // Acta Soc. Bot. Polon. 1996. № 65 (1–2). 188 p.

Grant V. Plant speciation. N. Y., 1981. 563 p.

Hakansson A. Chromosome number and meiosis *Salix (grandifolia x gracilistyla)* x *S. (silesiaca x argyptiaca)* // *Hereditas*. 1956. Vol. 42. P. 519–520.

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

Ikeno S. On hybridization of some species of *Salix* // *Ann. Bot.* 1922. Vol. 36. P. 175–191.

Kopecky F. Experimentelle Erzeugung von haploiden Weibpappeln (*Populus alba* L.) // *Silvac. genet.* 1960b. Vol. 9. P. 102–105.

Kopecky F. Haploid *Populus alba* L. kiserletleioallitasa // *Erdesz. Kutatasok*. 1960a. Vol. 56. P. 151–158.

Nagaraj M. Floral morphology of *Populus deltoids* and *P. tremuloides* // *Bot. gaz.* 1952. Vol. 114, № 2. P. 222–243.

Nogler G. A. Gametophytic apomixes // *Embryology of angiosperms* / ed. B. M. Johri. Springer-Verlag, 1984. P. 475–518.

Tralav H. Uber die haploid Form von *Populus tremula* L. // *Bot. Not.* 1957. Vol. 110. P. 481–483.

УДК 581.3

АПОМИКТИЧНЫЕ ВИДЫ РОДА *HIEROCHLOË* R. BR.

О. И. Юдакова

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского,
410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: yudakova oi@info.sgu.ru

В статье представлены результаты цитоэмбриологического исследования двух видов злаков: *Hierochloë glabra* (две популяции с п. Камчатка) и *H. repens* (популяция из Нижнего Поволжья). Установлено, что растения изученных популяций обоих видов характеризуются высокой частотой семязачатков с несколькими (2–4) мегагаметофитами (5,7; 8,6 и 25% соответственно). Это указывает на апоархеспорию – образование нередуцированных зародышевых мешков из соматических клеток нуцеллуса. В части неоплодотворенных мегагаметофитов присутствовали проэмбрио и ядерный эндосперм, что свидетельствует о возможности партеногенеза и автономного эндоспермогенеза, по крайней мере, на ранних стадиях развития.

Ключевые слова: апомиксис, партеногенез, автономный эндоспермогенез, апоархеспория, злаки, *Hierochloë*.