

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. kiserletieloallitasa // *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*.

АПОМИКТИК СПЕЦИЕС ИΝ GENUS *HIEROCHLOË* R. BR.

O. I. Yudakova

Apomictic species in genus *Hierochloë* R. Br. – The article is dedicated to cytoembryology investigation of two cereals species: *Hierochloë glabra* (two populations from Kamchatka) and *H. repens* (one population from Lower Volga region). The plants of these populations are characterized by high frequency of ovules with few (2–4) megagametophytes (5,7; 8,6 и 25%, respectively). This point to the apoarhespory – development of unreduced embryo sacs from somatic nucellus cells. The some unfertilized embryo sacs contain proembryo and nuclear endosperm, which indicate a potential of parthenogenesis and autonomous endospermogenesis, at least in the early development stage.

Key words: apomixis, parthenogenesis, apoarhespory, autonomous endospermogenesis, cereals, *Hierochloë*.

Анализ распределения апомиктичных форм в системе покрытосеменных растений показывает, что они не равномерно распределены по таксонам, а приурочены к определенным семействам и родам (Хохлов, 1967; Carman, 1995; Шишкинская и др., 2004). Одним из таких родов является *Hierochloë* (Poaceae). Он включает около 30 видов злаков, обитающих в умеренных и высоких широтах обоих полушарий и в горах тропиков. В России и сопредельных странах встречается 8 видов, некоторые из них являются лекарственными травами, используются в пищевой промышленности для приготовления ароматических настоек и эссенций. Эмбриологические признаки апомиксиса описаны у *H. alpina* (Willd.) Roemer Schultes ssp. *alpina* ($2n=56, 64, 66, 68, 71, 72, 74-78$) (Weimarck, 1970, 1976), *H. australis* (Schradler) Roemer Schultes ($2n=14$) (Weimarck, 1967), *H. glabra* Trin. s. l. (Шишкинская, Юдакова, 2001), *H. odorata* (L.) Beauv (Weimarck, 1967; Norstog, 1957, 1960), *H. odorata* ssp. *baltica* G. Weim. ($2n=42$) (Weimarck, 1981), *H. hirta* (Schrank) Borbas ssp. *hirta* ($2n=56$), *H. hirta* ssp. *arctica* (Presl) G. Weim. (Weimarck, 1971, 1975, 1981), *H. monticola* Mez (Weimarck, 1967).

У всех изученных апомиктичных видов зубровок отмечена апоархеспория Роа (Hieracium)-типа, при которой нередуцированные зародышевые мешки развиваются из соматических клеток нуцеллуса в результате трех последовательных митотических делений. Только у *H. odorata* (Norstog, 1957) в двух популяциях из Мичигана наблюдалась зачаточная

форма апоархеспории, когда нуцеллярные клетки, расположенные рядом с материнской клеткой мегаспор, увеличивались в размерах и сильно вакуолизировались, но их дальнейшего развития не происходило.

У *H. alpina* и *H. monticola* обнаружены интересные случаи формирования в пыльниках структур, которые морфологически соответствовали женским гаметофитам (Weimarck, 1970).

Целями проведенного исследования были диагностика способа семенной репродукции и сравнительный цитоэмбриологический анализ растений популяций двух видов зубровок, произрастающих в разных климатических и географических условиях: *H. glabra* Trin. s. l. (п. Камчатка) и *H. repens* (Host) P. Beauv (Нижнее Поволжье).

Материал и методика

Объектом исследования послужили растения трех популяций: 1) *H. glabra* (п. Камчатка, окрестности г. Елизово); 2) *H. glabra* (п. Камчатка, побережье Тихого океана); 3) *H. repens* (Нижнее Поволжье, окрестности с. Поповка Саратовской обл.). В разгар цветения проводили сбор и фиксацию ацетоалкоголем (3:1) 10 растений с площади не менее 20 м². Из цветков каждого соцветия выделяли не менее 20 семязачатков, из которых приготавливали временные препараты с использованием метода просветления растительных клеток (Негг, 1971; Юдакова и др., 2012) и метода ферментативной мацерации с последующей диссекцией семязачатков (Куприянов, 1978). Микрофотографирование осуществляли с использованием видеоадаптора «Cannon» и программы визуализации изображения «Zoombrowser».

Результаты и их обсуждение

У растений камчатских популяций *H. glabra* в семязачатках формировалось от 1 до 4 зародышевых мешков. Частота образования семязачатков с множественными мегагаметофитами составила в первой популяции 5,7%, во второй – 8,6% (таблица). У злаков, для которых характерен одноклеточный археспорий, присутствие в семязачатке нескольких зародышевых мешков является своего рода маркерным признаком апоархеспории (Хохлов и др., 1978). При этой форме апомиксиса возможно одновременное развитие редуцированного женского гаметофита из мегаспоры и одного или нескольких нередуцированных мегагаметофитов из соматических клеток нуцеллуса.

Зрелые зародышевые мешки *H. glabra*, как правило, имели нетипичную для половых злаков морфологию: они были округлыми, с крупными вакуолями, небольшим количеством цитоплазмы и нередко содержали нестандартный или неполный комплект элементов (рис. 1). В 6,5% исследованных мегагаметофитов растений первой популяции и в 11,1% второй популяции присутствовали дополнительные яйцеклетки или полярные ядра (рис. 1, з). В зародышевых мешках с неполным комплектом элементов, как правило, недоставало синергид или антипод (см. рис. 1, з)

Структура зародышевых мешков растений *H. glabra* и *H. repens*

Вид	Место обитания популяции	Количество семязачатков		Количество зародышевых мешков	
		Всего	С несколькими зародышевыми мешками, %	Всего	С зародышем и интактными полярными ядрами, %
<i>H. glabra</i>	Камчатка (г.Елизово)	259	8,6	303	4,9
	Камчатка (по-бережье Тихого океана)	118	5,7	134	1,3
<i>H. repens</i>	Нижнее Поволжье	80	25,0	105	0,0

Растения поволжской популяции *H. repens* характеризовались теми же эмбриологическими особенностями, что и растения камчатских популяций *H. glabra*, несмотря на произрастание их в совершенно других климатических и географических условиях. У *H. repens*, как и у *H. glabra*, в части семязачатков (25,0%) формировалось несколько мегагаметофитов (см. таблицу, рис. 2, а, б), в одних зародышевых мешках присутствовали три полярных ядра, а в других – отсутствовали антиподы или синергиды. Наиболее вероятной причиной образования зародышевых мешков с неполным комплектом элементов является сокращение числа митотических делений в ходе мегагаметофитогенеза. Образование апоархеспорических четырехядерных зародышевых мешков в результате двух митотических делений характерно для апомиктичных форм вышестоящих по сравнению с *Hierochloë* таксонов злаков, например для таких родов, как *Panicum* (Hutchinson, Bashaw, 1964), *Setaria* и *Echinochloa* (Muniyamma, 1978).

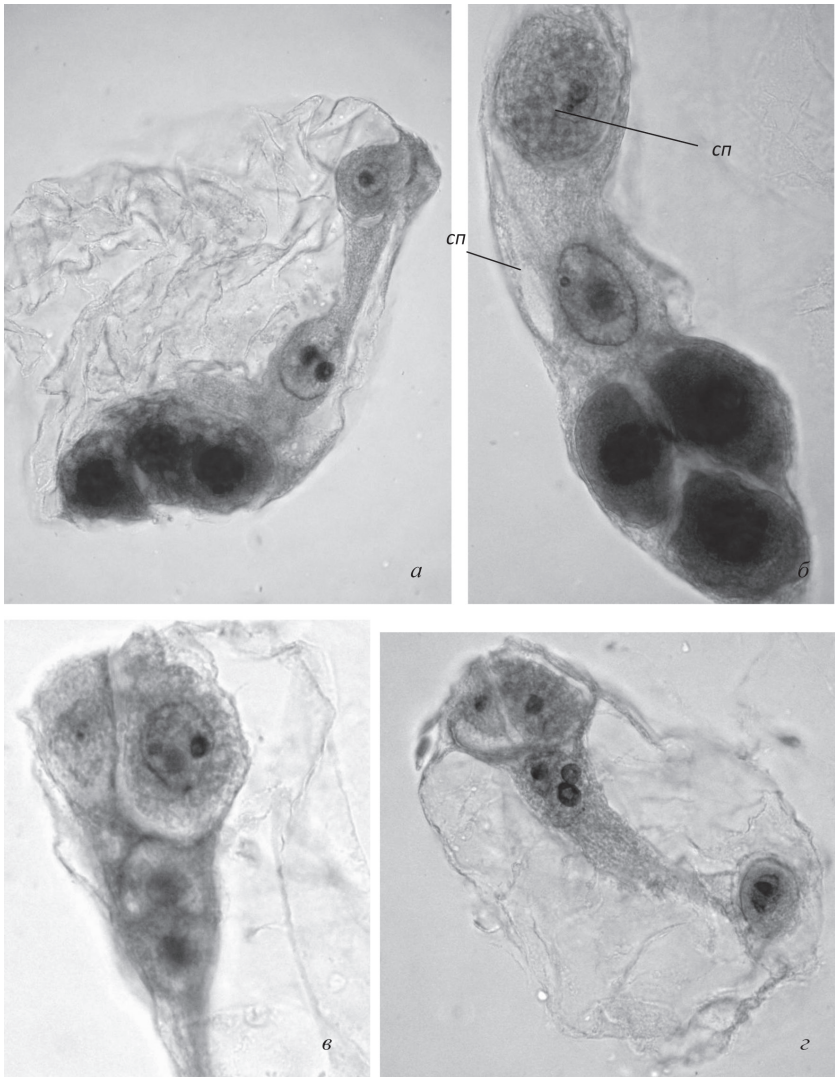


Рис. 1. Зародышевые мешки *N. glabra*: *а* – зрелый; *б* – на стадии двойного оплодотворения (сп – спермии); *в* – с зиготоподобной яйцеклеткой, интактной синергидой и неслитыми полярными ядрами; *г* – с яйцеклеткой, одной синергидой, тремя полярными ядрами и одной антиподой

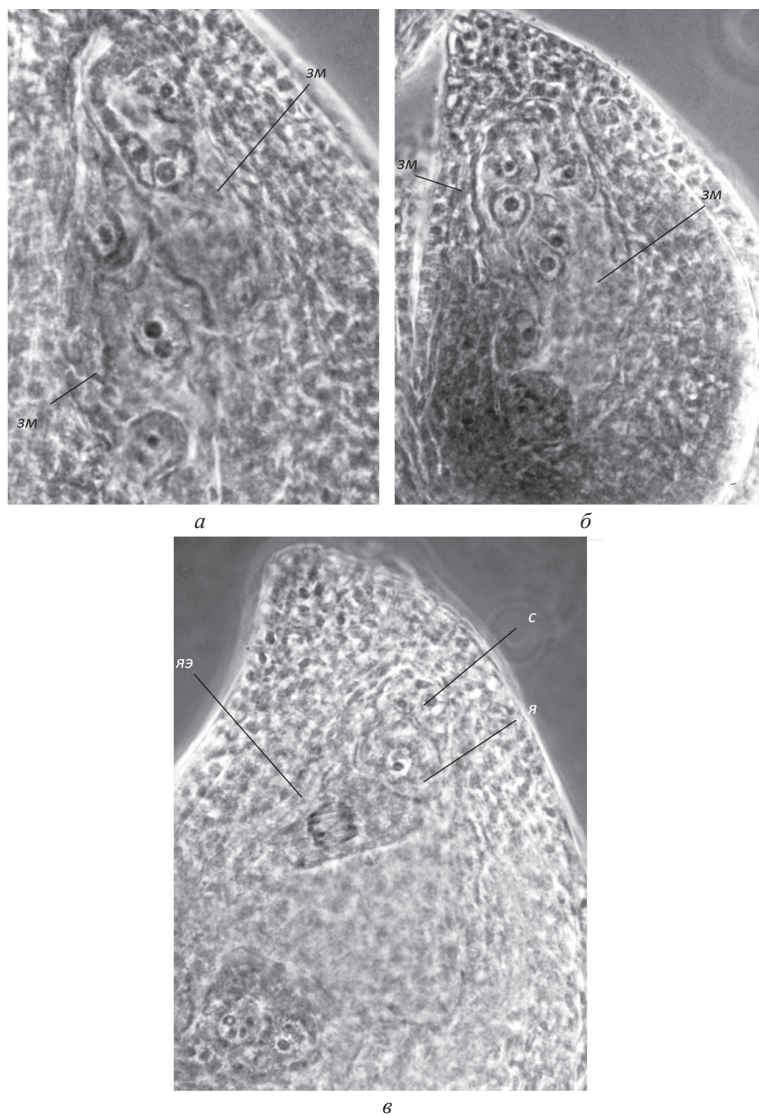


Рис. 2. Семязачатки *N. gerens*: а, б – двойные зародышевые мешки (эм); в – деление первичного ядра эндосперма (яэ) в зародышевом мешке с интактной яйцеклеткой (я) и синергидами (с) и без следов проникновения пыльцевой трубки

Возможно, что образование малоклеточных мегагаметофитов у зубровок является отражением эволюционной тенденции апомиктичных форм к уменьшению числа элементов зародышевого мешка за счет сокращения числа митозов при его формировании.

В части зародышевых мешков растений камчатских популяций *H. glabra* (4,9 и 1,3% соответственно) многоклеточный проэмбрио присутствовал при неслившихся полярных ядрах. Опережающий эмбриогенез, как правило, характерен для псевдогамных форм, у которых зародыш развивается партеногенетически, а эндосперм – из оплодотворенной центральной клетки. Следует отметить, что именно псевдогамия была ранее описана у апомиктичных видов зубровок (Weimarck, 1981). Однако у *H. glabra*, наряду с опережающим эмбриогенезом, в некоторых неоплодотворенных зародышевых мешках зарегистрировано одновременное развитие партеногенетического зародыша и автономного эндосперма, а также опережающее развитие автономного эндосперма. В пользу того что в этих случаях развитие и зародыша, и эндосперма проходило без оплодотворения, свидетельствовало присутствие интактных синергид и отсутствие следов пыльцевых трубок в зародышевых мешках, находящихся на ранних стадиях эмбрио- и эндоспермогенеза.

У *H. repens* также были обнаружены зародышевые мешки с зиготоподобной яйцеклеткой, интактными синергидами, двумя или более ядрами эндосперма и без следов проникновения пыльцевых трубок (рис. 2, в). Вместе с тем в единичных мегагаметофитах растений всех исследованных популяций зарегистрировано двойное оплодотворение.

Полученные результаты цитоэмбриологического анализа дают основания констатировать у *H. glabra* и *H. repens* факультативный апомиксис на базе апоархеспории и возможность автономного развития эндосперма, по крайней мере, на ранних стадиях развития.

Список литературы

Куприянов П. Г. Ускоренные методы исследования зародышевого мешка // Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 1978. С. 155–163.

Хохлов С. С. Апомиксис : классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. М. : Наука, 1967. С. 43–105.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 1978. 224 с.

Шишкинская Н. А., Юдакова О. И. Репродуктивная эмбриология дикорастущих злаков // Изв. Саратов. ун-та. Сер. биол. 2001. Вып. спец. С. 166–176.

Шишкинская Н. А., Юдакова О. И., Тырнов В. С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2004. 145 с.

Юдакова О. И., Беляченко Ю. А., Гуторова О. В. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2012. 38 с.

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

Herr Jm. J. M. A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 20, № 8. P. 785–790.

Hutchinson D. J., Bashaw E. C. Cytology and reproduction of *Panicum coloratum* and related species // Crop. Sci. 1964. Vol. 4, № 2. P. 151–153.

Muniyamma M. Variation in microsporogenesis and the development of embryo sacs in *Echinochloa stagnina* (Retz.) // Bot. Gaz. 1978. Vol. 139, № 1. P. 87–94.

Norstog K. Polyembryony in *Hierochloë odorata* (L.) Beauv. // The Ohio J. of Science. 1957. № 57. P. 315–320.

Norstog K. The occurrence and distribution of *Hierochloë odorata* in Ohio // The Ohio J. of Science. 1960. Vol. 60, № 6. P. 358 – 365.

Weimarck G. Apomixis and sexuality in *Hierochloë australis* and swedish *H. odorata* on different polyploid levels // Bot. Notiser. 1967. Vol. 120, № 2. P. 209–235.

Weimarck G. Apomixis and sexuality in *Hierochloë alpina* (Gramineae) from Finland and Greenland and in *Hierochloë monticola* from Greenland // Botaniska notiser. 1970. Vol. 123, № 4. P. 495–504.

Weimarck G. Variation and taxonomy of *Hierochloë* (Gramineae) in Northern hemisphere // Bot. Notiser. 1971. № 124. P. 129–175.

Weimarck G. Karyotypes of eight taxa of *Hierochloë* (Gramineae) // Hereditas. 1975. № 81. P. 19–22.

Weimarck G. Karyotypes and population structure in aneuploid *Hierochloë alpina* ssp. *alpina* (Gramineae) in northern Scandinavia // Hereditas. 1976. № 82. P. 149–156.

Weimarck G. Numerical analysis of the floristic composition of localities including *Hierochloë* (Poaceae) species in Northern Europe // Vegetatio. 1981. Vol. 44, № 2. P. 101–135.