

УДК 581.3

СООТНОШЕНИЕ КОЛИЧЕСТВА ПЫЛЬЦЫ И СЕМЯЗАЧАТКОВ
У ДИКОРАСТУЩИХ ЗЛАКОВ С РАЗНЫМ СПОСОБОМ
РЕПРОДУКЦИИ

Э. И. Кайбелева, О. И. Юдакова

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

Изучено соотношение количества пыльцы и семязачатков (P/O), качество и размер пыльцы у дикорастущих злаков с разным типом репродукции (половых: *Alopecurus pratensis* L., *Elymus caninus* L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Poa annua* L., *Zerna riparia* (Rehm.) Nevski; факультативно апомиктичных: *Dactylis glomerata* L., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Festuca pratensis* Huds., *Hierochloë odorata* (L.) Beauv, *Poa pratensis* L.). Установлено, что размер пыльцевых зерен у изученных злаков составляет 25–35 мкм. Апомиктичные виды характеризуются низким качеством пыльцы: около 30% пыльцевых зерен в пыльниках являются стерильными. Значения P/O у половых и апомиктичных злаков лежат в диапазоне от 1700 до 12000, что характерно для аллогамных видов. Полученные данные свидетельствуют о том, что переход растений на факультативный псевдогамный апомиксис не сопровождается изменением способа опыления растений, а репродуктивный успех апомиктичных форм при низком качестве пыльцы достигается за счет производства избыточного количества пыльцевых зёрен.

Ключевые слова: соотношение пыльцы и семязачатков P/O , способ репродукции, апомиксис, псевдогамия, злаки.

POLLEN-OVULE RATIOS IN CEREALS WITH DIFFERENT MODE
OF REPRODUCTION

E. I. Kaybeleva, O. I. Yudakova

The article presents the results of studying of pollen-ovules ratios (P/O), the quality and size of the pollen in wild cereals with different mode of reproduction (sexual: *Alopecurus pratensis* L., *Elymus caninus* L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Poa annua* L., *Zerna riparia* (Rehm.) Nevski; facultative apomict: *Dactylis glomerata* L., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Festuca pratensis* Huds., *Hierochloë odorata* (L.) Beauv, *Poa pratensis* L.). It is found that the size of pollen grains in the studied cereals is 25–35 μm . Apomictic species are characterized by low

quality of pollen. About 30% of the pollen grains in the anthers are sterile. The pollen-ovules ratios in the sexual and apomictic grasses are in the range from 1700 to 12000, which are typical for allogamous species. The obtained data indicate that the transition of plants on the facultative pseudogamy apomixis is not accompanied by a change of mode of pollination. Apomictic forms having low quality pollen achieve reproductive success through excessive production of pollen.

Key words: pollen-ovule ratios, mode of reproduction, apomixis, pseudogamy, cereals.

У злаков наиболее распространённым типом апомиксиса (размножения семенами без оплодотворения) является псевдогамия, при которой зародыш развивается партеногенетически, а эндосперм – в результате оплодотворения центральной клетки. Несмотря на то что в цикле развития псевдогамных растений сохраняется только один из двух актов оплодотворения, репродуктивный успех у них в той же степени зависит от результатов опыления, что и у половых форм. Для подавляющего большинства дикорастущих злаков характерно перекрестное опыление, реализация которого возможна только при производстве растениями очень большого количества пыльцы. Вместе с тем у апомиктичных злаков из-за нарушения процессов микроспорогенеза значительная доля пыльцы в пыльниках стерильна (Куприянов, 1989; Шишкинская и др., 2004). В связи с этим неизбежно встает вопрос, каким образом, сохраняя потребность в оплодотворении, с одной стороны, и имея частично стерильную пыльцу, с другой стороны, апомиктичные растения достигают репродуктивного успеха: переходят ли апомикты на другой, по сравнению с половыми сородичами, способ опыления, или сохраняют тот же способ за счет увеличения количества производимой пыльцы?

Воспроизведение и размножение растений при различных системах скрещивания сопряжено с определенными энергетическими затратами на опыление, косвенным показателем которых является соотношение пыльцевых зёрен и семязачатков P/O (от англ. *pollen-ovule ratio*). Этот показатель, как правило, возрастает в направлении облигатные автогамы → факультативные автогамы → факультативные аллогамы → облигатные аллогамы (Cruden, 1977; Шамров, 2000; Erbar, Langlotz, 2005; Huang et al., 2012).

Целью настоящей работы явился сравнительный анализ соотношения количества пыльцевых зерен и семязачатков у нескольких видов дикорастущих злаков с половым и апомиктичными способами репродукции.

Материал и методы

Материалом исследования послужили 11 видообразцов половых и апомиктичных злаков из природных популяций острова Чардымский Воскресенского района Саратовской области (табл. 1).

Таблица 1

Исследованные виды злаков

Половые виды злаков	Апомиктичные виды злаков
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	<i>Dactylis glomerata</i> L.
<i>Elymus caninus</i> L.	<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	<i>Festuca valesiaca</i> Schleich. ex Gaudin
<i>Poa annua</i> L.	<i>Festuca pratensis</i> Huds.
<i>Zerna riparia</i> (Rehm.) Nevski	<i>Hierochloë odorata</i> (L.) Beauv
	<i>Poa pratensis</i> L.

10–15 растений каждого видообразца фиксировали в разгар цветения ацетоалкоголем. Для анализа качества пыльцы из цветков верхней и средней частей соцветий приготавливали глицерин-желатиновые препараты зрелых пыльцевых зерен, окрашенных аценокармином. Степень дефектности пыльцы (СДП) определяли как долю дефектной пыльцы в процентах от общего количества проанализированных пыльцевых зёрен. Дефектной считалась пыльца с признаками плазмолиза или с полностью дегенерировавшим содержимым.

Подсчет количества пыльцы в пыльнике и измерение размеров пыльцевых зёрен проводили на препаратах, приготовленных по разработанной нами методике. Из незафиксированных свежесобранных цветков на предметном стекле с помощью препаровальных игл выделяли пыльники, наносили каплю флюоресцентного красителя акридинового оранжевого, закрывали покровным стеклом и слегка надавливали на стекло для того, чтобы пыльцевые зёрна легли одним слоем. После этого препарат анализировали с помощью люминесцентного микроскопа «AxioSkor 40» (C. Zeiss, Германия) в ультрафиолетовом свете. С помощью модуля «Автоматическое измерение» программы визуализации изображения «AxioVision» измеряли диаметр не менее 100 пыльцевых зёрен. При увеличении микроскопа 15×5×0,65 определяли длину и ширину пыльника, затем при увеличении 15×10×0,65 на пыльнике выделя-

ли область размером около $0,04 \text{ мм}^2$ и подсчитывали количество пыльцы в ней (рис. 1).

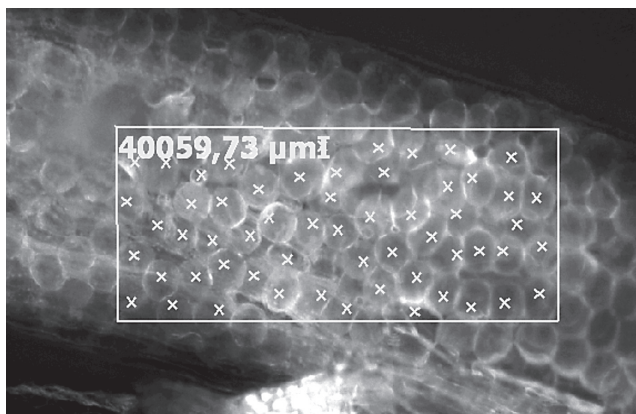


Рис. 1. Определение количества пыльцы в пыльнике *P. pratensis*

Общее количество пыльцевых зёрен в пыльнике рассчитывали по следующей формуле:

$$N = \frac{l \cdot d \cdot n}{0,04},$$

где l – длина пыльника; d – ширина пыльника; n – количество пыльцы в $0,04 \text{ мм}^2$.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программ STATISTIKA 6.0.

У всех исследованных видов в зрелых пыльниках наряду с нормальной выполненной пыльцой присутствовали пыльцевые зерна с разной степенью плазмолиза и полностью дегенерировавшие (рис. 2).

Результаты и их обсуждение

Количественное соотношение этих типов пыльцевых зерен у растений половых и апомиктичных видов было разным. Если у половых видов СДП варьировала от 4.0% у *P. annua* до 15.0% у *Z. riparia*, то у апомиктичных растений минимальное значение этого показателя составило 20.5% у *H. odorata*, максимальное – у растений *D. glomerata*, *F. valesiaca* и *P. pratensis* – около 30% (табл. 2).

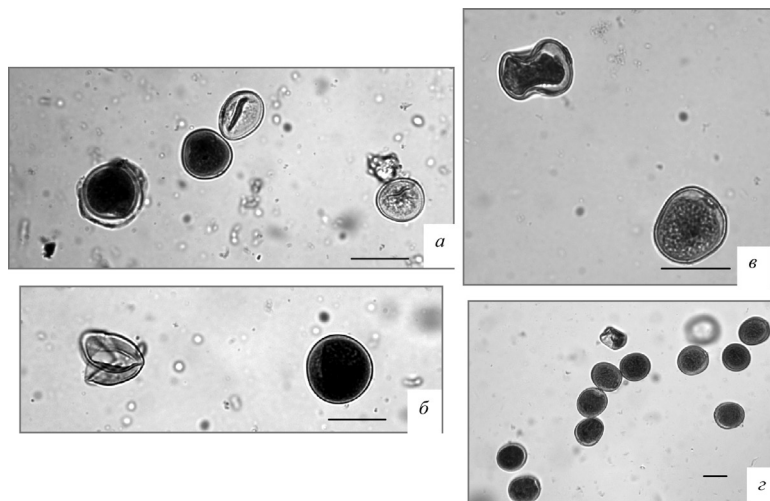


Рис. 2. Пыльцевые зерна злаков (масштаб 30 мкм): а, б – *P. pratensis*; в, г – *Z. riparia*

В пыльниках практически всех изученных растений формировалось от 1000 и более пыльцевых зерен (см. табл. 2), диаметр которых варьировал в пределах 25–35 мкм. Исключение составили лишь растения полового злака *E. caninus*. В их пыльниках развивалось около 500 довольно крупных пыльцевых зерен с диаметром 45.6 ± 2.8 мкм (см. табл. 2).

С использованием коэффициента Spearman для выборок с непараметрическим распределением было установлено отсутствие корреляции между параметрами «диаметр пыльцы» и «площадь пыльника», «количество пыльцы» и «диаметр пыльцы». Однако была выявлена корреляция между признаками «площадь пыльника» и «количество пыльцы». Из этого следует, что большая площадь пыльника связана не с образованием пыльцы более крупного размера, а с увеличением количества пыльцы в нём. В то же время какой-либо связи между способом репродукции и морфометрическими характеристиками структур мужской генеративной сферы не наблюдалось. Пыльники более крупных размеров были характерны как для половых, так и для апомиктических видов злаков.

Не установлено также корреляции между способом репродукции растений и соотношением P/O , а следовательно, и их энергетическими затратами на опыление (рис. 3).

Таблица 2

Морфометрические показатели и качество пыльцы у изученных половых и апомиктичных видов злаков

Вид	Средняя степень дефектности пыльцы, %	Средний диаметр пыльцы, мкм	Среднее количество пыльцы в пыльнике, шт.	Соотношение P/O	Соотношение P/O с учетом СДП
Половые виды					
<i>Alopecurus pratensis</i>	5,4	27,52±0,57	2959±249	8877	8397
<i>Elymus caninus</i>	10,5	45,57±2,80	579±38	1737	1563
<i>Glyceria fluitans</i>	12,3	30,52±0,58	4130±255	12390	10903
<i>Poa annua</i>	4,0	25,04±0,29	1841±161	5523	5302
<i>Zerna riparia</i>	15,0	33,78±1,11	3806±7	11418	9705
Апомиктичные виды					
<i>Dactylis glomerata</i>	30,5	33,01±0,71	3080±259	9240	6468
<i>Festuca pratensis</i>	24,4	25,63±0,36	1717±129	5151	3914
<i>Festuca valesiaca</i>	30,5	35,54±0,82	2035±157	6105	4273
<i>Hierochloe odorata</i>	20,5	26,87±1,49	2023±189	6069	4855
<i>Koeleria cristata</i>	243,3	27,52±1,01	1240±160	3720	2715
<i>Poa pratensis</i>	30,6	27,56±0,86	1245±119	3735	2726

Так, половые виды злаков могли иметь как меньшие, так и большие по сравнению с апомиктичными видами энергетические затраты. Исходя из того что минимальное значение P/O для факультативных автогамов обычно в среднем составляет 168,5, факультативных аллогамов – 796,6, а облигатных аллогамов – 5859,2 (Cruden, 1977), часть из исследованных нами злаков можно отнести к факультативным перекрестникам (*E. caninus*, *K. cristata*, *F. pratensis*, *P. annua*, *P. pratensis*), а часть – к облигатным (*A. pratensis*, *D. glomerata*, *F. valesiaca*, *G. fluitans*, *H. odorata*, *Z. riparia*). Причем апомиктичные растения остаются в группе аллогамов даже в том случае, если при определении показателя P/O учитывать толь-

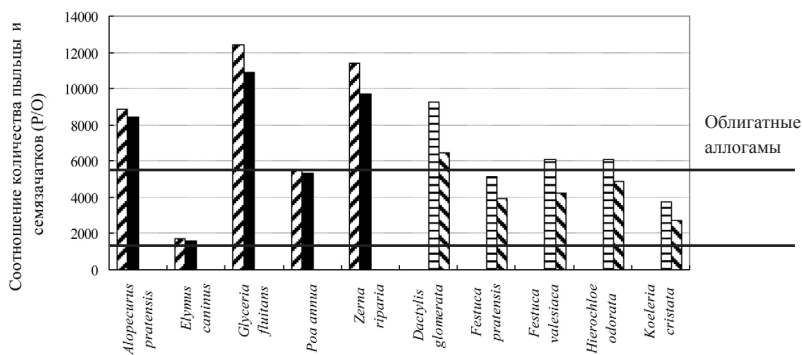


Рис. 3. Соотношение пыльцевых зерен и семязачатков у половых и апомиктичных видов злаков: ■ – фактическое значение P/O у половых видов злаков; ■ – значение P/O без учета стерильной пыльцы у половых видов злаков; □ – фактическое значение P/O у апомиктичных злаков; ▨ – значение P/O без учета стерильной пыльцы у апомиктичных злаков

ко количество нормальной жизнеспособной пыльцы, исключая дефектную, неспособную к оплодотворению.

Таким образом, проведенный анализ показал, что апомиктичные злаки, как и их половые сородичи, характеризуются аллогамией. Переход растений на апомиксис не сопровождается изменением способа опыления, а репродуктивный успех апомиктичных форм при низком качестве пыльцы, судя по всему, достигается за счет производства избыточного количества пыльцевых зёрен, характерного для факультативных и облигатных аллогамов в целом.

Список литературы

- Куприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1989. 160 с.
- Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений : строение, функции, происхождение. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 350 с.
- Шшикинская Н. А., Юдакова О. И., Тьрнов В. С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2004. 145 с.
- Cruden R. W. Pollen-ovule ratios : A conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. 1977. № 31. P. 3246.
- Huang Y.-L., Chen S.-J., Kao W.-Y. Floral biology of *Bidens pilosa* var. *radiata*, an invasive plant in Taiwan // Botanical Studies. 2012. № 53. P. 501–507.
- Erbar C., Langlotz M. Pollen to ovule ratios: standard or variation a compilation // Bot. Jahrb. Syst. 2005. Vol. 126. P. 71–132.