

3. Для хвойных насаждений, произрастающих в экстремальных или близких к ним экологических условиях, характерны более низкие показатели ядерно-ядрышковых отношений, что является подтверждением более высокой активности у них ядрышкового организатора хромосом.

4. Выявленные тенденции изменчивости кариотипических показателей у исследованных хвойных видов, несомненно, связаны с их адаптацией к различным условиям произрастания.

Список литературы

Абатурова Г.А. Кариотип сосны обыкновенной в европейской части СССР // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 66–82.

Бударагин В.А. Анализ кариотипов изолированных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Северном и Центральном Казахстане // Генетика. 1973. Т. 9, № 9. С. 41–52.

Ильченко Т.П. Кариологическая изменчивость *Pinus sylvestris* L. // Редкие и исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока. Владивосток, 1978. С. 67–72.

Кириченко О.И. Изменчивость морфологических и кариологических признаков некоторых популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на Украине: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1984. 20 с.

Муратова Е.Н. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 2. С. 82–85.

Правдин Л.Ф., Бударагин В.А., Круклис М.В. и др. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67–72.

Шинниашвили Р.М. Кариотип сосны Сосновского // Цитология. 1968. Т. 10, № 2. С. 255–258.

Levan A., Fredga K., Sandberg A.A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. 1964. Bd. 52. S. 201–220.

УДК 581.163+582.5

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ASTERACEAE ВО ФЛОРЕ ЮГА РОССИИ

**И.С. Кочанова, Н.М. Лисицкая, А.С. Кашин,
И.М. Кириллова, М.В. Полянская**

*Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского
410012, Саратов, ул. Астраханская, 83; e-mail: kashinas@sgu.ru*

В ходе исследования семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения в 34 естественных популяциях 30 видов 23 родов семейства Asteraceae Юго-Восточной России гаметофитный апомиксис обнаружен в популяциях 5 видов 5 родов. При этом для *Artemisia salsoloides* данный способ размножения отмечен впервые.

Ключевые слова: апомиксис, амфимиксис, цитозембриология, семенная продуктивность популяции, режимы цветения, Asteraceae.

За последние полвека предпринималось несколько попыток оценки степени распространения апомиктического размножения в природе (табл. 1). За это время список апомиктических видов расширен примерно на 20 родов и чуть более чем на 100 видов. Тем не менее, полученные данные, на наш взгляд, далеко не полностью отражают широту распространения апомиксиса в природе.

Таблица 1. Степень распространения апомиксиса у покрытосеменных растений по данным различных авторов

Авторы сводок	Число апомиктических		
	семейств	родов	видов
Fryxell P.A., 1957	39	105	282
Поддубная-Арнольди В.А., 1976	43	более 100	?
Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г., 1978*	97	381	1112
Hanna W.W., Vachaw E.C., 1987	более 35	?	более 300
Carman J., 1995, 1997	35	126	406

Примечание: * Список С.С. Хохлова с соавт. по числу апомиктических видов, родов и семейств так сильно отличается от прочих, потому что в него включены виды, у которых апомиксис встречается как в регулярной, так и нерегулярной форме.

Диагностика способа семенного размножения проводилась в основном с использованием цитоэмбриологического изучения мегagamетофитогенеза и состояния мегagamетофита. Однако эмбриологические данные к настоящему времени получены примерно для 2800 родов 410 семейств покрытосеменных (Сравнительная..., 1981–1990; Кашин и др., 2007). Очевидно, что для многих из них эти сведения чрезвычайно фрагментарны. Общее же число известных родов у покрытосеменных составляет около 13000, семейств – 533 (Тахтаджян, 1987), т.е. в родовом отношении и эти фрагментарные эмбриологические данные получены лишь примерно для 20% от общего числа родов покрытосеменных (табл.2).

Таблица 2. Степень изученности цветковых растений цитоэмбриологическим методом

Ранг таксономической категории	Количество		
	всего, шт. (по: Тахтаджян, 1987)	доля эмбриологически изученных	
		шт. (по: Сравнительная..., 1981–1990)	%
Семейство	533	410	76.9
Род	13000	2800	21.5

Так как по каждому роду изучена меньшая часть принадлежащих к ним видов, то с уверенностью можно говорить о том, что цитоэмбриологически изучено гораздо менее 20% видов цветковых. Да и многие из этих видов изучены явно недостаточно для того, чтобы с уверенностью судить о способах семенного размножения. Исследования велись на единичных растениях, до последнего времени популяционный уровень исследования методически был невозможен.

Именно отсутствие простых и надежных методов диагностики является основным препятствием на пути глобального мониторинга такого параметра системы семенного размножения, как способ размножения. Масштабные исследования по выявлению апомиктических форм во флоре в границах бывшего СССР, проводимые в свое время в Саратовском госуниверситете (1970–1987), дали лишь предварительные сведения о возможности апомиксиса у видов цветковых, так как в основном велись с использованием косвенного признака, указывающего на возможность апомиксиса у данного вида, – признака дефектности пыльцы (Хохлов и др., 1978; Куприянов, 1989). Высокая степень дефектности пыльцы действительно тесно скоррелирована с наличием у видов гаметофитного апомиксиса, но может вызываться и целым рядом иных факторов, не имеющих отношения к гаметофитному апомиксису (Куприянов, 1989; Шишкинская и др., 2003).

Ускоренные методы цитоэмбриологического анализа структуры мегагаметофита значительно расширяют возможности эмбриологического метода выявления апомиктических форм, выводя их на популяционный уровень исследования (Куприянов, 1989; Шишкинская и др., 2005), но даже их использование не позволяет осуществить глобальный мониторинг основных параметров системы семенного размножения.

В этом отношении важным подспорьем для выявления апомиктических форм растений может быть исследование семенной продуктивности при различных режимах цветения: режиме свободного цветения и беспыльцевом режиме цветения. Однако ограничивающим фактором, делающим ее малоэффективной для выявления апомиктических форм, является широкое распространение среди покрытосеменных псевдогамных форм апомиксиса. Но ее можно с успехом использовать при исследовании способа семенного размножения в семействе *Asteraceae*, так как для представителей данного семейства характерен исключительно автономный апомиксис (Grant, 1981; Ноглер, 1990; Рубцова, 1989).

Известно, что семейство *Asteraceae* – второе после *Poaceae* по обилию апомиктических родов и видов. Число апомиктических родов в семействе *Asteraceae* по С.С. Хохлову с соавт. (1978) – 40, по J. Carman (1995, 1997) – 28, число апомиктических видов в семействе *Asteraceae* по С.С. Хохлову с соавт. (1978) – не менее 178, по J. Carman (1995) – 121 (табл. 3). В данной

Таблица 3. Семенная продуктивность в популяциях семейства Asteraceae в 2009 г.

Вид и условный номер популяции	Район сбора	Завязываемость семян (%) при		
		свободн. цветении	возможн. самоопыл.	беспыльц. режиме
<i>Cichorioidea</i>				
629 <i>Pilosela praealta</i> (Vill. ex Gochn.) F.Schultz et Sch. Bip.	Смр	92.8±3.2	-	28.3±8.9
632 <i>Picris hieracioides</i> L.	Гор. Кл.	0	-	0
652 <i>Hieracium prenanthoides</i> Vill.	хр. Псехако	-	-	0
653 <i>H. sabaudum</i> L.	хр. Псехако	-	-	0
640 <i>Leontodon caucasicus</i> (Bieb.) Fisch.	хр. Псехако	-	-	18.9±6.9
655 <i>Tragopogon brevirostris</i> DC.	Гор. Кл.	-	-	0
599 <i>T. tanaiticus</i> Artemcz.	Влг.	92.6±5.5	-	0
642 <i>Taraxacum stevencii</i> DC.	хр. Псехако	-	-	2.2±1.5
<i>Asteroidea</i>				
473 <i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	Тщц	18.4±6.8	-	0
476 <i>A. dioica</i> (L.) Gaertn.	БКр	-	-	0
472 <i>A. dioica</i> (L.) Gaertn.	Хв	-	-	0
598 <i>A. dioica</i> (L.) Gaertn.	Пнз	4.0±1.5	-	0.7±0.4
626 <i>Artemisia salsoloides</i> Willd.	КрА	18.9±3.6	8.0±2.2	8.1±2.2
496 <i>A. salsoloides</i> Willd.	Хв	31.9±4.1	18.7±6.0	25.9±6.8
668 <i>Serratula coronata</i> L.	Лсг	67.7±7.2	-	0
667 <i>S. tinctoria</i> L.	НБр	-	-	0
628 <i>Erigeron acris</i> L.	Смр	36.1±14.9	-	0
625 <i>Inula oculus-christi</i> L.	КрА	79.4±6.7	-	0
650 <i>Cirsium gagnidze</i> Charadze	хр. Псехако	0	-	0
647 <i>C. simplex</i> C.A. Mey	хр. Псехако	-	-	0
648 <i>Cicerbita racemosa</i> (Willd.) Beauverd	хр. Псехако	-	-	0
643 <i>Senecio kolenatianus</i> C.A. Mey	хр. Псехако	-	-	0
659 <i>S. grandidentatus</i> Ledeb.	Гор. Кл.	-	-	0
635 <i>Lapsana comminis</i> L.	Гор. Кл.	-	-	0
660 <i>Saussurea amara</i> (L.) DC.	Пгч	77.7±8.9	-	0
638 <i>Anthemis zyghia</i> Woronow	хр. Псехако	-	-	0
637 <i>A. caucasica</i> Chandjian	хр. Псехако	-	-	0
633 <i>Centaurea substituta</i> Czer.	Гор. Кл.	0	-	0
644 <i>C. montana</i> L.	хр. Псехако	-	-	0
649 <i>Psephellus hypoleucus</i> (DC.) Boiss.	хр. Псехако	-	-	0
634 <i>Sonchus palustris</i> L.	Гор. Кл.	0	-	0
639 <i>Solidago virgaurea</i> L.	хр. Псехако	-	-	0
636 <i>Xeranthemum cylindraceum</i> Sibth. et Smith.	Гор. Кл.	72.9±8.8	-	6.1±6.1
624 <i>Jurinea polyclonos</i> (L.) DC.	Влг	0	-	0

работе на примере Asteraceae флоры Саратовской области мы попытались оценить, насколько полно эти сведения отражают действительное положение вещей. В своем анализе мы будем опираться именно на список апомиктических форм цветковых J. Carman (1995, 1997) как последний по времени составления и представляющий собой несколько расширенный список S.E. Asker и L. Jerling (1992).

Материал и методика

Семенную продуктивность при различных режимах цветения определяли по материалам, собранным в 2009 г. в естественных популяциях 30 видов 23 родов из двух подсемейств (*Asteroidea* и *Cichorioidea*) семейства Asteraceae, произрастающих в различных районах Саратовской, Волгоградской, Пензенской, Самарской областей и Краснодарского края (см. табл. 3).

У представителей семейства апомиксис диагностировали на основе сравнительных данных о семенной продуктивности растений при свободном опылении и беспыльцевом режиме. Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима до начала цветения цветки механически кастрировали путем срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь. Затем соцветия помещали под пергаментные изоляторы до полного созревания семян.

Виды, у которых обнаруживались признаки апомиксиса по семенной продуктивности или у которых невозможно было проведение исследования семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения из-за чрезвычайно малых размеров корзинок, подвергались эмбриологическому изучению. Мегагаметофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием метода просветления семязачатков (Нерг, 1971), модифицированного нами.

Результаты и их обсуждение

Как следует из табл. 3, семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 5 видов 5 родов подсемейства *Asteroidea*, а именно в популяциях *Pilosela praealta* ($28.3 \pm 8.9\%$), *Artemisia salsoloides* ($25.9 \pm 6.8\%$), *Leontodon caucasicus* ($18.9 \pm 6.9\%$), *Taraxacum stevencii* ($2.2 \pm 1.5\%$), *Antennaria dioica* ($0.7 \pm 0.4\%$).

В пределах родственных видов в литературе апомиксис указан также для рода *Centaurea* (Хохлов и др., 1978). Однако результаты нашего исследования указывают на отсутствие признаков способности к гаметофитному апомиксису у исследованных видов данного рода. Речь может идти о том,

что либо популяции этих видов относятся к облигатно половым, либо в год наблюдения они вели себя как половые. Для окончательного вывода необходимы дополнительные исследования.

Обращает на себя внимание тот факт, что ни в одной из трех популяций *Antennaria dioica* на территории Саратовской области не имела место завязываемость семян при беспыльцевом режиме цветения. Это указывает на то, что растения данного вида во всех без исключения исследованных ценопопуляциях, произрастающих на территории Саратовской области, не воспроизводятся путем гаметофитного апомиксиса.

В то же время в популяции *A. dioica*, произрастающей в Кузнецком районе Пензенской области на расстоянии около 100 км на север от границы Саратовской области, частота апомиксиса была на уровне 17.1 ± 0.5 %.

Для подтверждения данных по семенной продуктивности нами было проведено цитоэмбриологическое изучение структуры мегагаметофита и прилегающих областей семязачатка некоторых видов семейства Asteraceae. Было проанализировано более чем по 100 зародышевых мешков по каждому исследованному виду. Полученные результаты представлены в табл. 4.

Таблица 4. Данные цитоэмбриологического исследования видов семейства Asteraceae

Вид и условный номер популяции	Район сбора	Частота апомиксиса, %
651 <i>Taraxacum stevencii</i> DC.	хр. Псехако	21.2 ± 5.9
654 <i>Tragopogon orientalis</i> L.	хр. Псехако	0
636 <i>Xeranthemum cylindraceum</i> Sibth. et Smith.	Гор. Кл.	0
640 <i>Leontodon caucasicus</i> (Bieb.) Fisch.	хр. Псехако	10.5 ± 3.5
629 <i>Pilosella praealta</i> (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip.	Смр	25.6 ± 2.8
473 <i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	Тгщ	0
476 <i>A. dioica</i> (L.) Gaertn.	БКр	0
472 <i>A. dioica</i> (L.) Gaertn.	Хв	0
598 <i>A. dioica</i> (L.) Gaertn.	Пнз	26.1 ± 7.5
626 <i>Artemisia salsoloides</i> Willd.	КрА	11.5 ± 2.8
496 <i>A. salsoloides</i> Willd.	Хв	26.8 ± 3.9
624 <i>Jurinea polyclonos</i> (L.) DC.	Влг	0

В целом результаты цитоэмбриологических исследований подтвердили способность к гаметофитному апомиксису у видов, у которых она впервые была обнаружена в ходе исследования по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения.

В целом было проанализировано более чем по 100 зародышевых мешков каждого исследованного вида.

У растений, семенная продуктивность которых указала на возможность гаметофитного апомиксиса, были также обнаружены и цитоэмбриологические признаки апомиксиса, к числу которых относятся преждевременная эмбриония и присутствие в семязачатке рядом с тетрадой мегаспор или эуспорическими зародышевыми мешками разных стадий формирования клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам.

При цитоэмбриологическом изучении *A. dioica* из популяций Саратовской области признаков апомиксиса обнаружено не было. В то же время в популяции, произрастающей в Пензенской области, были выявлены цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса.

Известно, что в роде *Antennaria* широко распространен автономный гаметофитный апомиксис в регулярной форме (апоспория + нередуцированный партеногенез). Он описан примерно у 20 видов рода (Хохлов и др., 1978; Bayer, Stebbins, 1983; Bierzychudek, 1985; Carman, 1995, 1997), в том числе и у *A. dioica*. Однако, как следует из полученных нами результатов, на территории Саратовской области растения вида размножаются только амфимитично и/или вегетативно.

Таким образом, растения *A. dioica* в популяциях Саратовской области, т.е. на юго-восточной границе ареала вида, воспроизводятся семенным путем исключительно через амфимиксис, в то время как севернее, т.е. ближе к центральной части ареала, – через факультативный апомиксис.

Результаты проведенного исследования показали, что большинство популяций видов семейства Asteraceae являются облигатно амфимиктичными. Популяции видов *Pilosela praealta*, *Artemisia salsoloides*, *Leontodon caucasicus*, *Taraxacum stevencii* и *Antennaria dioica* следует отнести к факультативно апомиктичным. При этом для *Artemisia salsoloides* данный способ размножения отмечен впервые.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-00-00319).

Список литературы

Кашин А.С., Березуцкий М.А., Кочанова И.С., Добрыничева Н.В., Полянская М.В. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях некоторых видов Asteraceae в связи с действием антропогенных факторов // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 9. С. 1408–1427.

Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.

Ноглер Г.А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. Т. 2. М., 1990. С. 39–91.

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

- Рубцова З.М.* Эволюционное значение апомиксиса. Л., 1989. 154 с.
 Сравнительная эмбриология цветковых. Т. 1–5. Л., 1981–1990.
Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.
Шишкинская Н.А., Юдакова О.И. Новый подход к использованию антоморфологического метода для диагностики апомиксиса у злаков // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2003. Вып. 2. С. 180–187.
Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов, 2005. 148 с.
Asker S.E., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton, 1992. 298 p.
Bayer R.J., Stebbins G.L. Distribution of sexual and apomictic populations of *Antennaria parlinii* // Evolution. 1983. Vol. 37. P. 305–319.
Bierzuchudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 1255–1264.
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. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of poly-spory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39–53.
Fryxell P.A. Mode of reproduction in higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. P. 135–233.
Grant V. Plant speciation. N.Y., 1981. 563 p.
Hanna W.W., Bachaw E.C. Apomixis: its identification and use plant breeding // Crop. Sci. 1987. Vol. 27, № 6. P. 1136–1139.
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.

УДК 581.331.2

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПЫЛЬЦЫ У ТЕТРАПЛОИДНОЙ КУКУРУЗЫ

Л.П. Лобанова, А.Ю. Колесова, И.С. Анохина, Н.Л. Долотова

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
410012, Саратов, ул. Астраханская, 83; e-mail: lobanova-lp@yandex.ru*

Исследованы особенности строения пыльцы у двух тетраплоидных форм кукурузы. Показано, что аномальная пыльца включает выполненные пыльцевые зерна (ПЗ) со структурными изменениями, пыльцу с признаками плазмоллиза, а также пустые ПЗ. Структурные изменения в выполненных ПЗ представлены тремя основными типами: изменением числа клеточных элементов, увеличением числа пор и ати-