

Юдакова О.И. Методы цитозембриологического анализа. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1999. 20 с.

Давиденко Т.Н., Давиденко О.Н., Пискунов В.В. и др. Многомерные методы статистического анализа данных в экологии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006. 56 с.

УДК 581.3

АПОМИКСИС У *AGROSTIS ALBA* L.

О.И. Юдакова, Т.Н. Шакина

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

В статье представлены результаты цитозембриологического исследования дикорастущей популяции *Agrostis alba* L. из Саратовской области. Установлено, что растения данной популяции характеризуются апомиктичным способом репродукции в форме диплоспории Тагахасум-типа и псевдогамии.

Ключевые слова: апомиксис, псевдогамия, диплоспория, злаки, *Agrostis alba*.

Выявление апомиктичных форм растений и оценка степени их распространения во флоре может способствовать решению ряда теоретических проблем, связанных с морфогенезом, формообразовательными и эволюционными процессами на основе разных систем репродукции, с генетикой и эволюцией пола. Кроме того, виды растений, у которых установлен апомиксис, могут быть использованы в качестве доноров признаков апомиксиса, а также исходного материала для создания апомиктичных сортов.

Период наиболее интенсивных исследований по выявлению апомиктичных форм у покрытосеменных растений наблюдался в 40–70-е гг. XX века. Если в первый список апомиктов, составленный Р.А. Frixell в 1957 г., вошли 282 вида 105 родов 39 семейств, то уже через десять лет этот перечень был расширен С.С. Хохловым с соавт. (1978) до 1079 видов 372 родов 94 семейств. К сожалению, в последующие годы интенсивность исследований по выявлению апомиктичных видов значительно снизилась: внимание ученых, занимающихся проблемами апомиксиса, в основном фокусировалось на генетических аспектах этого явления. Последняя сводная работа о видах с диплоидными формами апомиксиса была представлена J. Carman в 1995 г. Список апомиктов включал 406 видов 126 родов 35 семейств. К сожалению, этот перечень, как признавал и сам автор, был дале-

ко не полным. В частности, в нем отсутствовали некоторые виды с регулярными формами апомиксиса из списка С.С. Хохлова с соавт. (1978), а также апомиктичные виды, которые к этому времени были описаны рядом российских авторов.

Одним из направлений научных исследований кафедры генетики Саратовского государственного университета является диагностика способа семенной репродукции дикорастущих популяций злаков. На основе цитозембриологического анализа состояния женской и мужской генеративных сфер апомиксис был впервые установлен у 17 видов злаков: *Festuca djimilensis* Boiss. et Bal., *F. drymeja* Mert. et Koch, *F. gigantea* (L.) Vill., *F. rubra* L., *F. sulcata* (Hack.) Nym., *F. valesiaca* Gaud. s. l., *Hierochloë repens* (Host) Beauv., *H. glabra* Trin. s. l., *Koeleria sabuletorum* (Domin) Klok., *K. cristata* (L.) Pers., *Poa angustifolia* L., *P. badensis* Haenke, *P. chaixii* Vill., *P. macrocalyx* Trautv. et Mey., *P. malacantha* Kom., *P. radula* Franch. et Savat., *P. sublanata* Reverd (Shishkinskaya, 1982; Шишкинская, Ларина, 1982; Шишкинская, Бородько, 1987; Шишкинская и др., 1994, 2004; Yudakova, Shakina, 2007; Юдакова, 2009). Результаты изучения эмбриологии злаков Саратовской области позволили нам пополнить этот список еще одним видом – *Agrostis alba* L.

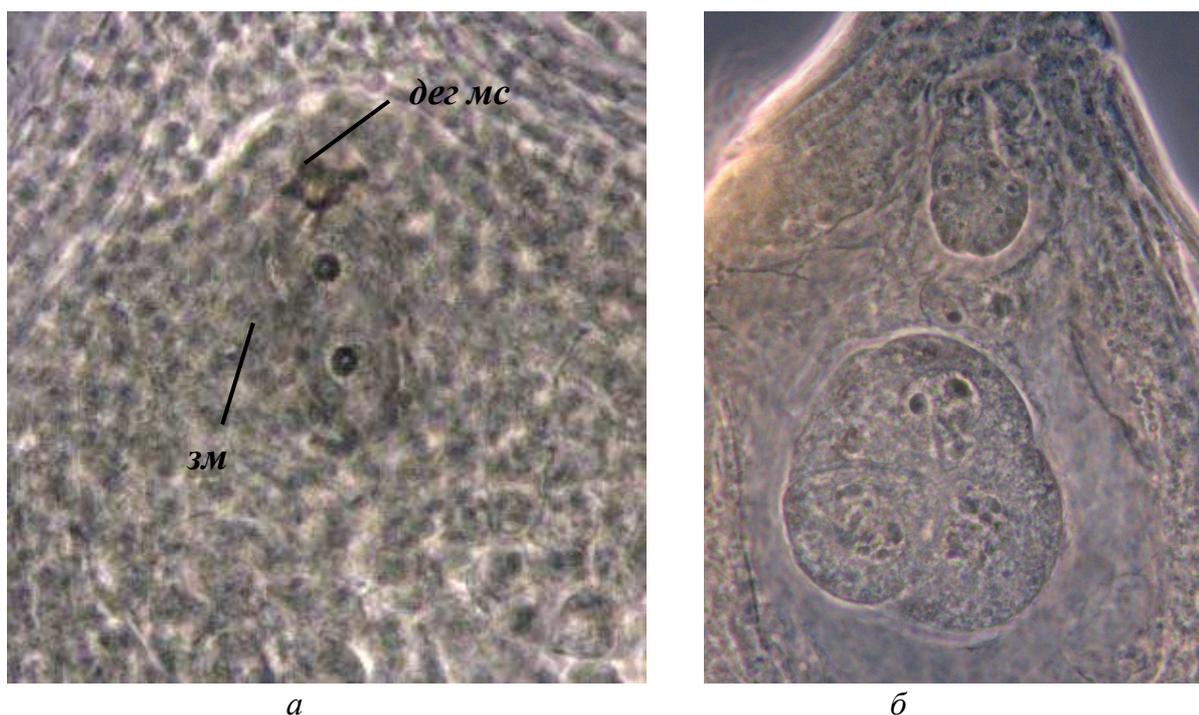
Материал и методика

Объектом исследования послужили растения природной популяции *A. alba*, произрастающей в окрестностях г. Саратова. В начале цветения и его разгар 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 (Herr, 1971). С помощью микроскопа «Аxiostar plus» (K. Zeiss) с фазово-контрастным устройством проанализировано 328 препаратов. Микрофотографирование осуществляли с использованием цифровой камеры «Canon» и программы визуализации изображения «Zoombrowser».

Результаты и их обсуждение

В ходе анализа семязачатков растений, зафиксированных в начале цветения, были обнаружены одноядерные и двухъядерные мегагаметофиты, над которыми располагались остатки одной крупной дегенерировавшей клетки (рисунок, а). Такие эмбриологические картины можно наблюдать у половых видов при Allium-типе развития зародышевого мешка. В то же время присутствие в семязачатке остатков дегенерировавшей мегаспоры рядом с одноядерным или двухъядерным мегагаметофитом типично и для апомиктичных форм, у которых мейоз в женской генеративной сфере

носит «незавершенный» характер. Выпадение второго деления мейоза приводит к формированию вместо тетрады мегаспор диады, одна из клеток которой впоследствии дегенерирует, а другая дает начало зародышевому мешку с нередуцированным числом хромосом. Поскольку *Allium*-тип мегagamетофитогенеза не встречается у злаков, уже на данном этапе исследований было сделано предположение о наличии у изучаемого видообразца *A. alba* апомиксиса в форме диплоспории *Taraxacum*-типа. Результаты анализа структуры зрелых мегagamетофитов подтвердили это предположение.



Семязачатки *Agrostis alba*: *a* – двухъядерный зародышевый мешок (*zm*) и остатки дегенерировавшей микропиллярной мегаспоры (*deg mc*); *б* – зародышевый мешок с многоклеточным проэмбрио, остатками пыльцевой трубки и первичным ядром эндосперма

Все семязачатки растений, зафиксированных в разгар цветения, содержали по одному зародышевому мешку. В подавляющем большинстве мегagamетофитов (96.1% из 104) присутствовал проэмбрио при интактных полярных ядрах или при первичном ядре эндосперма (рисунок, *б*). Преждевременный эмбриогенез, при котором развитие зародыша опережает развитие эндосперма и начинается еще до проникновения в зародышевый мешок пыльцевой трубки, как правило, присущ псевдогамным апомиктам. В зародышевых мешках с проэмбрио и неслившимися полярными ядрами следов проникновения пыльцевых трубок не было. В то же время остатки пыльцевых трубок отмечены в мегagamетофитах на ранних стадиях эндоспермогенеза (первичное ядро эндосперма или ядерный эндосперм). Все

это свидетельствует в пользу того, что у *A. alba* зародыш развивается партеногенетически, а для развития эндосперма требуется оплодотворение полярных ядер.

Таким образом, описанные особенности развития женской генеративной сферы у *A. alba* указывают на апомиктический способ репродукции. Растения изученной популяции характеризуются Тагахасум-типом мегагаметофитогенеза (диплоспорией), развитием партеногенетических зародышей до начала эндоспермогенеза (преждевременной эмбрионией) и способностью формировать эндосперм только после оплодотворения полярных ядер (псевдогамией). *A. alba* является первым и на сегодня единственным представителем рода *Agrostis* L., у которого зарегистрирован апомиксис.

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

Список литературы

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

Шишкинская Н.А., Бородько А.В. Об апомиксисе у овсяницы горной (*Festuca drymeja* Mert. et. Koch) // Докл. высш. школы. Биол. науки. 1987. № 1. С. 84–89.

Шишкинская Н.А., Ларина Т.В. О взаимосвязи полиплоидии и апомиксиса у злаков // Докл. высш. школы. Биол. науки. 1982. № 9. С. 95–98.

Шишкинская Н.А., Савина Т.А., Синегубова Ю.В. Апомиксис у мятликов Камчатки // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: тр. Междунар. симп. Саратов, 1994. С. 157–159.

Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов, 2004. 145 с.

Юдакова О.И. Методы цитозембриологического анализа. Саратов, 1999. 19 с.

Юдакова О.И. Эмбриологические особенности системы семенной репродукции факультативно апомиктических злаков: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 2009. 40 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.

Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23, № 3. P. 135–233.

Shishkinskaya N.A. Cytoembryological investigation of apomixis in weed grass species // Proc. of the VII Int. Cytoembr. Symp. Bratislava, 1982. P. 363–365.

Yudakova O.I., Shakina T.N. Apomixis in *Poa chaixii* Vill. and *P. badensis* Haenke // 3rd Intern. Apomixis Conf. Abstr. Germany, Wernigerode, 2007. P. 29.