

Список литературы

- Батыгина Т.Б., Бутенко Р.Г. Морфогенетические потенции зародыша покрытосеменных растений (на примере представителей рода *Raeonia*, сем. Раеониaceae) // Бот. журн. 1981. Т.66, №11. С.1531–1547.
- Бутенко Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М., 1964. 272 с.
- Валишина В.П., Цингер Н.В. Зависимость прорастания семян аконита от размеров зародыша // Бюл. ГБС. 1952. Вып. 13. С.45–47.
- Игнатъева И.П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов пиона уклоняющегося (*Raeonia apomala* L.) // Изв. ТСХА. 1995. Вып.4. С.108–134.
- Калинин В.Ф., Сарнацкая В.В., Полищук В.Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений. М., 1980. 488 с.
- Красная книга Республики Башкортостан. Т.1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений / Под ред. Е.В. Кучерова. Уфа, 2001. 280 с.
- Мулдашев А.А., Кучеров Е.В., Галеева А.Х. Об охране и рациональном использовании флоры и растительности в северной зоне Башкортостана // Вопросы рационального использования и охраны растений в республике Башкортостан. Уфа, 1998. С.5–18.
- Мулдашев А.А., Галеева А.Х., Маслова Н.В. Проблемы охраны пиона уклоняющегося (*Raeonia apomala* L.) в Республике Башкортостан // Проблемы сохранения биоразнообразия на Южном Урале. Уфа, 2004. С.170–171.
- Николаева М.Г. Покой семян // Физиология семян. М., 1982. С.125–183.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 347 с.
- Потцов А.В., Некрасов В.И., Иванова И.А. Очерки по семеноведению. М., 1981. 113 с.
- Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М., 1963. 350 с.
- Цингер Н.В. О причинах медленного прорастания семян пионов // Тр. ГБС. 1951. Т.II. С.103–145.

УДК 581.163 + 582.5

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА
У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ASTERACEAE
КРАСНОДАРСКОГО КРАЯ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ОБЛАСТЕЙ

И.С. Кочанова, Н.М. Лисицкая, А.С. Кашин

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

Степень изученности цветковых растений в отношении распространения у них гаметофитного апомиксиса по-прежнему остаётся недостаточной. Ранее нами это было показано на примере видов семейства Asteraceae

Саратовской области (Кашин и др., 2006, 2007). Изучение флоры Краснодарского края – следующий этап исследования широты распространения гаметофитного апомиксиса у видов семейства Asteraceae.

Материал и методика

Семенную продуктивность при различных режимах цветения определяли по материалам, собранным в 2007–2008 гг. в естественных популяциях 25 видов 19 родов из двух подсемейств (Asteroidea и Cichorioidea) семейства Asteraceae, произрастающих в различных районах Краснодарского края, а также в некоторых других регионах европейской части России (Волгоградской и Ростовской областях) (табл. 1).

Таблица 1. Семенная продуктивность в исследованных популяциях семейства Asteraceae Краснодарского края и прилегающих областей

| Условный номер и вид популяции | Год исследования | Завязываемость семян (%) | |
|--|------------------|--------------------------|---------------------|
| | | при свободном цветении | беспыльцевом режиме |
| 1 | 2 | 3 | 4 |
| Cichorioidea | | | |
| 280 <i>Crepis rhoeadifolia</i> Bieb. | 2007 | 38.63±8.22 | 0 |
| 552 <i>C. setosa</i> Hall. fil. | 2008 | 26,29±8,05 | 0 |
| 565 <i>C. rumicifolia</i> Boiss. et Bal. | 2008 | 0 | 0 |
| 416 <i>Pteroteca sancta</i> (L.) C. Koch. | 2007 | 44,15±7,01 | 0 |
| 417 <i>Scorzonera mollis</i> Bieb. | 2007 | 59.89±3.16 | 0 |
| 548 <i>Lapsana intermedia</i> Bieb. | 2008 | 61,73±6,98 | 0 |
| 549 <i>Leontodon danubialis</i> Jacq. | 2008 | 26,69±8,33 | 0 |
| Asteroidea | | | |
| 484 <i>Acroptilon repens</i> (L.) DC. | 2007 | 83.74±3.86 | 0 |
| 486 <i>Xeranthemum cylindraceum</i> Sibth. et Smith. | 2007 | 78.31±5.31 | 0 |
| 483 <i>X. anuum</i> L. | 2007 | 31.81±4.56 | 15.18±3.53 |
| 482 <i>Centaurea solstitialis</i> L. | 2007 | 33.19±7.51 | 0 |
| 487 <i>C. salonitana</i> Vis. | 2007 | 91.20±4.17 | 0 |
| 481 <i>Carthamus lanatus</i> L. | 2007 | 84.26±5.30 | 13.74±6.30 |
| 547 <i>Phalacrolooma annuum</i> (L.) Dumort. | 2008 | 16,59±7,39 | 0 |
| 550 <i>Senecio erraticus</i> Bertol. | 2008 | 41,33±19,37 | 0 |
| 563 <i>S. amphibolus</i> C. Koch. | 2008 | 26,03±6,70 | 0 |
| 554 <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam. | 2008 | 54,20±8,02 | 0 |
| 555 <i>Anthemis cotula</i> L. | 2008 | 9,56±4,50 | 0 |
| 556 <i>Pyrethrum parthenifolium</i> Willd. | 2008 | 33,01±7,19 | 0 |

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|--|------|-------------|---|
| 557 <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. | 2008 | 63,22±8,14 | 0 |
| 559 <i>Inula magnifica</i> Lipsky | 2008 | 24,05±7,83 | 0 |
| 561 <i>I. grandiflora</i> Willd. | 2008 | 38,07±14,13 | 0 |
| 564 <i>Aster caucasicus</i> Willd. | 2008 | 35,79±7,34 | 0 |
| 562 <i>Ptarmica griseo-virens</i> (Albov) Galushko | 2008 | 8,63±4,62 | 0 |
| 560 <i>Adenostyles platyphylloides</i> (Somm. et Levir) Czer. | 2008 | 54,64±4,32 | 0 |

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. Мегagamетофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием методов просветления семязачатков (Негг, 1971) и выделения зародышевых мешков с помощью ферментативной мацерации и последующей диссекции семязачатков (Куприянов, 1982). В целом было проанализировано более чем по 100 зародышевых мешков по каждому исследованному виду.

Результаты и их обсуждение

Как следует из табл. 1, семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 2 видов 2 родов подсемейства Asteroidea, а именно в популяциях *Xeranthemum anuum* (15,18±3,53%) и *Carthamus lanatus* (13,74±6,30%).

В пределах родственных видов в литературе апомиксис указан также для родов *Centaurea*, *Aster* и *Leontodon* (Хохов и др., 1978). Однако результаты нашего исследования указывают на отсутствие признаков способности к гаметофитному апомиксису у исследованных видов данных родов. Речь может идти о том, что либо популяции этих видов относятся к обли-

готно половым, либо в год наблюдения они вели себя как половые. Для окончательного вывода необходимы дополнительные исследования.

Для подтверждения данных по семенной продуктивности, а также в случае невозможности проведения исследования по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения из-за чрезвычайно малых размеров корзинок, нами было проведено цитозембриологическое изучение структуры мегагаметофита и прилегающих областей семязачатка некоторых видов семейства Asteraceae. Полученные результаты представлены в табл. 2.

Таблица 2. Структура женских гаметофитов видов семейства Asteraceae, у которых впервые обнаружен апомиксис по семенной продуктивности

| Вид | Всего исследовано ЗМ, шт. | ЗМ нормального строения, % | Дегенерировавшие зуспорические ЗМ, % | Зуспорический ЗМ и клетки, подобные апоспорическим инициалам | Эндосперм |
|---|---------------------------|----------------------------|--------------------------------------|--|-----------|
| 481 <i>Carthamus lanatus</i> L. | 150 | 100 | 0 | 0 | 0 |
| 581 <i>Eupatorium cannabinum</i> L. | 110 | 74,8±11,1 | 25,2±11,1 | 0 | 0 |
| 582 <i>Cicerbita cacaliefolia</i> (Bieb.) Beauverd. | 153 | 76,5±10,6 | 0 | 23,5±10,6 | 0 |
| 484 <i>Acroptilon repens</i> (L.) DC. | Ранняя стадия | | | | |
| 483 <i>Xeranthemum anuum</i> L. | Ранняя стадия | | | | |
| 551 <i>Achillea millefolium</i> L. | Ранняя стадия | | | | |
| 567 <i>Lactuca serriola</i> L. | 169 | 100 | 0 | 0 | 0 |
| 580 <i>Ambrosia artemisifolia</i> L. | 151 | 100 | 0 | 0 | 0 |
| 583 <i>Hieracium auratum</i> Fries. | 127 | 69,9±8,5 | 0 | 25,1±8,6 | 9,0±4,9 |

У растений видов *Cicerbita cacaliefolia*, *Hieracium auratum*, *Eupatorium cannabinum*, *Lactuca serriola*, *Achillea millefolium* и *Ambrosia artemisifolia* было невозможно провести изучение семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения из-за чрезвычайно малых размеров корзинок. В этой связи у них было проведено цитозембриологическое исследование семязачатков. При этом у *C. cacaliefolia* и *H. Auratum* выявлены цитозембриологические признаки гаметофитного апомиксиса. Они выражались в присутствии в семязачатке рядом с тетрадой мегаспор или зуспорическими зародышевыми мешками разных стадий формирования клеток морфологически подобных апоспорическим инициалам. Кроме того, в популяции *Hieracium auratum* наблюдался преждевременный эндоспермогенез.

В популяции вида *Carthamus lanatus* цитозэмбриологический контроль не подтвердил результаты, полученные при исследовании растений по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения (см. табл. 2). Это может быть связано с целым рядом факторов. Основным из них, на наш взгляд, является ограниченность выборки исследованных семязачатков и несоответствие стадии, на которой проводилось исследование. Известно, что зрелые дифференцированные апомейотические зародышевые мешки морфологически не отличаются от эуспорических зародышевых мешков Polygonum-типа (Ноглер, 1990). Поэтому для прояснения истинной картины необходимы исследования всего процесса мегаспорофитогенеза у данного вида, начиная с самых ранних стадий.

Соцветия растений *Xeranthemum annuum* L., *Acroptilon repens* (L.) DC., *Achillea millefolium* исследованных популяций были зафиксированы на слишком ранних стадиях развития женских генеративных структур, поэтому методически было невозможно провести исследование по цитозэмбриологическому подтверждению способности к гаметофитному апомиксису растений данного вида.

В популяциях *Lactuca serriola* и *Ambrosia artemisifolia* все исследованные зародышевые мешки были нормального строения без признаков апомиктического развития.

Выводы

Большинство исследованных популяций видов семейства Asteraceae Краснодарского края являются облигатно амфимиктическими. Популяции видов *Xeranthemum annuum* и *Carthamus lanatus* по результатам изучения семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения следовало бы отнести к факультативно апомиктическим. Однако для окончательного вывода требуется проведение дополнительных цитозэмбриологических исследований, подтверждающих или опровергающих эти предварительные данные.

В семязачатках *Cicerbita cacaliefolia* и *Hieracium auratum* выявлены цитозэмбриологические признаки способности к гаметофитному апомиксису. Они выражались в присутствии в семязачатке рядом с тетрадой мегаспор или эуспорическими зародышевыми мешками клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам, находящихся на разных стадиях формирования, а также преждевременным эндоспермогенезом.

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. Особенности системы семенного размножения в популяциях некоторых видов Asteraceae в связи с их толерантностью к антропогенным местообитаниям // Поволж. эколог. журн. 2006. №2/3. С.139–146.

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. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков // Бюл. изобр. 1982. №14. С.7.

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

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

Herr J.M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol.5.

УДК 581.3

КАЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЁРЕН В ЗРЕЛЫХ ПЫЛЬНИКАХ ЕЖИ СБОРНОЙ *DACTYLIS GLOMERATA* L.

Н.Н. Круглова

*Институт биологии Уфимского научного центра РАН,
450054, г. Уфа, пр. Октября, 69; e-mail: kruglova@anrb.ru*

*Светлой памяти П.Г. Куприянова
посвящается*

Качество зрелых пыльцевых зерен, напрямую определяющее их способность к оплодотворению, – важнейший показатель репродуктивной биологии растений, а значит, стратегии жизни особи и популяции в целом.

Развитие пыльцевых зерен оценивается как функционально-адаптивный процесс, в конечном счете обеспечивающий надежность воспроизводства популяций амфимиктично размножающихся растений. Нарушение этого процесса в ответ на воздействие неблагоприятных внешних факторов среды может быть использовано для оценки экологической пластичности и толерантности репродуктивных механизмов растений. Кроме того, качество пыльцевых зерен связано с понятием «реальная семенная продуктив-