

УДК 581.162 + 581.331.1

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *SCORZONERA* И *TRAGOPOGON* (ASTERACEAE)

М.В. Полянская, А.С. Кашин, Т.В. Жулидова
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,
410012 г. Саратов, ул. Астраханская 83, E-mail: kashinas@sgu.ru

К основным параметрам системы семенного размножения цветковых растений, особенно важным для генетической структуры популяций, относятся, прежде всего, такие параметры, как способ опыления (аллогамия, автогамия) и способ образования семян (амфимиксис, апомиксис). Но степень изученности их по-прежнему остаётся недостаточной.

Целью данного исследования было сравнительное изучение основных параметров системы семенного размножения, таких как частота апо- и амфимиксиса, авто- и аллогамии, семенная продуктивность при различных режимах цветения, в популяциях некоторых видов *Scorzonera* и *Tragopogon* (Asteraceae) из различных районов Саратовской области. Ранее в пределах этих родов апомиксис не отмечался (Хохлов и др., 1978; Carman, 1995).

Материал и методика

Исследованы 9 популяций 4 видов *Scorzonera* и 5 популяций 3 видов *Tragopogon* из 8 районов Саратовской области, достаточно контрастных по условиям обитания.

Для исследования перед цветением в популяции случайным образом отбирали 30 растений. На каждом из растений обеспечивали все три режима цветения: режим свободного цветения; режим цветения изолированных некастрированных цветков; беспыльцевой режим цветения.

Для анализа завязываемости семян в режиме цветения при изоляции некастрированных цветков и при беспыльцевом режиме, соцветия, до цветения краевых цветков (на стадии зрелых бутонов), помещали под пергаментные изоляторы, под которым они находились до полного созревания семян.

Для создания беспыльцевого режима цветения цветки перед изоляцией предварительно механически кастрировались путем срезания при помощи лезвия верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь.

Анализ семян производили под стереомикроскопом МБС-10. Вычисляли частоту завязываемости семян, как процентное отношение числа выполненных семян к общему числу цветков в соцветии.

Препараты зародышевых мешков готовили по ускоренной методике П.Г. Куприянова (1989). Соцветия на стадии зрелого зародышевого мешка фиксировали до опыления (цветки на стадии бутона) в фиксаторе Кларка (Паушева,

1980). Материал окрашивали 2%-ным ацетокармином в течение 5-6 часов. Анализ препаратов осуществляли под микроскопом “Axiostar-plus” (Zeiss) при увеличении 10 x 40.

Результаты и обсуждение

Из исследованных популяций *Scorzonera* при свободном цветении низкая семенная продуктивность (7.9 – 39.2 %) отмечена в 7 популяциях. Как следует из табл. 1, особенно низкой она была в популяциях *S. ensifolia* из Краснокутского и Б.-Карабулакского районов. Из 3-х лет наблюдения у растений этих популяций она лишь в 2006 г. была около 30 %, а в остальные годы не превышала 10-20 %. Низкая семенная продуктивность при данном режиме цветения отмечена и в популяциях *S. purpurea* и *S. stricta* (около 30 %). Только у растений популяции *S. ensifolia* из Озинского района и популяции *S. taurica* из Ртищевского района по 1-2 годам наблюдения отмечена высокая семенная продуктивность при свободном цветении (около 60 - 80 %).

Таблица 1. Семенная продуктивность растений в исследованных популяциях родов *Scorzonera* и *Tragopogon*

Вид, № популяции и место обитания	Год исследования	Семенная продуктивность, %		
		свободное цветение	изоляция без каст-рации цветков	беспыльцевой режим цветения
<i>S. stricta</i> Hornem. 147 (Атк)	2003	31.3±4.8	4.7±0.7	4.8±0.8
<i>S. stricta</i> Hornem. 163 (КрА)	2003	35.2±3.9	0	0
<i>S. purpurea</i> L. 142 (БКр)	2003	28.6±8.5	0	0
<i>S. ensifolia</i> Vieb. 201=235 (КрК)	2004	17.8±4.0	0	0
	2005	7.9±2.6	2.8±0.4	0
<i>S. ensifolia</i> Vieb. 233 (Хв)	2005	-	1.8±0.9	0
	2006	28.3±5.8	0	0
<i>S. ensifolia</i> Vieb. 237 (Оз)	2005	66.3±3.6	0	0
<i>S. taurica</i> Vieb. 247=340 (Ртщ)	2005	75.8±3.6	1.7±0.7	6.1±0.3
	2006	56.5±4.7	0	0
<i>S. taurica</i> L. 360 (Хв)	2006	39.2±6.4	0	0
<i>S. purpurea</i> L. 311 (Хв)	2006	35.4±4.9	1.2±0.1	
<i>T. ruthenicus</i> Bess. ex Krasch. et S. Nikit 166 (КрК)	2003	13.4±2.8	4.6±0.3	0
<i>T. dubius</i> Scop. 145 (Сар)	2003	33.2±1.5	10.5±0.3	18.3±0.4
	2004	29.7±5.8	8.3±0.5	6.6±0.9
	2006	63.4±7.3	9.2±0.2	1.3±0.3
<i>T. podolicus</i> (DC.) Artemcz. 163 (КрА)	2004	46.4±6.6	0	0
<i>T. podolicus</i> (DC.) Artemcz. 204=339 (Атк)	2004	74.2±7.1	0	0
	2006	44.5±5.2	0	0
<i>T. dubius</i> Scop. 316 (Сар)	2006	-	0	7.8±0.3

П р и м е ч а н и е : Атк – Аткарский, БКр - Базарно-Карабулакский, КрА - Красноармейский, КрК - Краснокутский, Оз - Озинский, Ртщ – Ртищевский, Сар – Саратовский, Хв – Хвалынский районы Саратовской области. Прочерк означает отсутствие данных

При цветении в условиях изоляции некастрированных цветков семена в большинстве популяций не завязались. Лишь в отдельные годы с очень низкой частотой отмечена *S. ensifolia* из Краснокутского (201) и Хвалынского (233) р-

нов, *S. taurica* (247) из Ртищевского р-на и *S. purpurea* (311) из Хвалынского р-на. Однако в популяции *S. stricta* из Аткарского р-на (147) она была около 5 % (табл. 1).

Так как при таком режиме цветения перекрёстное оплодотворение невозможно и семена могут завязываться только в результате автогамии или апомиксиса, то можно говорить о том, что исследованные популяции относятся к аллогамным или близким к аллогамным. При этом по результатам исследования слабую выраженность автогамии и (или) апомиксиса, причём в нерегулярной форме, можно допустить для популяций *S. ensifolia* из Краснокутского (201) и Хвалынского (233) р-нов, *S. taurica* (247) из Ртищевского р-на, *S. purpurea* (311) из Хвалынского р-на и популяции *S. stricta* из Аткарского р-на (147).

В условиях беспыльцевого режима семена завязались лишь в популяции 147 *S. stricta* из Аткарского р-на, а также в один из двух лет наблюдений - в популяции *S. taurica* (247) из Ртищевского р-на. Завязываемость семян при этом была на уровне 4,8 – 6,1 %. В остальных случаях семенная продуктивность при данном режиме цветения была равна нулю (табл. 1). Это указывает на то, что большинство исследованных популяций *Scorzonera* являются облигатно амфимиктичными. Только у растений популяций 147 *S. stricta* из Аткарского р-на и 247 *S. taurica* возможна слабая выраженность автономного апомиксиса в нерегулярной форме.

Тот факт, что в последних двух популяциях между семенной продуктивностью при цветении в условиях изоляции некастрированных цветков и при беспыльцевом режиме цветения нет достоверных различий, говорит в пользу того, что отмеченный низкий уровень семенной продуктивности при этих режимах цветения связан, скорее, со слабой выраженностью автономного апомиксиса, чем автогамии.

Из 5 исследованных популяций 3 видов *Tragopogon* при свободном цветении низкая семенная продуктивность (13.4 – 33.2 %) отмечена в 2 популяциях. Особенно низкой она была в популяциях *T. ruthenicus* из Краснокутского района (13.4±2.8 %). В популяции 145 *T. dubius* из 3-х лет наблюдения лишь в 2006 г. она была около 60 %, а в остальные годы не превышала 30-35 %. В остальных популяциях во все годы наблюдений семенная продуктивность при свободном цветении была выше 45 % (табл. 1).

При цветении в условиях изоляции некастрированных цветков семена в популяциях *T. podolicus* и в популяции 316 *T. dubius* из Саратовского р-на не завязались. В то же время в популяции *T. ruthenicus* завязываемость семян при данном режиме цветения была на уровне 4,6±0.3 %, а в популяции 145 *T. dubius*, обитающей в черте г. Саратова, в течение 3-х лет наблюдений отмечена на уровне 8,3 – 10,5 % (табл. 1). Исходя из этого, исследованные популяции *T. podolicus* и популяция 316 *T. dubius* из Саратовского р-на относятся к облигатно аллогамным. Слабую выраженность автогамии и (или) апомиксиса можно допустить для популяций 166 *T. ruthenicus* из Краснокутского р-на и 145 *T. dubius*, обитающей в черте г. Саратова.

В условиях беспыльцевого режима семена завязались лишь в популяциях 145 и 316 *T. dubius*, причём во все годы наблюдений. Завязываемость семян в

первой из указанных популяций была на уровне $7,8 \pm 0,3$ %, а во второй – значительно варьировала по годам в интервале 1,3 – 18,3 %. В остальных исследованных популяциях семенная продуктивность при данном режиме цветения была равна нулю (табл. 1). Это указывает на то, что большинство исследованных популяций *Tragopogon* являются облигатно амфимиктичными. Только у растений популяций *T. dubius* стабильно, хотя и с низкой частотой, реализуется автономный апомиксис. При этом завязываемость семян у растений данного вида при цветении в условиях изоляции некастрированных цветков связана, скорее, со слабой выраженностью автономного апомиксиса, чем автогамии.

Состояние зрелого мегagamетофита исследовали у растений 4-х популяций 3-х видов *Scorzonera* и 2-х популяций 2-х видов *Tragopogon* (табл. 2).

Таблица 2. Состояние зрелого мегagamетофита у растений в исследованных популяциях некоторых видов *Scorzonera* и *Tragopogon*

Вид, № популяции и место обитания	Год исследования	Зародышевые мешки						
		всего исследовано, шт	из них, %					
			нормального строения	дегенерирующие	с развитием			
					всего	в т.ч.		
проэмбрио	эндосперм	обе структуры						
<i>S. stricta</i> 147 (Атк)	2003	81	99,1±0,9	0	0,89±0,09	0,89	0	0
<i>S. stricta</i> 163 (КрА)	2003	246	99,5±0,5	0	0,48±0,08	0,48	0	0
<i>S. ensifolia</i> 237 (Оз)	2005	126	69,1±5,6	15,8±3,1	15,11±1,74	9,71	3,16	2,24
<i>S. taurica</i> 247=340 (Ртщ)	2005	93	75,6±7,2	19,8±6,9	4,13±0,67	2,88	0	1,25
	2006	59	78,6±8,1	18,9±7,7	0	0	0	0
<i>S. purpurea</i> L. 311 (Хв)	2006	143	70,9±5,8	27,0±5,9	1,32±0,13	1,32	0	0
<i>T. dubius</i> 145 (Сар)	2003	464	97,7±0,6	0,9±0,5	2,32±0,18	2,32	0	0
<i>T. ruthenicus</i> 166 (КрК)	2003	571	99,8±0,2	2,7±0,9	0,23±0,13	0,23	0	0

Примечание: Сокращения те же, что в табл. 1.

В популяциях *S. stricta* из Аткарского (147) и Красноармейского (163) районов наблюдались лишь единичные случаи развития в зрелом мегagamетофите яйцеклетки без оплодотворения (менее 1 % от числа исследованных). Развитие в зрелом мегagamетофите яйцеклетки без оплодотворения с частотой более 1 % наблюдали в популяции 311 *S. purpurea* из Хвалынского р-на. Более высокая доля зародышевых мешков с признаками апомиктического развития отмечена в популяции *S. taurica* (247) из Ртищевского р-на (более 4 %), а особенно высокая – в популяции *S. ensifolia* (237) из Озинского р-на (более 15 %). В остальных случаях отмечены зародышевые мешки Polygonum-типа нормального строения без признаков партеногенетического развития. При этом зародышевые мешки имели типичное для представителей Asteraceae строение. Яйцевой аппарат был

трёхклеточным. У синергид были хорошо видны зубовидные отростки. Центральная клетка чаще имела одно вторичное ядро, как результат слияния двух полярных ядер. Размеры, число ядер и место расположения, а так же форма антипод были не постоянными. Чаще всего антипод было четыре, они были мелкими и на момент исследования дегенерировали. При выделении и очистке зародышевых мешков зачастую отрывались.

Чаще всего в зародышевых мешках с признаками апомиктического развития наблюдалась преждевременная эмбриония при наличии неповрежденных синергид. Отсутствие при этом делений в центральной клетке является дополнительным аргументом в пользу того, что в этих случаях имело место именно партеногенетическое развитие проэмбрио, так как после оплодотворения в норме первой приступает к делению центральная клетка зародышевого мешка.

Реже наблюдали развитие без оплодотворения центральной клетки зародышевого мешка, или яйцеклетки и центральной клетки одновременно.

Интересно, что в семязачатках растений из популяций *S. taurica*, *S. ensifolia* и *S. purpurea* обнаружена довольно высокая доля (около 20-30 %) дегенерирующих зародышевых мешков. Характерно, что именно в популяциях этих видов при постоянном присутствии, хотя и с низкой частотой, зародышевых мешков с признаками партеногенетического развития элементов, образование апомиктических семян в большинстве случаев не отмечалось. В отношении растений популяций данных двух видов напрашивается вывод о том, что, имея относительную склонность к партеногенетическому развитию мегагамет, они не реализуют или очень редко реализуют эту потенцию на уровне апомиктического способа размножения. При этом сами зародышевые мешки с активированными к партеногенетическому развитию мегагаметами, вероятно, вскоре дегенерируют.

У растений популяций *T. dubius* и *T. ruthenicus* в подавляющем большинстве случаев на стадии зрелого мегагаметофита также отмечено формирование зародышевых мешков нормального, свойственного представителям Asteraceae строения Polygonum – типа.

В популяции 145 *T. dubius*, обитающей в черте г. Саратова, в $2,32 \pm 0,18\%$ от общего числа исследованных зародышевых мешков наблюдалось развитие яйцеклетки без оплодотворения. Зародышевые мешки с развитием эндосперма или одновременным развитием яйцеклетки и эндосперма в исследованной выборке растений не обнаружены. В $0,87 \pm 0,50\%$ семязачатках зародышевые мешки дегенерировали.

Обнаружение у растений *T. dubius* явления преждевременной эмбрионии подтверждает сделанный выше на основании результатов исследования семенной продуктивности вывод о том, что растениям данного вида свойственно апомиктическое размножение. При этом остаётся большая вероятность того, что по данным цитоэмбриологического исследования получены заниженные результаты о частоте встречаемости апомиксиса. Ранее было показано, что частота апомиксиса, выявляемая по результатам цитоэмбриологических исследований, зачастую значительно ниже той, что выявляется по семенной продуктивности при беспыльцевом режиме (Кашин, Чернышова, 1997).

В популяции 166 *T. ruthenicus* из Краснокутского р-на в большинстве случаев в семязачатках также отмечены зародышевые мешки нормального строения Polygonum-типа. В $2,75 \pm 0,92\%$ случаев зародышевые мешки были дегенерированными, причём в большинстве случаев имела место полная, реже - частичная дегенерация элементов зародышевого мешка. Лишь в $0,23 \pm 0,13\%$ от общего числа исследованных зародышевых мешков наблюдали партеногенетическое развитие яйцеклетки.

Таким образом, растения популяции *T. ruthenicus* размножаются облигатно амфимиктично, хотя на цитозембриологическом уровне имеет место проявление тенденции к активации мегагамет к партеногенетическому развитию. Частота встречаемости партеногенетического развития проэмбрио не превышает долей процента, а при беспыльцевом режиме цветения семенная продуктивность была равна нулю.

Заключение

Популяции видов *Scorzonera* и *Tragopogon*, особенно видов *S. ensifolia*, *S. purpurea*, *S. stricta* *T. ruthenicus*, зачастую характеризуются низкой семенной продуктивностью (ниже 30 %). Большинство из исследованных популяций были облигатно аллогамными.

Слабую выраженность автогамии, причём в нерегулярной форме, можно допустить для популяций *S. ensifolia* из Краснокутского (201) и Хвалынского (233) р-нов, *S. purpurea* (311) из Хвалынского р-на, *T. ruthenicus* (166) из Краснокутского р-на.

Как следует из результатов изучения семенной продуктивности популяций при беспыльцевом режиме цветения, большинство исследованных популяций *Scorzonera* и *Tragopogon* являются облигатно амфимиктичными. Только у растений популяций 147 *S. stricta* из Аткарского р-на и 247 *S. taurica* возможна слабая выраженность автономного апомиксиса в нерегулярной форме. Более стабильно апомиксис проявляется у растений популяций *T. dubius*.

Результаты цитозембриологического изучения подтверждают способность растений *S. stricta* к апомиктичному размножению в нерегулярной форме.

Обнаружение у растений *T. dubius* явления преждевременной эмбрионии подтверждает сделанный на основании результатов исследования семенной продуктивности вывод о том, что растениям данного вида свойственно апомиктичное размножение.

Растения популяций *S. purpurea* (311) из Хвалынского р-на, *S. taurica* (247) из Ртищевского р-на и *S. ensifolia* (237) из Озинского р-на, имея относительную склонность к партеногенетическому развитию мегагамет, не реализуют или очень редко реализуют эту потенцию на уровне апомиктичного способа размножения.

Растения исследованной популяции *T. ruthenicus* размножаются скорее всего облигатно амфимиктично.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49001).

Литература

Кашин А.С., Чернышова М.П. Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* // Бот. журн. 1997. Т.82, № 9. С. 14—24.

Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1989. 160с.

Паушева А.Г. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304с.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 244 с.

Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polypory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. N 8. P. 39-53.