

УДК 581.163 +582.623.2

ИССЛЕДОВАНИЕ ЧАСТОТЫ  
ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА  
У ВИДОВ СЕМ. FАBАСЕАЕ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

**Н. Н. Булыгина, А. С. Кашин**

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

В ходе цитозембриологического исследования видов семейства Fabaceae, произрастающих в различных районах Саратовской области, установлена способность к гаметофитному апомиксису 4 видов бобовых. Для исследованных видов этот способ размножения отмечен впервые.

**Ключевые слова:** апомиксис, цитозембриология, Fabaceae.

RESEARCH OF GAMETOPHYTE APOMIXIC FREQUENCY  
OF FABACEAE FAMILY SPECIES OF SARATOV REGION

**N. N. Bulygina, A. S. Kashin**

During the cytoembriological investigation of the species of Fabaceae family, growing in the different areas of Saratov region the ability of gametophyte apomixis was found out of 4 species of Fabaceae. This way of reproduction of Fabaceae family was noticed for the first time.

**Key words:** apomixis, cytoembryology, Fabaceae.

Явление апомиксиса уже долгое время привлекает к себе внимание многих отечественных и зарубежных ученых. Первые обзоры на русском языке по данной теме принадлежат советским биологам К. И Майеру и В. А. Поддубной-Арнольди (Поддубная-Арнольди, 1976). В 1970–1987 гг. в Саратовском госуниверситете проводились масштабные исследования по выявлению апомиксичных форм флоры в границах бывшего СССР в основном с использованием косвенного признака – степени дефектности пыльцы, поэтому были получены лишь предварительные сведения о возможности апомиксичного способа репродукции у изучаемых видов (Хохлов и др., 1978).

Решение многих вопросов, связанных с предпосылками и эволюционным значением апомиксиса, а также использование апомиксиса в практических целях требуют не только глубокого исследования сущности этого явления, но и выяснения закономерностей и степени распространения

ния апомиктического способа размножения у цветковых растений (Хохлов и др., 1978). Однако накопленных по этому вопросу знаний на сегодняшний день недостаточно для получения полной всесторонней картины по вопросу апомиктического способа репродукции, особенно это касается семейства Fabaceae, данные по исследованию которых крайне малы, а по Саратовской области вовсе отсутствуют.

На сегодняшний день эмбриологически изучено около 190 родов и видов семейства Fabaceae (Сравнительная..., 1985). Апомиктический способ репродукции установлен для родов *Medicago* и *Trifolium* (*Medicago sativa*, *Trifolium pretense*, *T. molineri*), среди видов которых нередко случаи соматической апоспории (Сравнительная..., 1985; Камелина, 2009).

В качестве апомиктических указано несколько видов рода *Cassia*: *C. artemisioide*, *C. australis*, *C. circinnata*, *C. deslocata* var. *involute*, *C. eremophila*, *C. nemophila* var. *coriacea*, *C. sturti*, *C. polyllodinea* (Хохлов и др., 1978), для которых указана способность к апогаметофитной эмбрионии. Кроме того, по данным Carman (1997), для этого рода характерна нуцеллярная эмбриония и апогаметия.

Споровая апозиготия отмечена у *Lathyrus ochrus*, *Lupinus luteus*, *Medicago sativa*, *M. italica*, *M. messanensis*, *M. segetalis*, *M. polonica* + *alba*, *Sesbania aculeata*, *Trifolium hybridum*, *Vicia faba*, споровая апогаметия – у *Melilotus alba* (Хохлов и др., 1978).

У родов *Bauhinia*, *Crotalaria*, *Trifolium* нередко случаи полиэмбрионии (Carman, 1997); единичные же случаи истинной либо ложной полиэмбрионии обнаружены у триб *Galegeae*, *Genisteae*, *Loteae*, *Phaseoleae*, *Trifolieae*, *Vicieae*, а также у *Cassia tora*, *Mimo sadenhardtii*, *Shrankia uncinata* (Поддубная-Арнольди, 1976). У родов *Laburnum* и *Pongamia* отмечено явление биспории, а для рода *Millettia* характерна нуцеллярная эмбриония (Carman, 1997).

Апомиктический способ репродукции установлен также для родов *Glucinia* и *Lens*, для видов *Lathyrus odoratus*, *Phaselus multiflorus*, *P. vulgaris*, *P. isumarvensis*, *P. sativum*, *Vicia ervilla*, *V. sativa*, однако его форма цитозембриологически не исследована (Хохлов и др., 1978). Но способность к гаметофитному апомиксису у изученных нами видов бобовых ранее не устанавливалась.

Целью нашего исследования является изучение частоты и форм апомиксиса у видов семейства Fabaceae.

### Материал и методика

Исследование проводилось в 2011 г. в ряде районов Саратовской области (Татищевский, Саратовский, Красноармейский) в популяциях

5 видов семейства Fabaceae: *Trifolium alpestra* L. – клевер альпийский, *Astragalus varius* S.G. Gmel. – астрагал изменчивый, *Chaemaeghtis ruthenicus* Fisch. ex. Woiosz. – раakitник русский, *Lathurus pallenscens* C. Koch. – чина бледноватая, *Vicia cracca* L. – горошек мышиный, *Astragalus brahyolobus* Fisch. – астрагал коротколопастной. Последний вид является редким и занесен в Красную книгу Саратовской области. Видовая принадлежность бобовых определена доктором биологических наук, профессором М. А. Березуцким.

Цветки бобовых обоеполюе (Барабанов, Зайчикова, 2006). Для предотвращения опыления цветки с 30 растений случайной выборки фиксировали в фиксаторе Кларка (3 части 96%-ного этанола, 1 часть ледяной уксусной кислоты) на стадии зрелых бутонов. Далее в условиях лаборатории материал промывали в проточной воде в течение суток, затем окрашивали 2%-ным ацетокармином в течение 6 часов, после чего снова промывали.

После мацерации семязачатков цитазой (Куприянов, 1982) готовили препараты зародышевых мешков с использованием микропрепаровальных игл. Структуру зародышевых мешков исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием метода просветления семязачатков (Негг, 1971), модифицированного нами под особенности объектов. Выделение семязачатков с последующим максимально возможным удалением соматических клеток проводили под микроскопом МСП-1. Оставшуюся центральную часть семязачатка с женским мегagamетофитом помещали на предметное стекло в каплю просветляющей жидкости и исследовали методом фазово-контрастной микроскопии под микроскопом AxioLab (Karl Zeiss) при увеличении  $\times 400$ . По каждому из исследованных видов было проанализировано более 100 семязачатков.

О частоте апомиксиса судили по частоте встречаемости клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам, и зародышевых мешков с признаками развития зародыша и (или) эндосперма без оплодотворения.

В целом проанализировано 611 семязачатков.

### Результаты и их обсуждение

Результаты цитозембриологического изучения структуры мегagamетофита и прилегающих областей семязачатка у растений семейства Fabaceae представлены в таблице. В целом результаты анализа выявили незначительную склонность к гаметофитному апомиксису у изученных на момент исследования видов.

## Структура женских гаметофитов исследованных видов сем. Fabaceae

№	Название вида	Год исследования	Зародышевые мешки нормального строения, %	Дегенерировавшие ЗМ, %	Явление апомиксиса, %				
					Проэмбрио	Эндосперм	Обе структуры	Клетки, подобные апоспорическим инициалам	Всего
1	<i>Trifolium alpestra</i>	2011	84,00	15,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,00
2	<i>Astragalus brahyolobus</i>	2011	95,20	0,80	0,00	0,00	0,00	4,00	4,00
3	<i>Astragalus varius</i>	2011	83,77	9,78	5,65	0,00	0,00	0,80	6,45
4	<i>Chaemaegtistus ruthenicus</i>	2011	93,85	4,39	0,00	1,76	0,00	0,00	1,76
5	<i>Lathurus pallenscens</i>	2011	95,93	0,00	0,00	1,63	0,00	2,44	4,07
6	<i>Vicia cracca</i>	2011	85,61	6,82	2,27	2,27	0,00	3,03	7,57

Анализируя табличные данные, мы выявили, что абсолютное большинство зародышевых мешков (ЗМ) исследованных видов бобовых имеют нормальное строение (83–96%): 2 синергиды, яйцеклетка, центральное ядро либо полярные ядра; антиподы в большинстве случаев эфемерны, рано дегенерируют, но иногда видны в виде крупных клеток в халазальном конце зародышевого мешка.

У исследованных видов обнаружены некоторые цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса, причем максимальной их доля была выявлена в популяциях *Astragalus varius* и *Vicia cracca* (около 7–8%), а минимальной – в популяциях *Trifolium alpestra* и *Chaemaegtistus ruthenicus* (1–2%). Остальные виды показали средний результат (около 4%).

У *Astragalus varius* партеногенез отмечен на уровне 5,65%, что составляет максимальный результат по этому пункту среди исследованных видов. У *Vicia cracca* с одинаковой частотой наблюдались и ранние эмбриогенез и эндоспермогенез (по 2,27 %). Процесс развития центральной клетки без оплодотворения также отмечен у *Chaemaegtistus ruthenicus* и *Lathurus pallenscens* (менее 2%). Интересно, что обе структуры (партено- и эндоспермогенез) в параллельном развитии отмечены не были.

Проэмбрио чаще всего был представлен 2–8 ядрами или клетками, эндосперм тоже был ядерным или клеточным.

Следует отметить, что явление соматической апоспории имеет место практически у всех исследованных видов и составляет от 1 до 4%. Максимальная доля присутствия рядом с зуспорическим зародышевым

мешком или тетрадой мегаспор клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам, отмечена у *Astragalus brahyolobus* (4%). У *Trifolium alpestra* и *Astragalus varius* установлен низкий процент присутствия в семязачатках апоспорических инициалей (около 1%).

Доля дегенерировавших зародышевых мешков на момент исследования составляет от 0 до 15%, причем максимальное количество дегенерировавших зародышевых мешков (15%) в отсутствие оплодотворения отмечено у *Trifolium alpestra*. Учитывая, что у данного вида из всех цитоэмбриологических признаков апомиксиса лишь единично отмечено явление апоспории, можно указать, что клевер альпийский либо является облигатно амфимиктичным, либо в год наблюдения вел себя как таковой. То же можно сказать и про *Chaemaegtis ruthenicus*, у которого среди признаков гаметофитного апомиксиса обнаружено всего 2 случая эндоспермогенеза, что составило менее 2%.

### Выводы

В целом результаты цитоэмбриологических исследований бобовых выявили способность к гаметофитному апомиксису у *Astragalus varius* и *Vicia cracca* и менее выраженную – у *Astragalus brahyolobus* и *Lathurus pallenscens*.

Результаты цитоэмбриологического исследования остальных видов бобовых указывают на отсутствие выраженного гаметофитного апомиксиса у них. Однако речь может идти о том, что или популяции этих видов относятся к облигатно амфимиктичным, или в год наблюдения они вели себя как амфимиктичные.

Однако полученные в ходе изучения характеристики апомиктичного способа репродукции бобовых приложимы фактически только к данной популяции и конкретному году, в котором проводилось наблюдение. В своих исследованиях мы сталкиваемся с такими проблемами, как варьирование выраженности апомиксиса по годам в зависимости от внешних условий и факультативность апомиксиса. Поэтому для окончательного вывода требуется проведение дополнительных исследований видов семейства Fabaceae в последующие годы.

### Список литературы

Барабанов Е. И. Ботаника : учебник для студ. высш. учеб. заведений М. : Академия, 2006. 448 с.

Камелина О. П. Систематическая эмбриония цветковых растений. Двудольные. Барнаул : АРТИКА, 2009. 501 с.

Кочанова И. С., Лисицкая Н. М., Кашиш А. С. Степень распространения гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флоре Краснодарского края // Апомиксис и репродуктивная биология : материалы Всерос. науч. конф., по-

свящ. 100-летию со дня рождения С. С. Хохлова, 29 сентября – 1 октября 2010 г. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2010. С. 169–172.

Красная книга Саратовской области: Грибы, лишайники, растения, животные. Саратов : Изд-во Торг.-пром. палаты Саратов. обл., 2006. 528 с.

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

Поддубная-Арнольди В. А. Цитозембриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М. : Наука, 1976. 508 с.

Сравнительная эмбриология цветковых растений. Brunelliaceae-Tremandraceae / под ред. М. С. Яковлева. Л. : Наука, 1985. 286 с.

Угольников Е. В., Кашин А. С. Исследование частоты апомиксиса *Salix acutifolia* Willd // Бюл. бот. сада. СГУ, 2010. Вып. 9. С. 181–185.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.

Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51–94.

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.

Nogler G. A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin e.a., 1984. P. 475–518.

УДК 581.163 +582.623.2

## ЭЛЕКТРОННАЯ БАЗА ДАННЫХ «АПОМИКТЫ»

**И. С. Кочанова, В. И. Горин**

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского  
Учебно-научный центр «Ботанический сад»  
410010, г. Саратов, ул. Академика Навашина  
e-mail: kochanova\_is@inbox.ru*

В статье рассматриваются возможности накопления эмпирических данных, их хранения и управления базой данных «Апомикты» на примере изучения способности к апомиктичному размножению у представителей семейства Asteraceae.

**Ключевые слова:** база данных, система управления базой данных, апомикты.

## DATABASE «APOMICTS»

**I. S. Kochanova, V. I. Gorin**

The article describes the possibility of accumulation of empirical data storage and database management «Apomicts» as an example to study the ability of apomictic reproduction in representatives of the family Asteraceae.

**Key words:** database, database management system, apomicts.