

УДК 581.163 + 582.623.2

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА SALICACEAE

Е. В. Угольникова

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

В ходе цитозембриологического исследования и исследования семенной продуктивности видов семейства Salicaceae, произрастающих в различных районах Саратовской области, установлена способность к гаметофитному апомиксису в 5 популяциях 5 видов ив. Для исследованных видов семейства Salicaceae этот способ размножения отмечен впервые.

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

THE PECULIARITIES OF SEEDED REPRODUCTION OF SOME SPECIES OF SALICACEAE FAMILY

E. V. Ugolnikova

During the cytoembryological investigation and the research of seed productivity of the species of Salicaceae family, growing in the different areas of Saratov region the ability of gametophyte apomixis was found out in 5 populations of 5 species of willows. This way of seeded reproduction of Salicaceae family was noticed for the first time.

Key words: apomixis, seed productivity of population, cytoembryology, Salicaceae, regime of flowering.

Степень изученности цветковых в отношении распространения у них гаметофитного апомиксиса по-прежнему остается недостаточной. В частности, мы имеем довольно фрагментарные сведения об апомиксисе ивовых (Salicaceae), которые датируются 1930 гг. (Федорова-Саркисова, 1931; Бекетовский, 1932). Целью нашего исследования является установление частоты и форм апомиксиса у видов семейства Salicaceae по признакам развития мегагаметофита без оплодотворения. В списке С. С. Хохлова с соавт. (1978) в качестве апомиктичных указано несколько видов рода, для которых установлен автономный апомиксис, однако его форма цитозембриологически не исследована. Но способность к гаметофитному апомиксису у исследованных нами видов ив ранее не обнаруживалась.

Полученный в ходе исследований материал послужит основой для более глубокого и всестороннего эмбриологического, морфологического, цитологического, генетического, биосистематического и иного изучения и выявления общих закономерностей происхождения, роли в природе и места апомиксиса в эволюции растений (Хохлов и др., 1978).

Материал и методика

Гаметофитный апомиксис идентифицировали по материалам, собранным в 2010 г. в различных районах Саратовской области в популяции *S. acutifolia* Willd. – Ива остролистная, или Верба (Лысогорский район, окрестности с. Урицкое), *S. caprea* L. – Ива козья, *S. triandra* L. – Ива трехтычинковая (Красноармейский район, окрестности с. Н. Банновка), *S. cinerea* L. – Ива пепельная (Марксовский район, окрестности с. Волково), *S. Vinogradovii* A. Skvorts – Ива Виноградова, или пурпурная (Краснокутский район, окрестности с. Дьяковка).

Исследовали семенную продуктивность растений в популяциях при двух режимах цветения: свободном цветении и беспыльцевом режиме цветения. Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима до начала цветения соцветия с женскими цветками помещали под пергаментные изоляторы до полного созревания семян. Гаметофитный апомиксис диагностировали на основе сравнительных данных о семенной продуктивности растений при свободном опылении и беспыльцевом режиме (Кочанова, Кириллова, 2010). Частота завязываемости семян при свободном цветении или при беспыльцевом режиме цветения вычислялась как процентное отношение числа выполненных семян к общему числу цветков в соцветии.

Исследуемый материал подвергали дополнительному эмбриологическому контролю. Структуру зрелых зародышевых мешков исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием метода просветления семязачатков (Нерт, 1971). О частоте апомиксиса судили по частоте встречаемости в семязачатке клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам, и зародышевых мешков с признаками развития зародыша и (или) эндосперма без оплодотворения (Угольникова, Кашин, 2010).

По каждой популяции исследовано по 30 растений, отобранных случайным образом.

Результаты и их обсуждение

В исследованных популяциях *Salicaceae* при свободном цветении отмечена высокая семенная продуктивность (55–83%), а в условиях беспыльцевого режима семена завязались лишь в популяции *S. acutifolia* Willd. (табл. 1).

Таблица 1. Семенная продуктивность исследованных видов сем. Salicaceae Саратовской области

№	Вид	Частота завязываемости семян при цветении, %	
		при свободном цветении	при беспыльцевом режиме цветения
1	<i>S. acutifolia</i> Willd.	55,61±4,93	7,15±1,64
2	<i>S. caprea</i> L.	82,70±3,55	0,0
3	<i>S. triandra</i> L.	70,34±2,73	0,0
4	<i>S. cinerea</i> L.	68,22±3,60	0,0
5	<i>S. Vinogradovii</i> A. Skvorts	69,18±3,23	0,0

В остальных случаях семенная продуктивность ив при данном режиме цветения была равна нулю. В этих случаях либо изолированное цветение осталось на стадии выброшенных рылец (*S. triandra* L.), либо произошло созревание плодов, но не завязалось ни одного семени (*S. caprea* L.), либо завязалось незначительное количество апомиктических семян, не влияющее на статистику в целом (*S. cinerea* L., *S. Vinogradovii* A. Skvorts).

Для подтверждения данных о семенной продуктивности нами было проведено цитоэмбриологическое исследование мегагаметофита данных видов ив (табл. 2). У вербы был проанализирован 281 зародышевый мешок, у козьей ивы – 468, у пепельной ивы – 356, у ивы Виноградова – 658, у трехтычинковой ивы – 535 зародышевых мешков.

Таблица 2. Структура мегагаметофитов ив в исследованных популяциях

Название вида	Зародышевые мешки (ЗМ) нормального строения, %	Дегенерировавшие ЗМ, %	Явление апомиксиса, %			
			Проэмбрио	Эндосперм	Обе структуры	Клетки, подобные апоспорическим инициалам
<i>S. acutifolia</i> Willd.	58,72	7,83	6,05	1,78	3,91	21,71
<i>S. caprea</i> L.	76,92	3,0	0,0	0,0	0,0	27,14
<i>S. triandra</i> L.	95,14	0,0	0,37	0,0	0,0	4,48
<i>S. cinerea</i> L.	98,59	0,28	0,0	0,0	0,28	0,84
<i>S. Vinogradovii</i> A. Skvorts	79,94	0,91	1,67	0,0	0,0	10,64

Результаты цитоэмбриологических исследований подтвердили способность к гаметофитному апомиксису у *S. acutifolia* Willd., у которой она была обнаружена в ходе исследования семенной продуктивности

при беспыльцевом режиме цветения. В популяции обнаружено более 6% случаев развития яйцеклетки без оплодотворения и более 21% случаев присутствия в семязачатке рядом с эуспорическим зародышевым мешком или тетрадой мегаспор клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам. Также выявлено развитие центральной клетки без оплодотворения – 1,78%, и одновременно с развитием проэмбрио – 3,91%.

Кроме того, в ходе проведенного анализа у *S. caprea* L., *S. Vinogradovii* A. Skvorts также выявлены цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса, к числу которых относятся преждевременная эмбриония и присутствие в семязачатке апоспорических инициалей. Интересно отметить, что зародышевые мешки этих двух видов ив после достижения ими половозрелой стадии почти стопроцентно деградировали в отсутствие оплодотворения. Лишь небольшой процент неоплодотворенных яйцеклеток получил развитие у ивы Виноградова (1,67%). Но на ранних стадиях развития зародышевого мешка в семязачатке довольно часто встречались апоспорические клетки (более 10% у *S. Vinogradovii*). Самый большой процент присутствия в семязачатках апоспорических инициалей наблюдался у козьей ивы (более 27%). Данные цитоэмбриологических исследований этих двух видов противоречат результатам исследования семенной продуктивности, где они вели себя как облигатно амфимиктичные. Это говорит о том, что наличие эмбриологических признаков апомиксиса не гарантирует его полную реализацию на уровне производства семян (Угольников, Кашин, 2010).

У *S. triandra* L. отмечен лишь небольшой процент присутствия рядом с эуспорическим зародышевым мешком или тетрадой мегаспор клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам (4,48%), и всего 2 случая развития зародыша без оплодотворения, что составило менее 1%.

У *S. cinerea* L. отмечено такое незначительное количество признаков апомиксиса (3 случая обнаружения апоспорических инициалей и 1 случай развития яйцеклетки и центрального ядра без оплодотворения), что этот вид можно считать облигатно амфимиктичным, так как для него подтвердились данные о семенной продуктивности.

Рассматривая апоспорию, встречающуюся у ив, можно отметить интересные закономерности.

Клетки, подобные апоспорическим инициалам, у *S. acutifolia* встречались с одинаковой частотой на разных стадиях развития зародышевого мешка. У *S. triandra* случаи обнаружения апоспории крайне редки и отмечены только на самых ранних стадиях развития зародышевого мешка

(1–2-ядерная стадия). У *S. caprea* все апоспорические клетки присутствовали на ранних стадиях развития зародышевого мешка (1–8-ядерная стадия). У *S. Vinogradovii* в 78,6% случаев апоспорические клетки были обнаружены на стадии 8-ядерного и дифференцированного зародышевого мешка, а в 21,43% – на стадиях 1–4-ядерного зародышевого мешка.

Что касается локализации в семязачатке клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам, здесь можно отметить интересный момент (табл. 3). Анализируя данные, мы обнаружили некоторую закономерность в локализации апоспорических клеток в семязачатке.

Таблица 3. Расположение в семязачатке клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам, %

Вид	У микропилярного конца зародышевого мешка	У халазального конца зародышевого мешка	В тапетуме семяпочки	В интегументе семяпочки
<i>S. acutifolia</i> Willd.	80,33	1,64	16,14	1,64
<i>S. caprea</i> L.	7,75	1,55	86,05	4,65
<i>S. triandra</i> L.	12,50	0,0	75,00	12,50
<i>S. cinerea</i> L.	100,00	0,0	0,0	0,0
<i>S. Vinogradovii</i> A. Skvorts	4,22	66,20	29,60	0,0

Абсолютное большинство апоспорических клеток, обнаруженных в семязачатке *S. acutifolia*, локализовались у микропилярного конца зародышевого мешка (более 80%), по одной инициали отмечено у халазального конца зародышевого мешка и в интегументе семяпочки, что составило по 1,64%. И 16,4% инициалей обнаружено в тапетуме семязачатка.

Для *S. cinerea* отмечено всего 3 апоспорических клетки, расположенных у микропиле зародышевого мешка.

Апоспорические инициали *S. caprea* в основном локализованы в тапетуме семяпочки (86,05%), и лишь незначительное их количество обнаружено в других зонах.

Для *S. Vinogradovii* также выявлена закономерность в расположении апоспорических клеток. Здесь большинство (66,20%) клеток локализованы у халазального конца зародышевого мешка, небольшой их процент отмечен в тапетуме семяпочки (29,60%) и всего 3 случая встречи апоспории у микропиле зародышевого мешка, что составило около 4%.

Редкие случаи встречи апоспорических клеток *S. triandra* в основном отмечены в тапетуме семязачатка (75%).

Таким образом, закономерность в расположении в семязачатке клеток, подобных апоспорическим инициалам, присутствует и выражается

на уровне отдельного вида. Чтобы проверить и уточнить эти данные, нужны дополнительные исследования этих видов ив по годам.

Обобщив и проанализировав цитоэмбриологические данные, мы вычислили потенциальный процент апомиксиса, характерный для каждого из исследованных видов (табл. 4).

Таблица 4. Частота апомиксиса, характерная для исследованных видов сем. Salicaceae

№	Вид	Частота апомиксиса, %
1	<i>S. acutifolia</i> Willd.	33,45
2	<i>S. caprea</i> L.	31,30
3	<i>S. triandra</i> L.	4,68
4	<i>S. cinerea</i> L.	1,12
5	<i>S. Vinogradovii</i> A. Skvorts	12,31

В наибольшей степени среди исследованных видов апомиксис, выявленный цитоэмбриологическим методом, характерен для *S. acutifolia* и *S. caprea* (более 31%). Небольшой процент отмечен для *S. Vinogradovii* (12,31%) и совсем незначительный процент подсчитан для остальных.

Как было указано ранее, явление апомиксиса для исследованных видов ив в основном включает в себя клетки, подобные апоспорическим инициалам. Если говорить о *S. cinerea*, можно отметить, что апоспория, скорее всего, не свойственна данному виду, тогда как для *S. acutifolia* и *S. caprea* апоспорические клетки являются основным источником апомиктических семян. Для вербы также характерны преждевременная эмбриония и развитие центральной клетки без оплодотворения.

Выводы

В целом результаты цитоэмбриологических исследований подтвердили способность к гаметофитному апомиксису у *S. acutifolia* Willd., у которого она была обнаружена в ходе исследования семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения. Данный вид можно отнести к факультативно апомиктическим видам растений. Результаты исследования семенной продуктивности и цитоэмбриологического исследования остальных видов ив указывают на отсутствие у них выраженного гаметофитного апомиксиса. Однако речь может идти о том, что или популяции этих видов относятся к облигатно амфимиктическим, или в год наблюдения они вели себя как амфимиктические. Для окончательного вывода нужны дополнительные исследования.

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

Список литературы

- Бекетовский А. Н. К вопросу о партенокарпии *Salix alba* L., *S. capreae* L., *Populus alba* L., *Ulmus campestris* L. // Бот. журн. СССР. 1932. Вып. 17. С. 358–400.
- Кочанова И. С., Кириллова И. М. Особенности семенного размножения в популяциях *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. на юго-восточной границе ареала // Апомиксис и репродуктивная биология : материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения С. С. Хохлова, 29 сентября–1 октября 2010 г. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2010. С. 166–168.
- Кочанова И. С., Лисицкая Н. М., Кашин А. С. Степень распространения гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флоре Краснодарского края // Апомиксис и репродуктивная биология : материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения С. С. Хохлова, 29 сентября–1 октября 2010 г. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2010. С. 169–172.
- Угольников Е. В., Кашин А. С. Исследование частоты апомиксиса *Salix acutifolia* Willd. // Бюл. Бот. сада. СГУ. 2010. Вып. 9. С. 181–185.
- Федорова-Саркисова О. В. Об апогамии у ив // Тр. Ин-та исслед. по лес. хоз-ву и лес. пром. 1931. Вып. 10. С. 59–63.
- Хохлов С. С., Зайцева М. И., Курьянов П. Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.
- 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

КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ И ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ
МИКРОГАМЕТОФИТА У АНТАРКТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ
DESCHAMPSIA ANTARCTICA E.DESV.

О. И. Юдакова¹, Т. Н. Шакина¹, В. С. Тырнов¹,
В. А. Кунах², И. А. Козерецкая³, И. Ю. Парникоза²

¹Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012, г. Саратов, ул. Астраханская, 83
e-mail: yudakovaoi@info.sgu.ru; shakinatn@rambler.ru

²Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины
03680, Украина, г. Киев, ул. Заболотного, 150; e-mail: kunakh@imb.org.ua

³Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко
01033, Украина, г. Киев, ул. Владимирская, 64; e-mail: kozeri@gmail.com

В статье представлены результаты цитоэмбриологического анализа качества пыльцы и структуры микрогаметофитов у антарктических популяций *Deschampsia antarctica* E. Desv. Установлено, что, несмотря на суровые условия обитания, процессы микрогаметофитогенеза у изученных растений про-