

Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука. 1976. 507 с.

Селиванов А.С. Многозародышевость семян и селекция. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1983. Ч.1. 84 с.

Хохлов С.С., Тырнов В.С., Гришина Е.В. и др. Гаплоидия и селекция. М.: Наука. 1976. 221 с.

Цветова М.И. Исследование полиэмбрионии у некоторых сортов мягкой пшеницы // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 1971. Вып. 2. С.94 – 103.

Maheshwari P., Sachar R. C. Polyembryony // Recent advances in the embryology of angiosperms. Maheshwari P. (ed). 1963. P. 265 – 296.

УДК 581.3

МЕТАМОРФОЗЫ АНТИПОД ПРИ ПСЕВДОГАМНОМ АПОМИКСИСЕ У *POA PRATENSIS* L.

О.И. Юдакова, Т.Н. Шакина

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского, г. Саратов

Характерной особенностью апомиктических популяций является формирование определенного процента зародышевых мешков с различными структурными аномалиями (Ноглер, 1990; Тырнов, Шишкинская, Юдакова, 2000). Их появление связано с нарушением процессов поляризации и дифференциации элементов мегagamетофита. Так, например, изменение «обычного» пути развития клеток яйцевого аппарата нередко приводит к формированию яйцеклеткоподобных синергид, дополнительных яйцеклеток, а в некоторых случаях, и дополнительных полярных ядер. При развитии антиподального комплекса мегagamетофита апомиктов также могут наблюдаться различные аномалии. Однако сведения о них в литературе практически отсутствуют. Возможно, это связано с тем, что исследователи, уделяя особое внимание развитию яйцевого аппарата и центральной клетки, зачастую оставляют вне своего поля зрения антиподальный комплекс. Анализ структуры зародышевых мешков апомиктической популяции *Poa pratensis* L. с использованием ускоренных методов позволил зарегистрировать интересные отклонения в развитии антипод, которые могут служить диагностическими признаками при выявлении апомиксиса.

Материал и методы

Материалом исследования послужила факультативно апомиктическая популяция *Poa pratensis*, произрастающая на территории г.Саратова. Фиксацию соцветий проводили ацетоалкоголем (3:1) темпорально в фазе бутона, когда в пыльниках присутствовала одноядерная пыльца, а также во время цветения и

через 1, 2, 3 суток от начала цветения. Структуру женских гаметофитов изучали на препаратах, приготовленных методом ферментативной мацерации завязей с последующей диссекцией семязпочек (Еналеева, Тырнов, Хохлов, 1971). В каждом варианте анализировали не менее 100 зародышевых мешков.

Результаты и обсуждение

Проведенное цитозембриологическое исследование показало, что основным способом размножения данной популяции мятлика лугового является псевдогамный апомиксис. Апоархеспорические нередуцированные зародышевые мешки формируются из соматических клеток семязпочки. Количество их в разных семязпочках варьирует от 1 до 5. Наряду с образованием нередуцированных женских гаметофитов возможно и параллельное развитие половых (редуцированных) зародышевых мешков. Морфологически и половые, и апоархеспорические мегагаметофиты соответствуют *Polygonum*-типу.

Как и у подавляющего большинства покрытосеменных растений, в восьмиядерных зародышевых мешках *Poa pratensis* антиподы дифференцируются одними из первых. На халазальном конце зародышевого мешка сначала формируются три небольшие одноядерные клетки с крупным ядром и густой цитоплазмой. По мере созревания женского гаметофита происходит увеличение как числа антипод, так и количества ДНК в них. Практически сразу после завершения процесса клеткообразования в сформированном зародышевом мешке ядра антипод начинают активно делиться. Эти деления не сопровождаются цитокинезом и приводят к образованию полинуклеарных клеток. На завершающем этапе дифференцировки антипод происходит слияние отдельных ядер в одно гигантское многоядрышковое ядро (рис.1). Число ядрышек в нем может варьировать от 2 до 10 и более. Увеличение количества антипод у исследованного вида происходит за счет того, что при формировании полинуклеарных клеток за делением ядра в редких случаях может последовать цитокинез. Обычно количество антипод в зрелых зародышевых мешках невелико (в среднем 5-8), при этом клетки могут отличаться друг от друга по размеру, объему ядра и количеству ядрышек в нем.

Проведенный анализ показал, что нарушение процессов дифференцировки клеток антиподального комплекса может происходить на разных стадиях гаметофитогенеза, как в процессе клеткообразования в восьмиядерном зародышевом мешке, так и во время пролиферации антипод в зрелом мегагаметофите.

Одним из следствий нарушения процессов поляризации и дифференциации элементов зародышевого мешка является формирование из ядра, которое в норме предназначается для антиподальной клетки, дополнительного полярного ядра (рис. 2). Частота зародышевых мешков с тремя полярными ядрами в нашем материале составила 5,4%. Однако появление дополнительного ядра в равной степени может быть связано с нарушением дифференциации элементов как

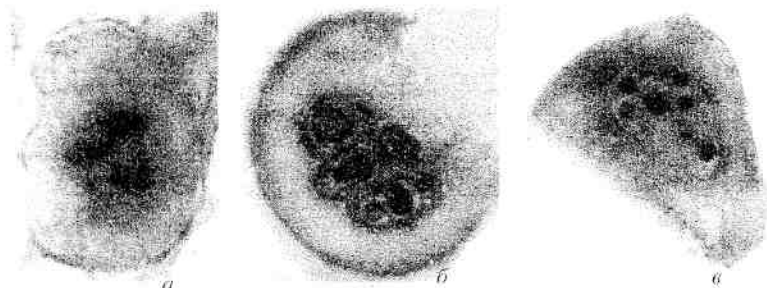


Рис. 1. Развитие антипод у *Poa pratensis*:

а – деление ядер в антиподальной клетке; б – многоядерные антиподы; в – зрелая одноядерная многоядрышковая антипода

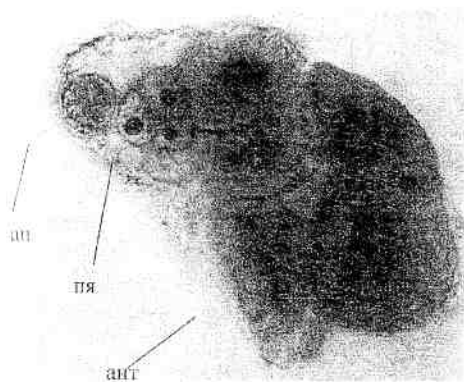


Рис. 2. Зародышевый мешок с тремя полярными ядрами (пия – полярные ядра; ан – антиобитный проэмбрио; ант – антиподы)



Рис. 3. Молодой восьмиядерный зародышевый мешок с тремя полярными ядрами и двумя антиподами

антиподального комплекса, так и яйцевого аппарата. У апомиктичных злаков синергиды довольно рано дегенерируют, а антиподы, наоборот, склонны к пролиферации, поэтому при анализе зрелых гаметофитов точно установить, за счет каких структур произошло образование третьего полярного ядра, весьма проблематично. Кроме того, нельзя исключать и возможность дополнительных делений ядер недифференцированного зародышевого мешка. Все же в одном случае нам удалось зафиксировать процесс образования дополнительного полярного ядра из одного из трех ядер халазального конца женского гаметофита. В молодом восьмиядерном зародышевом мешке на микропиллярном конце располагался недифференцированный яйцевой аппарат, на халазальном — две одноядерные антиподы, а в центральной клетке — три полярных ядра (рис. 3).

Формирование центральной клетки с дополнительными полярными ядрами может быть одним из механизмов регуляции соотношения отцовского и материнского геномов в эндосперме псевдогамных апомиктов. Развитие третьего полярного ядра за счет нарушения процесса дифференциации яйцевого аппарата может повлечь за собой негативные последствия — отсутствие в зрелом мегagamетофите яйцеклетки или синергиды. Формирование же дополнительного полярного ядра из ядра халазального района зародышевого мешка представляется наиболее оптимальным вариантом. Склонность антипод к эндорепродукции и пролиферации способна компенсировать или восполнить недостающий элемент в зрелом зародышевом мешке.

В антиподальных комплексах зрелых зародышевых мешков нами были обнаружены клетки с нетипичной морфологией. В одних случаях они напоминали апоархеспорические инициалы с крупным одноядрышковым ядром и слабо окрашенной цитоплазмой (рис. 4), в других — яйцеклетку. В литературе описаны случаи формирования зародышеподобных структур в антиподальном комплексе у *Alangiactae*, *Asteraceae*, *Betulaceae*, *Morinaceae* и *Poaceae* (Жукова, Батыгина, 1994; Солнцева, 1987). Не исключено, что начало подобным структурам могли дать описанные выше инициальные клетки.

Наиболее интересной аномалией у исследованного вида явилось развитие внутри антиподального комплекса дополнительных зародышевых мешков. Формирование нескольких зародышевых мешков в одной семязпочке при апоархеспорическом типе апомиксиса явление обычное. Для исследованной популяции частота образования таких семязпочек составила 18,9%. Расположение множественных зародышевых мешков относительно друг друга очень разнообразно. Однако «антиподальные» зародышевые мешки (5,7%) не только со всех сторон были окружены антиподами, но и имели меньший по сравнению с другими мегagamетофитами размер (рис. 5). Как и в соседних зародышевых мешках в них нередко находились партеногенетические зародыши при неслившихся полярных ядрах. На основании одного местоположения, конечно, нельзя утверждать, что все подобные мегagamетофиты образовались из клетки антиподального комплекса. Однако в некоторых случаях их происхождение из

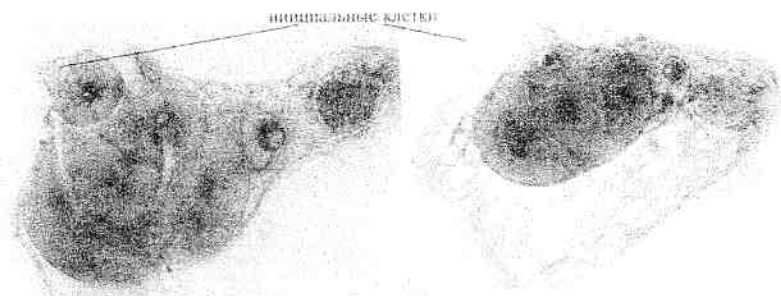


Рис. 4. Развитие в антиподальном комплексе клеток, аналогичным инициациям, дующим зародыш и зародышевые мешки

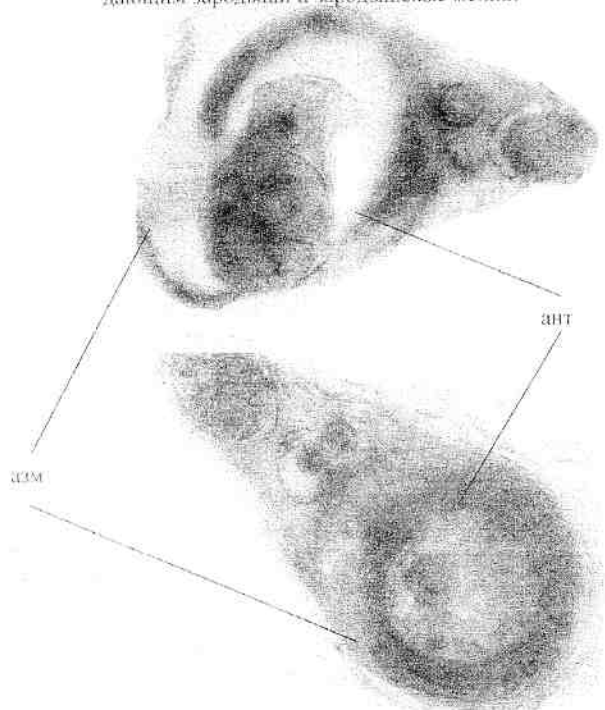


Рис. 5. Развитие зародышевых мешков внутри антиподальных комплексов у *Poa pratensis*: ант — антиподы; азм — «антиподальный» зародышевый мешок

антипод не оставляет сомнений. Неоднократно мы наблюдали, как небольшой дополнительный зародышевый мешок снизу был прижат к центральной клетке, а по бокам и сверху окружен антиподами. Аналогичное явление ранее было описано лишь у *Poa malacantha* Kom. (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2005) и *Festuca drymeja* Mert. et. Koch. (Шишкинская, Бородько, 1987). У мятлика мягкоцветного в антиподальных комплексах были зарегистрированы четырехъядерные и зрелые восьмиядерные зародышевые мешки, а у овсяницы горной вместо одной или двух антипод формировались структуры, по морфологии соответствующие одноядерным и двуядерным зародышевым мешкам. Оба вида, так же как и *Poa pratensis*, являются факультативными апомиктами.

Формирование инициальных клеток в составе антиподального комплекса и развитие в них зародыша или мегагаметофита, с одной стороны, является предпосылкой к полиэмбрионии, а с другой, создает условия для клеточной селекции, для отбора более жизнеспособных структур и повышения адаптивного потенциала популяции.

Описанные аномалии антипод можно использовать как один из диагностических признаков при выявлении апомиксиса.

Литература

Ноглер Г.А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции и биотехнологии. Т. 2. М., 1990. С. 39–82.

Тырнов В.С., Шишкинская Н.А., Юдакова О.И. Структурная изменчивость зрелых женских гаметофитов злаков // Докл. РАЕН. 2000. № 2. С. 44–48.

Еналеева Н.Х., Тырнов В.С., Хохлов С.С. Выделение зародышевых мешков покрытосеменных растений путем мацерации тканей // Цитология и генетика. 1971. Т.6, №5. С. 439–441.

Жукова Г.Я., Батыгина Т.Б. Антиподы // Эмбриология растений: терминология и концепции. Т.1. СПб., 1994. С. 199–202.

Солнцева М.П. Семейство Asteraceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Daidiaceae–Asteraceae. Л.: Наука, 1987. С.318–331.

Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 2005. 176 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.