

кукурузы, имеет плоидность $3n$ или ей кратную. Поэтому не исключено, что образование трёх полярных ядер может быть предпосылкой для возникновения эндосперма без оплодотворения и, соответственно, автономных апомиктов. С другой стороны, сочетание многоклеточного проэмбрио и эндосперма с непропорционально малым числом ядер, скорее всего, приводит к формированию неполноценных зерновок. Об этом свидетельствует частичное отсутствие завязываемости семян у данной линии и наличие мелких сморщенных зерновок.

Таким образом, эмбриологические аномалии присущи, в основном, $3M$ из опыленных завязей (2,52%), аномалии в неопыленном варианте составляют всего 0,39%. Более высокая частота аномалий в опыленном варианте, по сравнению с неопыленным, говорит о том, что они, вероятнее всего, связаны с нарушениями процесса оплодотворения, вызванными какими-то аномалиями мужского гаметофита. Признаков, указывающих на партеногенез, обусловленный генетическими факторами женского гаметофита не выявлено.

Литература

Еналеева Н.Х., Тырнов В.С., Селиванова Л.П., Завалишина А.Н. Одинарное оплодотворение и проблема гаплоиндукции у кукурузы // Доклады академии наук, 1997. Т.353, №3. С. 405-407.

Тырнов В.С. Гаплоидия у растений: научное и прикладное значение. - М.: Наука, 1998. 53 с.

Тырнов В.С. Завалишина А.Н. Индукция высокой частоты возникновения матроклинных гаплоидов кукурузы // Докл. АН СССР. - 1984. Т.276. №3. С.735-738.

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

УДК 581.16 + 582.998

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПАРАМЕТРОВ СИСТЕМЫ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ РОДА *CHONDRILLA L.*

Н.В. Добрыничева, И.С. Кочанова, А.С. Капшин
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,
410012 Саратов, ул. Астраханская, 83, факс (8452) 24-16-96

Целью исследования являлось сравнительное изучение частоты апомиксиса в популяциях некоторых видов рода *Chondrilla L.* по признакам развития мегagamетофита без оплодотворения и семенной продуктивности при различных режимах цветения. Исследования этих параметров системы семенного размножения на популяционном уровне для видов рода *Chondrilla* проводится впервые.

Материал и методика

Исследовано в среднем по 30 растений в 1999, 2003 – 2005 гг из популяций *C. juncea* L., *C. graminea* Bieb., произрастающих в черте г. Саратова (Сар) и в Краснокутском (КрК.) р-не, популяции *C. juncea* L. произрастающие в Б.-Карабулакском (БКар), Озинском (Оз) р-нах, популяции *C. canescens* Kat. Et Kir. и *C. graminea* Bieb. произрастающие в Хвалынском (ХвЛ) р-не Саратовской обл., а также популяции *C. ambigua* Fisch. и *C. brevisrostris* Fisch. et Mey. из Астраханской обл. и *C. latifolia* Bieb. из Волгоградской обл.

Соцветия для цитозембриологического анализа за 1-3 суток до цветения краевых цветков фиксировали в фиксаторе Кларка. Препараты зародышевых мешков готовили по ускоренной методике П.Г. Куприянова (1982). Частоту апомиксиса определяли по частоте встречаемости зародышевых мешков с признаками развития зародыша и (или) эндосперма без оплодотворения. В среднем по каждой популяции исследовано по 120 зародышевых мешков.

Семенную продуктивность, в тех же популяциях, определяли при: 1) свободном цветении; 2) цветении в условиях изоляции некастрированных цветков; 3) беспыльцевом режиме цветения. Кастрацию (удаление пыльников) цветков осуществляли до начала цветения путём срезания верхней части соцветия на уровне перехода завязи в венчик цветка. Изоляцию цветков осуществляли посредством помещения соцветия перед цветением под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян. Процент завязываемости семян в соцветии определяли относительно общего числа цветков в нём. При определении каждого из параметров в популяции в среднем исследовали 30 растений, отобранных случайным образом. При этом семенную продуктивность при всех трёх режимах цветения определяли у одних и тех же растений.

Результаты и обсуждения

В большинстве популяций *C. juncea* частота встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиктического развития была довольно высокой и по большинству лет наблюдения достоверно не различалась (табл.1). Исключением является только популяция, обитающая в черте г. Саратова, где она варировала от 6.86 ± 2.29 % в 2005 г до 51.78 ± 12.02 % в 2004 г и популяция из Б.-Карабулакского р-на, где в 2005 г она составила 0%. При этом, в большинстве популяций на момент исследования чаще всего наблюдалась преждевременная эмбриония без индукции к развитию центральной клетки зародышевого мешка. Доля зародышевых мешков с развитием центральной клетки была значительно ниже и варьировала в интервале 0.0 – 11.3 %. Близкой к этому уровню была и частота встречаемости зародышевых мешков с развитием обоих элементов (яйцеклетки и центральной клетки) одновременно (0 – 12.93 %). Доля дегенерирующих зародышевых мешков в 1999 – 2004 гг во всех

популяциях этого вида достоверно не различалась и варьировала в интервале 21.1–29.3 %, тогда как в 2005 г она была ниже (3.74-16.09 %).

В отличие от популяций *C. juncea*, в популяции *C. graminea* из окрестностей с. Дьяковка не обнаружено ни одного зародышевого мешка с признаками апомиктического развития, а в популяции в черте г. Саратова в оба года наблюдения также как и в популяции из Хвалынского р-на их доля была на уровне 1.39 – 12.66 % (табл. 1). Кроме того, обращает на себя внимание почти в три раза более высокая частота встречаемости дегенерирующих зародышевых мешков у растений популяции *C. graminea* в сравнении с популяциями *C. juncea* (68.46±8.26 и 78.15±5.40 %). Исключение составляет популяция *C. graminea* произрастающая в черте г. Саратова, где в 2003 году доля таких зародышевых мешков составила 25.14±6.57 %, а также популяция из Хвалынского р-на, где в 2005 г она составила 9.16±3.60 %.

В популяции *C. canescens* частота встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиктического развития составила 44.45±7.84 %, из них в 28.07% наблюдалась преждевременная эмбриония и в 16.38 % наблюдалось одновременное развитие зародыша и эндосперма. Зародышевых мешков с признаками дегенерации в данной популяции не обнаружено.

Таблица 1

Состояние мегагаметофита у растений *Chondrilla* на момент исследования

Вид, № популяции и место обитания	Год исследования	Зародышевые мешки, %				
		дегенерирующие	из них с развитием			
			всего	в т.ч.		
проэмбрио	эндосперм	обе структуры				
<i>juncea</i> 85 (Сар)	1999	24.07±6.48	27.04±6.17	21.98	0	5.06
	2003	21.06±5.30	19.39±6.10	16.67	2.70	0
	2004	24.44±8.74	51.78±12.02	31.11	11.33	9.30
	2005	3.74±2.10	6.86±2.29	6.31	0	0.55
<i>juncea</i> 67 (Крк)	1999	24.80±6.44	21.08±5.28	16.27	0.49	4.26
	2004	29.26±8.79	27.83±8.33	21.17	1.67	5.00
	2005	15.01±3.63	24.25±6.09	12.15	0.79	12.93
<i>juncea</i> 94 (БКар)	2004	25.06±6.36	17.46±5.18	5.50	9.46	2.55
	2005	8.03±4.98	0	0	0	0
<i>juncea</i> 270 (Оз.)	2005	16.09±6.01	17.61±5.71	12.06	0	5.56
<i>graminea</i> 67 ^a (Крк)	1999	68.46±8.26	0	0	0	0
<i>graminea</i> 85 ^a (Сар)	2003	25.14±6.57	12.66±5.90	9.94	2.72	0
	2004	78.15±5.4	1.39±1.39	1.39	0	0
<i>graminea</i> 115 (ХвЛ)	2005	9.16±3.60	1.67±1.18	1.67	0	0
<i>canescens</i> 293 (ХвЛ)	2005	0	44.45±7.84	28.07	0	16.38
<i>ambigua</i> 305	2005	0	0	0	0	0
<i>ambigua</i> 306	2005	14.99±6.19	0	0	0	0
<i>breviostriis</i> 298	2005	28.22±8.18	2.40±1.48	2.40	0	0
<i>latifolia</i> 300	2005	5.31±3.86	17.26±4.83	17.23	0	0

В популяции *C. latifolia* наблюдалась преждевременная эмбриония (17.26±4.83%), доля дегенерирующих зародышевых мешков составила 5.31±3.86%. В целом по частоте встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития популяция этого вида существенно уступала популяции *C. canescens*.

В популяции *C. brevirostris* доля зародышевых мешков с признаками преждевременной эмбрионии составила 2.40±1.48%, а доля дегенерирующих зародышевых мешков - 28.22±8.18%, т.е. как и популяции *C. graminea* популяция этого вида была близка к половой и характеризовалась достаточно высокой частотой дегенерирующих зародышевых мешков.

В популяции *C. ambigua* все зародышевые мешки имели нормальное строение без признаков апомиктичного развития, т.е. популяция вела себя как половая.

Очевидно, что при свободном цветении имеют возможность завязываться как апомиктичные, так и амфимиктичные, семена, причём последние - как автогамно, так и аллогамно, в то время как в условиях изоляции кастрированных цветков могут завязываться только апомиктичные семена. При цветении в условиях изоляции некастрированных цветков семена могут завязываться только автогамно и апомиктично.

В популяциях диплоспорового *C. juncea* семенная продуктивность в условиях свободного цветения была довольно нестабильной, варьируя в интервале 13-89 %. Форма характеризовалась сильно выраженной факультативностью апомиксиса, относительно неустойчивой системой семенного размножения и склонностью к половому воспроизводству. Степень выраженности апомиксиса при этом в различные годы в этих популяциях существенно варьировала в интервале от 0 до 100 % (табл. 2). При этом обращает на себя внимание тот факт, что независимо от условий обитания и довольно значительного пространственного удаления популяций *C. juncea* в один год наблюдения частота апомиксиса была близкой, хотя по разным годам наблюдения довольно существенно рознилась.

В условиях цветения при изоляции некастрированных цветков в одних и тех же популяциях *C. juncea* семенная продуктивность была, как правило, выше, чем при беспыльцевом режиме. Чаще всего уровень её при изоляции без кастрации был промежуточным между семенной продуктивностью при свободном цветении и таковой при беспыльцевом режиме. Это говорит о том, что популяции *C. juncea* являются факультативными самоопылителями.

Таблица 2.

Семенная продуктивность растений в популяциях *Chondrilla*

Вид, № популяции и место обитания	Год исследования	Семенная продуктивность при цветении, %		
		свободном	некастрированных цветков	беспыльцевом режиме
<i>juncea</i> 67 (КркК)	1999	85.3±4.1		
	2000	40.6±7.6	60.1±8.5	52.3±12.8
	2001	64.3±6.3	70.4±8.0	27.7±14.0
	2002	34.4±4.0	51.3±7.9	0
	2003	62.9±7.5	67.9±10.3	18.7±8.4
	2004	87.5±12.5	63.7±13.8	0
<i>juncea</i> 85 (Сар)	2005	62.7±10.3	43.8±10.5	0
	1999	88.2±1.9		
<i>juncea</i> 94 (БКар)	2003	13.3±5.4		
	1999	89.1±2.1	30.4±12.8	
	2000	57.1±7.6	32.1±9.0	42.5±10.1
	2001	58.2±9.9	45.1±6.7	27.7±7.0
	2002	76.3±6.1	62.0±7.1	17.6±6.9
	2003	56.7±7.1	38.3±8.1	14.2±5.7
	2004	84.0±4.6	81.3±6.9	0
<i>juncea</i> 115 (ХвЛ)	2005	54.0±8.4	43.8±12.8	0
	2005	53.1±4.1	62.0±6.2	32.4±6.2
<i>graminea</i> 85 ^a (Сар)	1999	29.4±7.1		
<i>graminea</i> 113 (ХвЛ)	2005	70.1±8.5	65.7±8.6	17.3±6.8
<i>canescens</i> 293 (ХвЛ)	2005	25.9±6.2	55.1±10.1	24.0±8.9
<i>brevirostris</i> 298	2005	81.6±6.3	50.4±9.1	5.0±3.5
<i>latifolia</i> 300	2005	84.6±5.7	71.0±9.0	19.5±8.0

Примечание: по незаполненным ячейкам данных нет

При исследовании семенной продуктивности степень выраженности апомиксиса в популяции *C. graminea* 113 была на уровне 17.3±6.8 %, при этом популяция *C. juncea* 115, занимая то же местообитание, в два раза превосходила её по частоте апомиксиса (32.4±6.2 %). Это подтверждает наблюдавшуюся при контроле апомиксиса по цитозембриологическим признакам закономерность: степень выраженности апомиксиса в популяциях *C. juncea* выше, чем в популяциях *C. graminea*, хотя они очень незначительно различаются морфологически. Популяция *C. graminea* также является факультативно автогамной.

Популяции *C. canescens* и *C. latifolia* по частоте апомиксиса при контроле по семенной продуктивности были близкими (19.5 – 24.8 %). Та и другая были факультативно автогамными, так как при цветении в условиях изоляции некастрированных цветков семенная продуктивность была значительно выше, чем при беспыльцевом режиме цветения.

Популяции *C. brevisrostris* и при контроле по семенной продуктивности была фактически половой. Степень выраженности апомиксиса в ней отмечена на уровне 5.0±3.5 %. Как и популяции всех прочих видов рода, данная популяция была факультативно автогамной.

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

Литература

Куприянов П.Г. Способ приговления препаратов зародышевых мешков. А.С. № 919636 // Бюлл. изобр. 1982. С. 14. С. 7.

УДК 581.16 + 582.998

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ В ПОЛОВЫХ И АПОМИКТИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE*

И.С. Кочанова, Н.В. Добрыничева, А.С. Кашин
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,
 410012 Саратов, ул. Астраханская, 83, факс (8452) 24-16-96

Диагностика способа семенного размножения проводилась в основном с использованием цитозембриологического изучения состояния мегагаметофита. Но эмбриологические данные к настоящему времени получены примерно для 2800 родов 410 семейств покрытосеменных (Сравнительная..., 1981-1990). Общее же число известных родов у покрытосеменных насчитывает около 13000, семейств - 533 (Тахтаджян, 1987), т.е. в родовом отношении и эти фрагментарные эмбриологические данные получены лишь примерно для 20 % от общего числа родов покрытосеменных. Так как по каждому роду изучена меньшая часть принадлежащих к ним видов, то с уверенностью можно говорить о том, что цитозембриологически изучено гораздо менее 20 % видов. Да и многие из этих видов изучены явно недостаточно для того, чтобы с уверенностью судить о способах семенного размножения.

Основным препятствием на пути исследования способа семенного размножения видов является отсутствие простых и надёжных методов диагностики. В этом отношении важным подспорьем может быть выявление семенной продуктивности при различных режимах цветения: режиме свободного цветения, режиме цветения при изоляции некастрированных цветков (режим возможности самоопыления) и беспыльцевой режим. Методика даёт возможность, кроме выявления частоты апо- и амфимиксиса, ещё и выявление частоты авто- и аллогамии в популяциях. Ограничивающим фактором, делающим её малоэффективной, является широкое распространение среди покрытосеменных псевдогамных форм апомиксиса. Однако её можно с успехом использовать при исследовании способа семенного размножения в семействе *Asteraceae*. Известно, что для представителей данного семейства характерен исключительно автономный апомиксис (Grant 1981; Ноглер, 1989; Рубцова, 1989).