

Цветова М.И. Изучение закономерностей экспериментальной полиплоидии у сорго. Автореф. дис... канд. биол. наук. С.- Пб. 1997. 19 с.

Цветова М. И., Ишин А. Г., Еналесва Н. Х., Беляева Е. В. Проявление полиэмбрионии и элементов апомиксиса у сорго в связи с индуцированной полиплоидией // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований. Труды Междунар. симпоз. Саратов. 1994. С.143-145.

Green A.G., Salisbury P.A. Inheritans of polyembryony in flax (*Linum usitatissimum* L.)// *Canad.J. Genet. Cytol.* 1983. 25. P.117-121.

Huyghe C. La polyembryonie haploide-diploide chez le lin (*Linum usitatissimum* L.). Etude cytologique et physiologique// *Agronomie.* 1987. Vol. 7. N 8. P. 567-573.

Kermicle J.L. Pleiotropic effects on seed development of the indeterminate gametophyte gene in maize // *Amer. J. Bot.* 1971. V.58. N 1. P. 1-7.

Linacero R., Vazquez A.M. Genetic analysis of a polyembryonic mutant in rye// *Sex. Plant Reprod.* 1994. V. 7. P. 290-296.

Ross W.M., Wilson J.A. Polyembryony in Sorghum // *Crop Science.* 1969. V.9. N6. P.842-843

Tsvetova M.I. Investigation of polyembryony in Sorghum in connection with induced polyploidy and apomixis // *Apomixis Newsletter.* 1994. N7. P.36-38.

Zhang J.Z., Somerville. Suspensor-derived polyembryony caused by altered expression of valyl-tRNA synthetase in the *twn2* mutant of *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Developmental Biology.* 1997.V. 94. P. 7349-7355.

УДК 581.16 + 582.998

ОСНОВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ СИСТЕМЫ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ РЯДА ВИДОВ ASTERACEAE ИЗ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А.С. Кашин, Н.В. Добрыничева, И.С. Кочанова, Н.Ю. Николаева
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Под параметрами систем размножения понимаются те механизмы, или элементы систем размножения, изменение которых оказывает существенное влияние на генетическую структуру популяций вида и характер протекающих в них генетических процессов (Куприянов, 1989). Особенно важными в этом отношении для системы семенного размножения оказываются такие основные параметры, как способ опыления (аллогамия, автогамия) и способ образования семян (амфимиксис, апомиксис). Но степень изученности их в популяциях цветковых по-прежнему остаётся недостаточной.

Например, различные формы и элементы апомиксиса обнаружены примерно в 380 родах из 97 семейств (Хохлов и др., 1978), а формы нередуцированного апомиксиса - не менее чем в 126 родах 35 семейств покрытосеменных (Carman, 2000). Диагностика способа семенного размножения проводилась в основном с использованием цитозэмбриологического изучения мегagamетофитогенеза и состояния мегagamетофита. Но эмбриологические данные к настоящему времени получены примерно для 2800 родов 410 семейств покрытосеменных (Сравнительная..., 1981-1990). Очевидно, что для многих из них эти сведения чрезвычайно фрагментарны. Общее же число известных родов у покрытосеменных насчитывает около 13000, семейств - 533 (Тахтаджян, 1987). Таким образом, и эти фрагментарные эмбриологические данные получены лишь для представителей примерно 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 цитозэмбриологически изучено гораздо менее 20 % видов. Да и многие из этих видов изучены явно недостаточно для того, чтобы с уверенностью судить о способах семенного размножения.

Подобное заключение справедливо и в отношении степени изученности популяций и видов покрытосеменных по способам опыления.

Основным препятствием на пути глобального мониторинга такого параметра системы размножения, как способ размножения, является отсутствие простых и надёжных методов диагностики способа размножения. Масштабные работы по выявлению апомиксисных форм во флоре СССР, проводимые в своё время в Саратовском госуниверситете (1970-1987) дали лишь предварительные сведения о возможности апомиксиса у видов цветковых, так как в основном велись с использованием косвенного признака, указывающего на возможность апомиксиса у данного вида, - признака дефектности пыльцы (Хохлов и др., 1978; Куприянов, 1989). Высокая степень дефектности пыльцы действительно тесно скоррелирована с наличием у видов гаметофитного апомиксиса, но может вызываться и целым рядом иных факторов, не имеющих отношения к апомиксису. А трудоёмкость цитозэмбриологического изучения состояния мегagamетофита даже при использовании ускоренных методик приготовления препаратов в принципе не позволяет проведения сколько-нибудь масштабных работ по глобальному мониторингу основных параметров системы семенного размножения.

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 амфиксиса, ещё и выявления частоты авто- и аллогамии в популяциях.

Помехой в использовании её для выявления способа семенного размножения, правда, является то, что среди покрытосеменных широко распространены псевдогамные формы апомиксиса, при которых развитие зародыша происходит партеногенетически, но эндосперм развивается только после оплодотворения центральной клетки зародышевого мешка. Однако её можно с успехом использовать при исследовании способа семенного размножения в семействе Asteraceae. Известно, что у всех представителей данного семейства, для которых известен гаметофитный апомиксис, он автономный (Грант, 1984; Ноглер, 1989; Рубцова, 1989).

Целью данного исследования было выявление частоты апо- и амфимиксиса, авто- и аллогамии в популяциях видов семейства Asteraceae из нескольких районов Саратовской области по семенной продуктивности при различных режимах цветения.

Материал и методика

Семенную продуктивность определяли в 47 популяциях 33 видов 26 родов из двух подсемейств (*Asteroidea* и *Cichorioidea*) семейства Asteraceae, произрастающих в различных районах Саратовской области: Краснокутском (КрК), Базарно-Карабулакском (Б-Кр), Красноармейском (КрА), Аткарском (Атк), а также в черте г. Саратова (Сар) (табл.). Семенной материал собирали в полевую сезон 2003 г. Видовая принадлежность определена по гербарным образцам профессором Березуцким М.А. и к.б.н. Решетниковой Т.Б. (СГУ).

Семенную продуктивность в популяциях исследовали при трёх режимах цветения: 1) свободное цветение; 2) режим цветения при изоляции некастрированных цветков; 3) беспыльцевой режим цветения.

Для анализа завязываемости семян в условиях возможности самоопыления и беспыльцевого режима соцветия до цветения краевых цветков помещали под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян. Для создания беспыльцевого режима цветения цветки предварительно (до изоляции цветков) механически кастрировали путём срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь.

Процент завязываемости апомиктичных семян в соцветии определяли относительно общего числа цветков в нем. При этом семенную продуктивность при всех трех режимах цветения определяли у одних и тех же особей. По каждой популяции в среднем исследовано по 30 растений, отобранных случайным образом. В таблице приводится номер популяций по полевому журналу.

Результаты и обсуждения

В большинстве исследованных нами популяций видов наблюдалось амфимиктичное аллогамное развитие семян (табл.).

Семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались у *Pilosella officinarum* (73,1±11,3%), *P. echinoides* (58,4±8,2%), *P. praealta*

(25,6±8,0%), *Taraxacum officinale* (61,5±8,9%), *Hieracium virosus* (43,5±11,2%), *Tragopogon dubius* (18,3±5,4%), *Latuca serriola* (14,3±4,3%), *Chondrilla juncea* (14,2±5,7%). В отношении этих популяций можно однозначно говорить о том, что они являются факультативно апомиктичными, хотя вторая популяция *C. juncea* 67 вела себя фактически как половая. Наличие слабой степени проявления апомиксиса можно допустить и для популяций видов *Scorzonera sibirica* (4,8±2,8%), *Matricaria perforata* (7,4±3,9%), *Onopordum acanthium* (3,9±1,9) и *Erigeron acris* (2,8±0,3%). Последние три вида относятся к подсемейству *Asteroidea*, в то время как прочие перечисленные виды – к подсемейству *Cichorioidea*. При этом, если для *Pilosella officinarum*, *P. praealta*, *Taraxacum officinale*, *Chondrilla juncea* и *Hieracium virosus* наличие апомиксиса было известно ранее (Хохлов и др., 1978; Кашин, Чернышова, 1987; Кашин и др., 2003; Добрыничева и др., 2003), то для *Tragopogon dubius*, *Latuca serriola* и *P. echinoides* ранее апомиксис не отмечен.

Интересно, что в двух исследованных популяциях *P. echinoides* отмечена высокая степень завязываемости семян при изолировании кастрированных соцветий - 31,3±7,2% (Аткарский район) и 58,4±8,2% (Красноармейский район), в то же время ещё в двух популяциях (из Базарно-Карабулакского района), как и в предыдущие годы наблюдения при беспыльцевом режиме семена не завязались. Эти данные говорят о том, что популяции этого вида в различных условиях обитания могут вести себя то как облигатно половые, то как факультативно апомиктичные. При этом по результатам многолетних исследований популяции *P. echinoides* были близки к облигатно половым (Жашин, Демочко, 2003).

Напротив, популяции *P. officinarum* в предыдущие годы чаще всего вели себя как факультативно апомиктичные (Жашин, Демочко, 2003). Однако в 2003 г в популяции 33а семян в условиях беспыльцевого режима не отмечено, а при режиме цветения некастрированных изолированных цветков она отмечена всего на уровне 10%. В то же время в популяции 22а семенная продуктивность высока при всех трёх режимах цветения. Это говорит о том, что первая из перечисленных популяций вела себя в этот год как облигатно половая, а вторая - как высоко апомиктичная.

Семенная продуктивность в популяциях видов Asteraceae

Вид	Район сбора	Завязываемость семян (%) при		
		свободном цветении	изоляции некастрированных цветков	беспыльцевом режиме
1	2	3	4	5
<i>Cichorioidea</i>				
99г <i>Pilosella.praealta</i>	Атк	59,1±5,5	33,2±9,3	25,6±8,0
22а <i>P. officinarum</i>	БКр	52,3±5,5	40,2±5,4	73,1±11,3
33а <i>P. officinarum</i>	БКр	32,6±9,4	10,6±6,0	3,8±3,8
99ф <i>P. echinoides</i>	Атк	36,0 ±6,3	48,7±7,4	31,3±7,2

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5
164 <i>P. echinoides</i>	КрА	53,0±8,2	67,5±6,4	58,4±8,2
33Ф <i>P. echinoides</i>	БКр	16,1±5,2	2,4±1,7	0
22Ф <i>P. echinoides</i>	БКр	47,0±4,8	1,9±1,0	0
92 <i>Taraxacum officinale</i>	Сар	78,4±5,3	76,7±6,4	61,5±8,9
48а <i>T. officinale</i>	БКр	94,4±3,8	45,3±19,5	53,8±17,0
139 <i>T. officinale</i>	Атк	76,2±7,2	41,5±10,4	-
70 <i>T. bessarabicum</i>	КрК	79,7±3,0	Нет данных	
93 <i>Hieracium umbellatum</i>	БКр	63,4±7,6	9,7±5,4	0,1±0,1
187 <i>H. virosium</i>	Атк	83,7±6,4	48,4±13,4	43,5±11,2
67 <i>Chondrilla juncea</i>	КрК	62,9±7,5	67,9±10,3	3,6±1,4
94 <i>C. juncea</i>	БКр	56,7±7,0	38,3±8,0	14,2±5,7
146 <i>Cichorium intybus</i>	Сар	70,3±7,7	6,8±4,5	4,0±3,7
157 <i>Crepis tectorum</i>	БКр	78,85±4,6	7,0±3,3	0
154 <i>C. tectorum</i>	БКр	63,3±6,3	4,5±2,4	0
180 <i>Latua serriola</i>	Сар	90,0±10,0	21,8±10,6	14,3±4,3
169 <i>L. tatarica</i>	КрК	5,9±5,4	0	0
162 <i>Leontodon autumnalis</i>	БКр	43,8±7,5	0	0
176 <i>Picris hieracioides</i>	Атк	18,8±7,3	0	0
183 <i>P. hieracioides</i>	Атк	24,1±4,2	0	0
147 <i>Scorzonera sibirica</i>	Атк	31,3±4,8	4,7±4,7	4,8±2,8
163 <i>S. sibirica</i>	КрА	35,2±3,9	0	0
142 <i>S. purpurea</i>	БКр	28,6±8,5	0	0
145 <i>Tragopogon dubius</i>	Сар	33,2±1,5	10,5±3,3	18,3±5,4
166 <i>T. podolicus</i>	КрК	13,4±2,8	4,6±0,35	0
158 <i>Helichrysum arenarium</i>	БКр	16,9±0,6	0	0
<i>Asteroides</i>				
148 <i>Erigeron acris</i>	Атк	63,1±15,9	36,9±9,8	2,8±0,3
149 <i>Anthemis tinctoria</i>	Атк	69,0±13,6	0	0
151 <i>Matricaria perforata</i>	Сар	48,9±6,2	11,3±5,7	7,4±3,9
155 <i>Jurinea cyanoides</i>	Б Кр	43,2±4,6	0	0
156 <i>Senecio jacobaea</i>	БКр	Нет данных-	0	0
159 <i>Achyrophorus maculatus</i>	БКр	58,3±4,6	Нет данных	0
168 <i>Pulicaria vulgaris</i>	КрК	93,2±5,1	93,8±6,3	0
170 <i>Centaurea pseudomaculosa</i>	КрК	19,9±5,2	0,3±0,3	0
173 <i>C. pseudomaculosa</i>	Атк	1,8±1,3	0	0
177 <i>C. pseudomaculosa</i>	Сар	37,0±4,8	3,2±1,9	0
188 <i>C. pseudophrygia</i>	Атк	14,3±5,6	0	0
175 <i>Inula britannica</i>	Атк	100,0	0	0
172 <i>Tanacetum millefolium</i>	КрК	52,5±6,1	0	0
150 <i>T. vulgare</i>	Сар	48,5±5,6	0	0
178 <i>Onopordum acanthium</i>	Сар	100,0±0,0	86,9±5,3	3,9±1,9
179 <i>Carduus acanthoides</i>	Сар	72,5±4,3	10,0±4,5	0
182 <i>Solidago virgaurea</i>	БКр	68,5±10,5	0	0
191 <i>Aster amellaides</i>	Атк	87,5±12,5	0	0

Из исследованных нами видов апомиксис ранее отмечен ещё и для *Crepis tectorum* и *Cichorium intybus* (Хохлов и др., 1978). Однако по

результатам нашего исследования слабую выраженность апомиксиса можно допустить только для популяции *Cichorium intybus*.

У растений популяций *Pulicaria vulgaris*, *Latuca serriola*, *Erigeron acris*, *Matricaria perforata*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides* L., *Tragopogon dubius* отмечена завязываемость семян при цветении в условиях изоляции некастрированных цветков, в то время как при беспыльцевом режиме она была равна нулю. При этом популяции *Pulicaria vulgaris* и *Onopordum acanthium* L. являются, вероятно, облигатными автогамами, т.к. семенная продуктивность в них при цветении в условиях изоляции некастрированных цветков была близка к 100% ($93,75 \pm 6,25\%$ и $86,85 \pm 5,3\%$, соответственно). Остальные из перечисленных популяций факультативно аллогамны, - семенная продуктивность при режиме цветения в условиях изоляции некастрированных цветков у них была на уровне 10 – 20%.

Обращает на себя внимание тот факт, что даже в условиях свободного цветения семенная продуктивность в различных популяциях варьирует в широких пределах: от 0% - у *Centaurea pseudomaculosa* и *C. pseudophrygia*, например, - до 100% - у *Onopordum acanthium*, *Pulicaria vulgaris* или *Taraxacum officinale*.

Таким образом, большинство исследованных нами популяций видов были облигатно амфимиктичными и аллогамными. Популяции *Pilosella officinarum*, *P. echioides*, *P. praealta*, *Taraxacum officinale*, *Hieracium virosum*, *Tragopogon dubius*, *Latuca serriola* и *Chondrilla juncea* были факультативно апомиктичными. При этом у первых двух видов часть популяций вели себя как облигатно половые, а часть – как факультативно апомиктичные. Популяции *Pulicaria vulgaris*, *Latuca serriola*, *Erigeron acris*, *Matricaria perforata*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides* L., *Tragopogon dubius* были факультативно аллогамными и половыми. Семенная продуктивность даже в условиях свободного цветения в популяциях варьирует в широких пределах.

Литература

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Добрыничева Н.В., Кочанова И.С., Кашин А.С. Сравнительное изучение некоторых параметров системы семенного размножения популяций *Chondrilla juncea* L. и *C. graminea* Vieb. // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Вып. 6. Саратов, 2003. С. 35-42.

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

Кашин А.С., Демочко Ю.А., Семенная продуктивность в апомиктичных и половых популяциях некоторых видов Asteraceae // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 8. С. 42-56.

Кашин А.С., Демочко Ю.А., Мартынова В.С. Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктических и половых видов агамных комплексов *Asteraceae* // Ботан. журн. 2003. Т. 88., № 9. С. 35–54.

Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.

Ноглер Г.А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М., 1990. С. 39–91.

Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. Л., 1989. 154 с.

Сравнительная эмбриология цветковых. Т. 1—5. Л., 1981—1990.

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.

Carman J.G. The evolution of gametophytic apomixis // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. В 3х томах. Т. 3. Системы репродукции. Санкт-Петербург, 2000. С. 218-245.

УДК (576.538+575.224.234.2+581.33):633.174

СОМАТИЧЕСКАЯ РЕДУКЦИЯ КАК ОДНА ИЗ вероятных ПРИЧИН СНИЖЕНИЯ УРОВНЯ ПЛОИДНОСТИ В ПОТОМСТВЕ АУТОТЕТРАПЛОИДОВ СОРГО

М.И. Цветова¹, Т.Г. Хуснетдинова², А.Г. Ишин²

¹ НИИ СХ Юго-Востока, ² Российский НИИ сорго и кукурузы (Россорго)

Организмы материнского типа с диплоидным числом хромосом, спонтанно возникающие в потомстве полиплоидов, обозначаются как полигаплоиды. Они были выявлены практически у всех культур, у которых осуществлена индукция полиплоидии. При этом известно, что матроклинные гаплоиды (полигаплоиды относятся к этой категории организмов) возникают в результате партеногенетического развития яйцеклетки или функционально замещающих её других клеток редуцированного зародышевого мешка (Хохлов, 1976; Тыринов, 1998).

Однако полученные нами данные позволяют предположить другой механизм образования растений с редуцированным числом хромосом в потомстве аутотетраплоидов.

Материал и методы

Исследованы две аутотетраплоидные линии, индуцированные в результате обработки апикальных меристем проростков 0,2% раствором колхицина в течение 24 часов. Первая из них - Н - тетра (поколение С₁₅) получена на основе сортообразца Негритянское кремово-бурое к-3366/2. Вторая - АС-тетра (поколение С₁₀) - на основе линии АС-1, полученной в результате самоопыления мужски-фертильного регенеранта из культуры тканей растения с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС)