

ДИНАМИКА КАРИОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ РЯДА АПОМИКТИЧНЫХ И ПОЛОВЫХ ВИДОВ ASTERACEAE

Ю.А. Демочко, А.С. Кашин, В.С. Мартынова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Сравнительное исследование кариотипической изменчивости в популяциях апомиктов и родственных им половых видов у вегетирующих растений и их потомства при различных режимах цветения даёт представление о динамике реализации у них различных способов семенного размножения во времени и пространстве. Это может способствовать выявлению роли отдельных экзогенных факторов в определении пути семенной репродукции и механизмов перехода видов на тот или иной способ семенной репродукции. Особенно важно проследить динамику кариотипической изменчивости в одних и тех же локальных популяциях в потомстве отдельных растений на относительно протяжённых отрезках времени, а также выявить географические закономерности изменчивости в зависимости от таксономической принадлежности и способов семенного размножения.

Нами на протяжении ряда лет исследуется кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов *Pilosella* Базарно-Карабулакского района Саратовской области (Кашин, 2000; Кашин и др, 2000). В данной статье приводятся результаты очередного этапа исследований в этих популяциях. Кроме того расширены экогеографические и таксономические границы исследований.

Материал и методика

Исследовали кариотипическую изменчивость в естественных и экспериментальных популяциях растений видов семейства Asteraceae, различающихся способами семенного размножения (табл. 1). Каждая из экспериментальных популяций создавалась на территории ботанического сада СГУ в 1998 году при перенесении на автономный участок около 100 растений, случайным образом отобранных из соответствующей естественной популяции.

В статье приведены результаты изучения кариотипической изменчивости 2000 года, а по ряду популяций – ещё и у растений, вегетировавших в них в 2001 г. По каждой популяции изучено в среднем около 30 растений, вегетировавших в год исследования, и 50-200 проростков семян по каждому из вариантов режимов цветения. Кариотипическую изменчивость в потомстве, как правило, исследовали по трём вариантам режима цветения: 1) режим свободного цветения; 2) режим цветения в условиях изоляции некастрированных соцветий (режим возможности самоопыления); 3) беспыльцевой режим. Потомство исследовалось у тех же растений, у которых анализировалась кариотипическая изменчивость в вегетирующем состоянии.

Кариотипическую изменчивость в популяциях и в потомстве отдельных растений в связи со способом размножения выявляли путём подсчёта числа хромосом в клетках корневых меристем или меристем надземных побегов на

Таблица 1 Видовая принадлежность растений исследованных популяций

Род	Секция	Вид	Популяция	Размн.
Chondrilla L.	Chondrilla	Ch. juncea L.	94 – опушка широколиственного леса, Б.-Карабулакский р-н 67 – опушка остепнённой дубравы, Краснокутский р-н	аро
Taraxacum Wigg.	Taraxacum	T. officinale Wigg.	92 – дендрарий ботсада СГУ, г. Саратов	аро
	Serotina Soest.	T. serotinum (Waldst. etn Kit.) Poir.	47 – сухой луг, Б.-Карабулакский р-н 65 – участок типчаково-полевой степи, Пугачёвский р-н	sex
	Leptoccephala Soest.	T. bessarabicum (Hornem.) Hand.-Mazz.	95 – пойма реки Еруслан, Краснокутский р-н	sex
Hieracium L.	Umbellata (Fries) Williams	H. umbellatum L.	93 – влажный луг, Б.-Карабулакский р-н 93а – остепнённый сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н	аро
Pilosella Tausch.	Echinina (Naeg. et Peter)	P. echinoides (Lumn.) F. Schultz et Sch Bip.	22ф – влажный луг, Карабулакский р-н 33ф – остепнённый сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н	sex
	Pilosella	P. officinarum F. Bip Schultz et Sch	22а – влажный луг, Карабулакский р-н 33а – остепнённый сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н 22а(э) – экспериментальная из рас-тений популяции 22а, ботсад СГУ 33а(э) – экспериментальная из рас-тений популяции 33а, ботсад СГУ 97а – сосновый бор, Балтайский р-н	аро
	Praealtina (Gremli) Schljak.	P. praealta (V. ex G.) F. Schultz et Sch. Bip.	22г – влажный луг, Карабулакский р-н	аро
	?	P. x officinarum-vaillantii	22к – влажный луг, Карабулакский р-н	аро

Примечания: sex – половой способ семенного размножения; аро – факультативно апомиктический способ размножения

«давленных» препаратах под микроскопом "Bioval" (Германия) при увеличении 10x1.1x100. В среднем по каждому растению посчитано число хромосом на 3-5

метафазных пластинках. Материал фиксировали в ацетоалкоголе, окрашивали 4% ацетогематоксилином с предварительной обработкой 8-оксихинолином или бромнафталином (Абрамова, 1988).

Результаты и обсуждение

При изучении 3-х естественных и 2-х экспериментальных популяций апомиктического вида *P. officinarum* выявлено, что вегетировавшие в них в год анализа растения существенно рознились по спектру изменчивости и по частоте встречаемости растений различных уровней плоидности (рис. 1). Так, в 2001 году естественная популяция 22а состояла из растений 2х-7х уровней

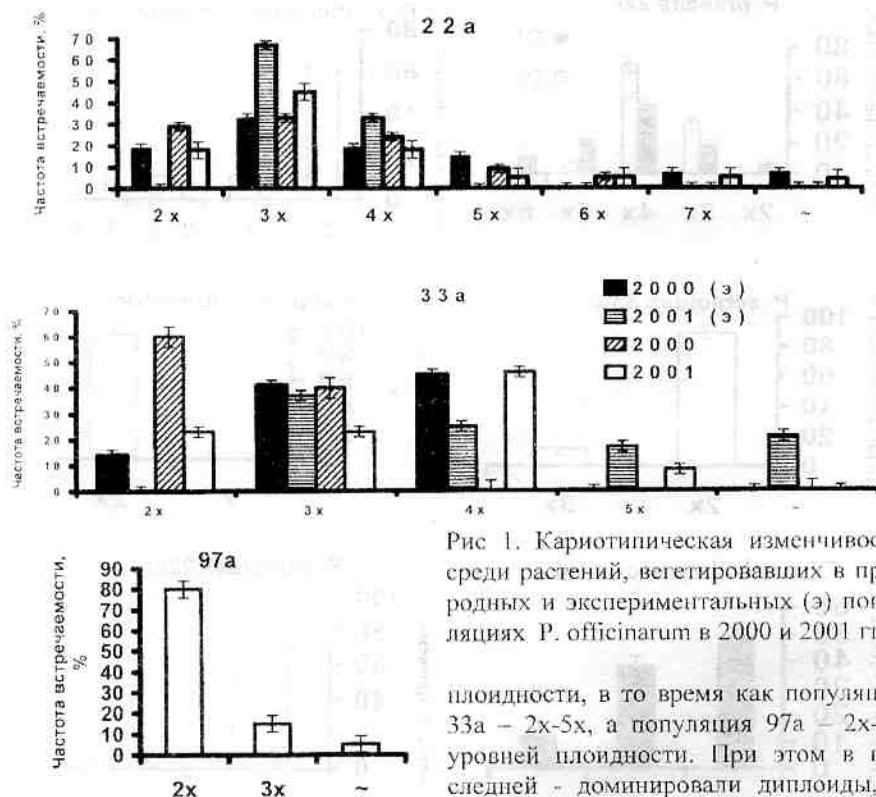


Рис 1. Кариотипическая изменчивость среди растений, вегетировавших в природных и экспериментальных (э) популяциях *P. officinarum* в 2000 и 2001 гг

плоидности, в то время как популяция 33а – 2х-5х, а популяция 97а – 2х-3х уровней плоидности. При этом в последней - доминировали диплоиды, в популяции 22а – триплоиды, в популяции

33а – тетраплоиды. Популяция 22а так же как и в предыдущие годы исследований (Кашин и др., 2000) по частоте встречаемости особей разных уровней плоидности сохраняла большую стабильность, чем 33а, хотя их пространственно разделяет всего около 3.5 км. В ней у вегетирующих растений 2000 и 2001 г. лишь процент диплоидов и триплоидов достоверно различался (~ в 1.5 раза). В то же время в популяции 33а в 2000 г доминировали диплоиды (60.0±3.6 %, почти в 3 раза превосходя процент диплоидов в данной популяции в 2001 г., а в 2001 г. – тетраплоиды (при полном отсутствии таковых в 2000 г.). В этой попу-

ляции имела место ярко выраженная склонность растений популяции в 2000 г. – к более низким, а в 2001 г. – к более высоким уровням плоидности.

Экспериментальные популяции *P. officinarum*, как 22а, так и 33а достоверно отличались по спектру кариотипической изменчивости и по частоте встречаемости вегетирующих растений различных уровней плоидности от соответствующих естественных популяций (рис. 1).

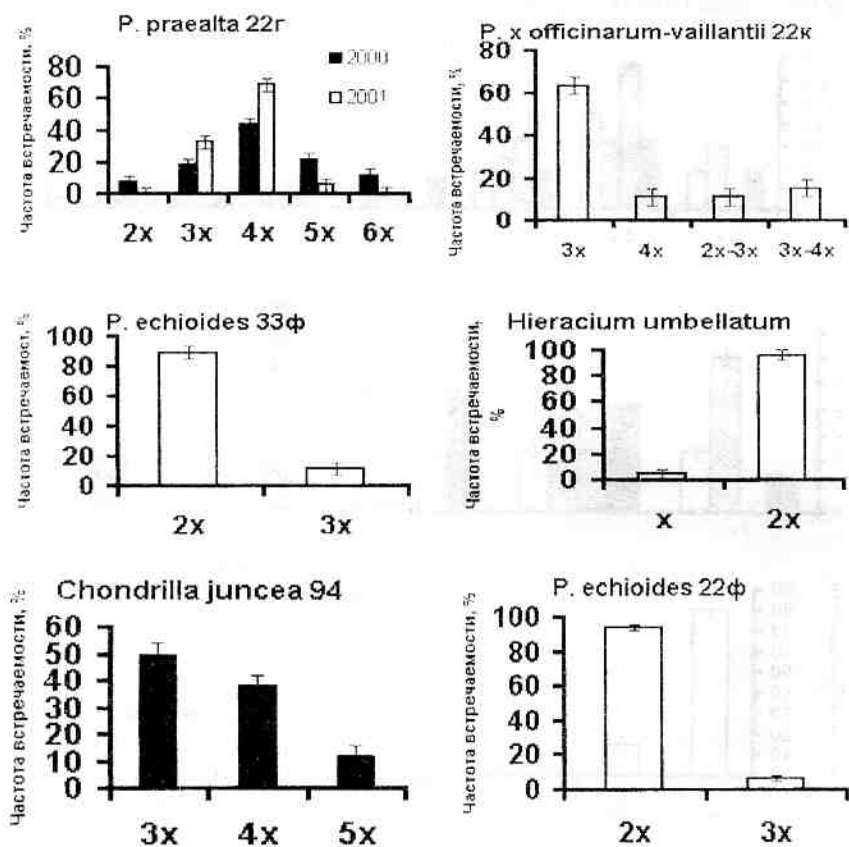


Рис. 2. Кариотипическая изменчивость у растений, вегетирующих в популяциях *Pilosella*, *Chondrilla*, *Taraxacum*, *Hieracium* из различных районов Саратовской области

Спектр кариотипической изменчивости растений, вегетировавших в год исследования, в популяции 22г апомиктического вида *P. praealta* в 2000 г был значительно шире, чем в 2001 г (рис. 2). В 2000 г популяция была представлена преимущественно три- и тетраплоидами, при незначительном проценте пентап-

лоидов, а в 2001 г в ней наблюдали ещё диплоиды и гексаплоиды, да и процент пентаплоидов был значительно выше. В целом в 2001 году популяция на уровне вегетирующих растений имела склонность к более высоким уровням пloidности, чем в 2000 г.

Популяция апомиктической гибридной формы *P. x officinarum-vailantii* 22k из этого же биотопа в отношении вегетировавших в ней растений характеризовалась более узким спектром изменчивости (рис. 2), чем при анализе потомства в предыдущие годы исследований (Кашин и др., 2000). В 2000 г в ней доминировали триплоиды и присутствовало лишь небольшое количество тетраплоидов (около 10 %), правда, в довольно большом числе присутствовали миксоплоиды.

Апомиктическая популяция 94 Ch. juncea состояла из растений пloidности 3x-5x (преимущественно 3x-4x) (рис.2).

Все популяции исследованных половых видов *P. echioides* (22ф и 33ф) и *P. umbellatum* 93 на уровне вегетировавших в них растений имели в подавляющем большинстве один уровень пloidности (рис. 2). Равно как и в потомстве при свободном цветении в большинстве популяций половых видов (*P. umbellatum* 93; *T. bessarabicum* 95; *T. serotinum* 47 и 65) наблюдали диплоиды с частотой встречаемости 97-100%, в то время как при цветении в режиме возможности самоопыления или при беспыльцевом режиме семена не завязывались, либо частота завязываемости семян (с диплоидными зародышами) не превышала 1 % (табл. 2).

Только популяции 22ф и 33ф половых видов *P. echioides* в условиях свободного цветения при доминировании в потомстве диплоидных растений, на уровне достоверно значимых величин имели триплоиды (9.4-10.2 %), а популяция 33ф – ещё и довольно высокий процент тетраплоидов (17.2 %) (табл. 2). Таким образом, от 10 до 30 % потомков в этих популяциях имели отклоняющийся от диплоидного уровень пloidности, являясь, вероятно, продуктом оплодотворения нередуцированных гамет. Характерно, что в 2001 г в этих популяциях среди вегетировавших растений процент отклоняющихся от диплоидного уровня особей достоверно не отличался от такового среди потомков 2000 г (рис. 2), хотя тетраплоидов среди вегетировавших в 2001 г растений в популяции 33ф не отмечено. В предыдущие годы наблюдений (1997-98) в потомстве при свободном цветении не наблюдали триплоидов, процент же диплоидов и тетраплоидов значительно колебался вплоть до полного отсутствия либо тех, либо других (Кашин и др., 2000).

При изучении кариотипической изменчивости в потомстве при трёх режимах цветения выявлено, что экспериментальные популяции *P. officinarum* по спектру и частоте встречаемости растений различных уровней пloidности были ближе друг к другу, чем к тем популяциям, из которых в них были перенесены растения в 1998 г (рис. 3). Это также говорит в пользу того, что условия обитания играют существеннейшую роль в определении характера кариотипической изменчивости у апомиктов. Сходные условия обитания за три года существования экспериментальных популяций фактически нивелировали контраст, который наблюдается на уровне кариотипической изменчивости в потомстве между соответствующими естественными популяциями. В качестве

фактора, нивелировавшего контраст в динамике кариотипической изменчивости исходных растений в экспериментальных популяциях, мог выступать либо естественный отбор, действовавший на уровне вегетирующих растений в каждом поколении, либо воздействие сходных условий обитания на уровне физиологических механизмов выбора пути семенной репродукции. Тот факт, что потомство (при контроле на уровне проростков) в экспериментальных популяциях по кариотипической изменчивости более сходно, чем вегетирующие в популяциях растения, говорит о том, что фактор, нивелирующий кариотипическую изменчивость, действует при определении пути семенной репродукции в каждом поколении, а не на уровне отбора вегетирующих растений.

Различия в частоте встречаемости растений разных уровней плоидности в естественной популяции *P. officinarum* 33a между вегетировавшими в ней растениями и потомством более контрастны, чем в популяции 22a, характеризующейся более стабильными и менее экстремальными условиями обитания (рис. 3). При этом в 2000 г потомство даже при свободном цветении характеризовалось превалированием растений более низких уровней плоидности, чем вегетировавшие в популяции материнские растения. Вероятно, условия обитания этого года в остепнённом сосновом бору способствовали высокому проценту редукционных делений в мегаспорогенезе у растений вегетировавших в популяции. Интересно, что в условиях самоопыления и при беспыльцевом режиме цветения растения данной популяции вообще не дали потомства. Это может указывать на то, что данная популяция в 2000 году вела себя преимущественно

Таблица 2. Кариотипическая изменчивость в популяциях различных видов в потомстве 2000 г

Вид и режим цветения	Режим цветения	Способ размн.	Частота встречаемости в потомстве, %			
			2x	3x	4x	бесплодие
H umbellatum 93	св.цв.	sex	97.2+1.2	2.8+0.9		
	беспыльц.	sex	0.2+0.1			99.8+0.1
	самоопыл.	sex	0.9+0.4			99.1+0.4
T. officinale 92	беспыльц.	apo	53.1+2.1	46.9+2.1		
T. bessarabicum 95	св.цв.	sex	98.4+1.4	1.6+0.7		
T. serotinum 47	св.цв.	sex	100.0			
T. serotinum 65	св.цв.	sex	100.0			
H umbellatum 93a	беспыльц.	sex				100.0
P. echiooides 33ф	св.цв.	sex	73.4+3.1	9.4+2.8	17.2+2.6	
P. echiooides 22ф	св.цв.	sex	88.1+3.6	10.2+2.9		1.7+1.3

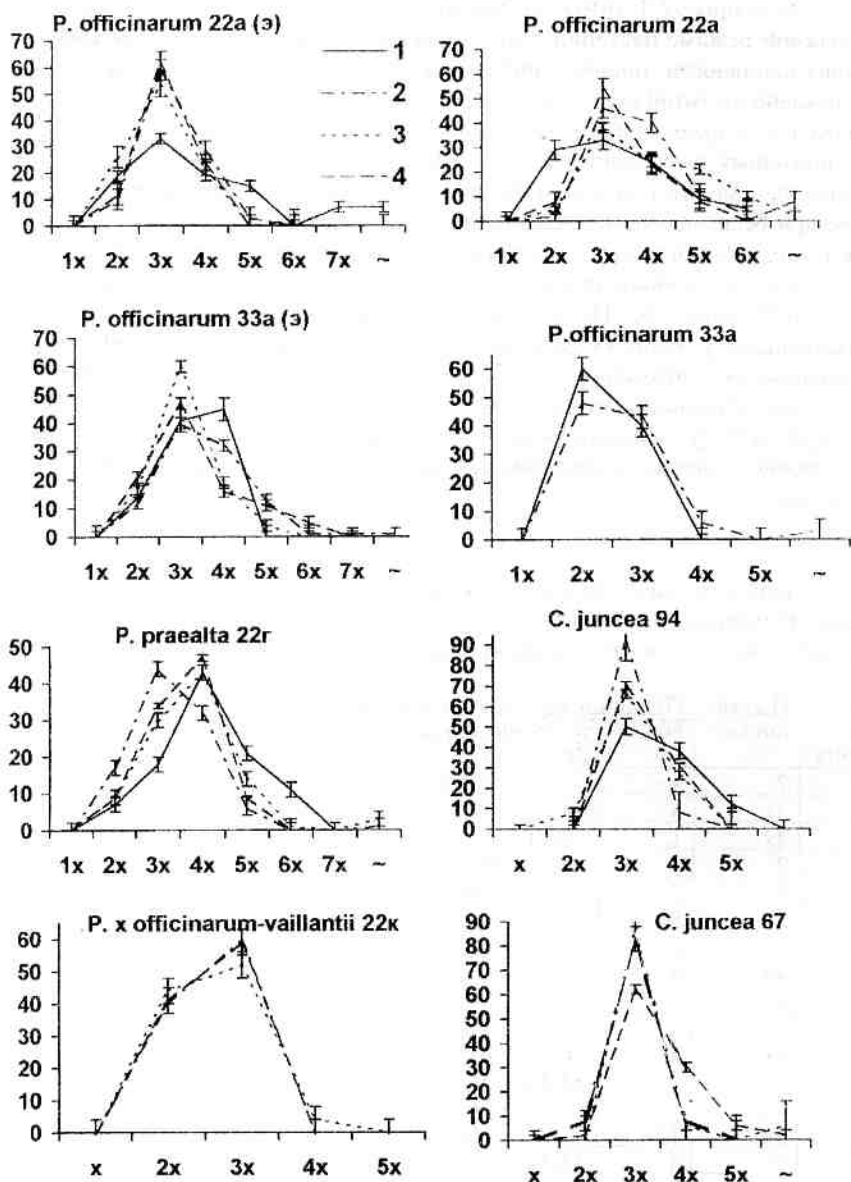


Рис. 3. Картиогиническая изменчивость в популяциях в 2000 г при различных режимах цветения: материнские растения (1) и их потомство при свободном цветении (2); при самоопылении (3); при беспыльцевом режиме (4). По оси ординат - частота встречаемости, %

или исключительно как половая.

Популяция 92 *T. officinale* при анализе потомства, завязавшегося при беспыльцевом режиме цветения, была представлена растениями более чем одного уровня плоидности, причём диплоиды и триплоиды встречались фактически с одинаковой частотой (табл. 2), в т.ч. и в пределах одного соцветия.

Так же как в предыдущие годы наблюдений до 80 % особей, вегетировавших в апомиктичных популяциях в 2000 году давали потомство более чем одного уровня плоидности или имели отличный от родительского уровень плоидности даже при беспыльцевом режиме цветения. Зачастую при этом уровень плоидности потомков был ниже уровня плоидности материнских растений, что хорошо видно из данных, приведённых в табл. 3 по экспериментальной популяции *P. officinarum* 33а. По другим популяциям, как экспериментальным, так и естественным, у видов *Pilosella* имела место сходная картина кариотипической изменчивости в потомстве отдельных растений. Это указывает, с одной стороны, на нестабильность апомиктичной системы размножения, а, с другой, - на высокую частоту редукционных делений при спорогенезе даже при нечётном уровне плоидности материнских растений, вегетировавших в популяции в 2000 году.

Таблица 3. Кариотипическая изменчивость у исходных растений *P. officinarum* популяции 33а и в их потомстве при изолировании некастрированных светлей в 2000 году на экспериментальном участке ботсада СГУ

№ растения	Плоидность	Проанализировано потомков							
		всего, шт	в том числе растений плоидности, %						
			2х	3х	4х	5х	6х	7х	~
3	?	3		100.0					
4	3х	3	66.7	33.3					
5	3х	1	100.0						
7	?	5		60.0	40.0				
8	?	2		100.0					
12	5х	8		50.0	12.5	37.5			
13	4х	8	12.5	62.5	25.0				
14	4х	9		66.7	33.3				
15	3х	3	33.3	66.7					
17	3х	1		100.0					
18	3х	13	38.5	61.5					
19	4х	3	33.3	33.3	33.4				
20	4х	3		66.7	33.3				
21	3х	12		100.0					
23	?	3	33.3	66.7					
24	4х	8		25.0	75.0				
25	3х	3		100.0					
26	?	10	20.0	20.0	50.0	10.0			
27	?	10	50.0	50.0					
33	?	1		100.0					
ИТОГО		109	17.4	59.6	19.3	3.7			

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 00-04-49376), ГНТП «Фундамент. исследования высшей школы... Университеты России» (№ 015.07.01.14) и гранта № Е 00-6.0-42 МО РФ по фундамент. исследованиям...

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л.И. Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зёрнах культурных растений. - Л., 1988. - 61 с.

Кашин А.С. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений агамного комплекса *Pilosella* // Известия Саратовского государственного университета. Отдел биологический. Выпуск специальный. - Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2000. - С. 412-429.

Кашин А.С., Залесная С.А., Титовец В.В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 3. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений // Ботан. журн., 2000. - Т.85. - № 12. - С. 13-28.