

Бекетовский А. Н. Партенокарпия в плодководстве // Тр. Салгирской опыт. плодководствен. станции. 1927. Вып. 1. С. 232–238.

Курдиани С. З. Из биологии плодоношения лесных пород. О партенокарпии и партеноспермии // Сельское хозяйство и лесоводство. 1914. Вып. 1–3. С. 1498–1502.

Федорова-Саркисова О.В. Об апогамии у ив // Тр. Ин-та исследов. по лес. хоз-ву и лес. промышленности. 1931. Вып. 10. С. 59–63.

Угольникова Е. В., Кашин А. С. Особенности репродуктивной биологии видов *Salix* L. (Salicaceae) в Саратовской области // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 6. С. 723–733.

Winkler H. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis // Pflanzen und Tierreiche. Vena, 1920. P. 1–232.

УДК 581.3

АПОСПОРИЯ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *KOELERIA* PERS.

О. И. Юдакова, Э. И. Кайбелева

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского,
410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: yudakovaoui@info.sgu.ru*

В статье представлены результаты цитозембриологического анализа двух видов злаков: *Koeleria cristata* (L.) Pers. и *K. sabuletorum* (Domin) Кюк. Установлено, что у растений обоих видов значительная часть семязачатков (23 и 30%, соответственно) содержит от 2 до 5 мегагаметофитов. Множественные зародышевые мешки могут находиться как на одной, так и на разных стадиях развития. В нуцеллусе некоторых семязачатков рядом с мегагаметофитом были обнаружены крупные клетки, морфология которых соответствовала инициальным клеткам апоспорических зародышевых мешков. Все зрелые множественные мегагаметофиты содержали трехклеточный яйцевой аппарат, центральную клетку с двумя полярными ядрами и комплекс антипод, состоящий из 3–5 клеток. Выявленные особенности позволяют констатировать наличие у исследованных видов апоспории Роа (*Hieracium*)-типа.

Ключевые слова: апомиксис, апоспория, злаки, *Koeleria cristata*, *Koeleria sabuletorum*.

APOSPORIY IN REPRESENTATIVES
OF THE GENUS *KOELERIA* PERS.

O. I. Yudakova, E. I. Kaybeleva

The article presents the results of cytoembryological analysis of two cereal species: *Koeleria cristata* (L.) Pers. и *K. sabuletorum* (Domin) Klok. It was found that in the plants of both species many ovules (23 and 30%, respectively) contain from 2 to 5 megagametophytes. In the ovules the multiple embryo sacs were on the same or different development stage. In the nucellus of some ovules near the embryo sac the big cells could also be observed. The morphology of these cells liked to initial cells of aposporous embryo sacs. The multiple mature megagametophytes contained three-cell egg apparatus, the central cell with two polar nuclei and 3–5 antipodes. Observed features allow establishing that *K. cristata* and *K. sabuletorum* are characterized by Poa (Hieracium)-type of apospory.

Key words: apomixis, apospory, cereals, *Koeleria cristata*, *Koeleria sabuletorum*.

Выявление апомиктических видов среди дикорастущих растений важно для решения ряда теоретических проблем биологии, изучения генетической детерминации апомиксиса и использования апомиктов в селекционно-генетических программах. При этом интерес представляют виды, как с регулярной формой апомиксиса, так и с его отдельными элементами. К основным элементам апомиксиса относятся формирование нередуцированных мегагаметофитов, партеногенез и автономное развитие эндосперма. У апомиктов не существует единого механизма нередукции в женской генеративной сфере, напротив, ее способы достаточно разнообразны (Шишкинская, Юдакова, 2000; Savidan et al., 2001; Shishkinskaya, Yudakova, 2009). В основном выделяют два типа развития зародышевых мешков с нередуцированным числом хромосом: 1) диплоспорию – формирование мегагаметофита из материнской клетки мегаспор или одной из клеток диады мегаспор в результате модификации, частичного или полного выпадения мейоза; 2) апоспорию – развитие зародышевых мешков с нередуцированным числом хромосом из соматических клеток семязачатка.

Установить факт партеногенетического развития потомства можно с использованием ряда генетических и биохимических методов (Хохлов, 1970; Ascer, Jerling, 1992; Mazzucato et al., 1996; Shedwood, 2001; Spillane et al., 2001), в то время как определить тип образования нередуцирован-

ного зародышевого мешка можно только в ходе цитоэмбриологического анализа. Неслучайно он до сих пор остается одним из наиболее надежных и информативных способов выявления апомиксиса.

Накопленные к настоящему времени данные о распределении апомиктов в системе покрытосеменных растений показывают, что они, как правило, приурочены к определенным систематическим группам (Хохлов, 1967; Хохлов, Малышева, 1970; Carman, 1995; Шишкинская и др., 2004). При этом виды одного рода чаще всего имеют одну и ту же форму апомиксиса. В связи с этим обнаружение апомиксиса хотя бы у одного из представителей рода открывает перспективы его выявления у близкородственных видов. Указанные закономерности обусловили выбор рода *Koeleria* Pers. в качестве объекта нашего исследования. С одной стороны, он практически не изучен в отношении апомиксиса, а с другой стороны, у одного из его видов – *K. sabuletorum* (Domin) Клок. – были зарегистрированы эмбриологические признаки апоспории (Шишкинская, Ларина, 1982). Целью проведенного исследования явился сравнительный цитоэмбриологический анализ растений *K. sabuletorum* и его близкородственного вида *K. cristata* (L.) Pers.

Материал и методика

K. cristata и *K. sabuletorum* – многолетние травянистые растения семейства Poaceae (Злаки). *K. cristata* встречается в основном в южной половине европейской части России, в степях и на сухих лугах (Цвелев, 1976, 1987). *K. sabuletorum* растет на приречных песках и в песчаных степях, распространен в европейской части России, Восточной Сибири и Средней Азии (Цвелев, 1976, 1987).

Материалом исследования послужили растения этих видов, произрастающие в окрестностях г.Саратова. Соцветия 10 растений каждого вида фиксировали в местах их естественного произрастания в период открытого цветения ацетоалкоголем (3:1). Цитоэмбриологический анализ женской генеративной сферы проводили с использованием метода просветления семязачатков (Негг, 1971) с некоторыми модификациями. В частности, для обезвоживания растительных клеток использовали не ацетон, а глицерин (Юдакова и др., 2012). С каждого соцветия приготавливали не менее 20 препаратов семязачатков. Анализ препаратов проводили с помощью фазово-контрастного микроскопа «AxioStar» (K. Zeiss, Германия).

Результаты и их обсуждение

Проведенное исследование показало, что растения *K. cristata* и *K. sabuletorum* характеризуются высокой частотой образования нескольких зародышевых мешков в одном семязачатке (23 и 30% соответственно) (таблица). Количество множественных мегagamетофитов варьировало от двух до пяти. При этом они могли находиться как на одной, так и на разных стадиях развития.

Частота формирования множественных зародышевых мешков в семязачатках *K. cristata* and *K. sabuletorum*

| Вид | Количество исследованных растений | Количество семязачатков | |
|-----------------------|-----------------------------------|-------------------------|---------------------------------------|
| | | всего | с несколькими зародышевыми мешками, % |
| <i>K. cristata</i> | 10 | 100 | 23,0 |
| <i>K. sabuletorum</i> | 10 | 60 | 30,0 |

Для злаков характерно заложение в семязачатке одноклеточного женского археспория. Пройдя период роста, археспориальная клетка превращается в материнскую клетку мегаспор, в результате мейоза которой образуется четыре мегаспоры. Из халазальной клетки в результате трех митотических делений формируется эуспорический зародышевый мешок Polygonum-типа, три оставшиеся клетки обычно дегенерируют.

Образование дополнительных мегagamетофитов в семязачатках злаков может происходить по разным причинам: заложение многоклеточного археспория, индукция к развитию не одной, а нескольких мегаспор, и, наконец, апоспория (формирование нередуцированных зародышевых мешков из соматических клеток семязачатка). При апоспории возможно одновременное развитие в семязачатке эуспорического и апоспорического зародышевых мешков, а также индукция к мегagamетофитогенезу нескольких соматических клеток нуцеллуса. Поскольку сбои в реализации программ эмбриологического развития у половых злаков происходят крайне редко, образование нескольких зародышевых мешков в одном семязачатке встречается у них лишь в исключительных случаях. У апоспорических растений, напротив, во многих семязачатках наблюдается формирование нескольких мега-

гаметофитов. В связи с этим высокую частоту множественных зародышевых мешков рассматривают как своего рода маркерный признак апоспории (Хохлов и др., 1978; Юдакова, Шишкинская, 2008).

В пользу того, что у растений *K. cristata* и *K. sabuletorum* имеет место именно апоспория, свидетельствует не только высокая частота образования нескольких зародышевых мешков в одном семязачатке, но и присутствие в нуцеллусе некоторых семязачатков нетипичных клеток. Они располагались рядом с тетрадами мегаспор, одноядерными и восьмиядерными женскими гаметофитами, содержали густую цитоплазму, крупное ядро и в несколько раз превышали по размеру соседние соматические клетки. Именно такую морфологию обычно имеют инициальные клетки, дающие начало нередуцированным апоспорическим зародышевым мешкам.

При апоспории мегagamетофитогенез может осуществляться в соответствии с двумя различными типами: 1) Poa (*Hieracium*)-типом, при котором в результате трех последовательных митозов образуется восьмиядерный зародышевый мешок; 2) Panicum-типом, при котором в результате двух митозов формируется четырехядерный мегagamетофит (Шишкинская, Юдакова, 2000; Savidan et al., 2001; Shishkinskaya, Yudakova, 2009). Зрелые зародышевые мешки *K. cristata* и *K. sabuletorum* как единичные, так и множественные, были восьмиядерными и содержали трехклеточный яйцевой аппарат, центральную клетку с двумя полярными ядрами и комплекс антипод, состоящий из 3–5 клеток. Присутствие в нуцеллусе инициальных клеток и высокая частота образования множественных восьмиядерных зародышевых мешков свидетельствуют о наличии у изученных видов апоспории Poa (*Hieracium*)-типа.

Как известно, формирование апоспорических инициалей не всегда завершается формированием полноценных, способных к дальнейшему развитию зародышевых мешков. Кроме того, даже в сформированных апоспорических мегagamетофитах не всегда имеет место партеногенетическое развитие зародыша, в результате чего предпосылки к апомиксису остаются нереализованными. Например, у *Hierchoë odorata* (Norstog, 1957), *Panicum coloratum* и *P. stapfianum* (Hutchinson, Bashaw, 1964) формирующиеся в нуцеллусе рядом с генеративными элементами крупные вакуолизованные клетки не развиваются, и в семязачатках функционируют только редуцированные зародышевые мешки. У *Dichantium aristatum* апоспорические мегagamетофиты достигают лишь двух-

четырёхъядерной стадии (Knox, Heslop-Harrison, 1963). Аналогичные явления были описаны не только у злаков, но и у представителей других семейств: Asteraceae, Caprifoliaceae, Liliaceae и Rosaceae (Czapik, 2002). Все эти случаи относят к так называемой нефункциональной апоспории. Как полагают, она может быть обусловлена нарушением развития апоспорических мегагаметофитов или поздним заложением инциалей, в результате чего они не успевают завершить мегагаметофитогенез. При наличии предпосылок к апоспории на эмбриологическом уровне у этих видов реализуется половой способ репродукции (Czapik, 2002).

Исходя из результатов исследования *K. cristata* и *K. sabuletorum*, с полной уверенностью мы можем констатировать только факт апоспории у этих видов. Для того чтобы ответить на вопрос о том, реализуется ли у них апомиксис, как регулярная форма репродукции, необходимо проводить дополнительные исследования растений на более поздних стадиях развития.

Вместе с тем, наличие признаков апомиксиса у представителей рода *Koeleria* – это еще один пример его приуроченности к полиморфным родам, для которых характерна полиплоидия и гибридизация (Gustafsson, 1946–1947; Хохлов, 1970; Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992). *K. cristata* – полиморфный вид, состоящий из нескольких подвидов. *K. sabuletorum* некоторые авторы определяют как подвид полиморфного вида *K. glauca* Spreng. Есть данные и об образовании межвидовых гибридов внутри рода, в том числе между видами *K. cristata* и *K. glauca* (Цвелев, 1976). Все эти особенности рода делают его перспективным для поиска среди его представителей апомиктических форм.

Список литературы

- Хохлов С. С. Апомиксис : классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. М. : Наука, 1967. С. 43–105.
- Хохлов С. С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М. : Наука, 1970. С. 7–21.
- Хохлов С. С., Зайцева М. И., Курьянов П. Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.
- Хохлов С. С., Мальшева Н. А. Распространение и формы апомиксиса у злаков // Апомиксис и селекция. М. : Наука, 1970. С. 21–55.
- Цвелев Н. Н. Злаки. Л. : Наука, 1976. 788 с.

Цвелев Н. Н. Система злаков (Роасеае) и их эволюция // Комаровские чтения. Л. : Наука, 1987. Вып. 37. 75 с.

Шишкинская Н. А., Юдакова О. И., Тырнов В. С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2004. 145 с.

Шишкинская Н. А., Ларина Т. В. О взаимосвязи полиплоидии и апомиксиса у злаков // Докл. высш. школы. Биол. науки. 1982. № 9. С. 95–98.

Шишкинская Н. А., Юдакова О. И. Классификация апомиксиса // Эмбриология растений : Терминология и концепции : в 3 т. СПб. : Мир и семья, 2000. Т. 3. С. 168–180.

Юдакова О. И., Гуторова О. В., Беляченко Ю. А. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2012. 38 с.

Юдакова О. И., Шишкинская Н. А. Эмбриологические особенности апомиктических злаков. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2008. 105 с.

Asker S. E., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton, USA : CRC Press, 1992. 298 p.

Carman J. G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of poly-spory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39–53.

Czapik R. Non-functional aposporous embryo sacs in flowering plants // XVII Inter. Cong. On Sex. Plant Reproduction. Abstr. Lublin, 2002. P. 48.

Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Par I–III // Lunds Univ. Arsskr. N.F. 1946–1947. Vol. 42, № 3, Vol. 43, № 2, Vol. 43, № 12. P. 1–67, 69–179, 181–370.

Herr Jm. J. M. A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 20, № 8. P. 785–790.

Hutchinson D. J., Bashaw E. C. Cytology and reproduction of *Panicum coloratum* and related species // Crop. Sci. 1964. Vol. 4, № 2. P. 151–153.

Knox R. B., Heslop-Harrison J. Experimental control of aposporous apomixis in grass of the *Angropogoneae* // Botaniska Notiser. 1963. Vol. 116, № 2. P. 127–141.

Mazzucato A., den Nijs A.P.M., Falcinelli M. Estimation of parthenogenesis frequency in Kentucky bluegrass with auxin-induced parthenocarpic seeds // Crop Sci. 1996. Vol. 36. P. 9–16.

Nogler G. A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms / ed. B. M. Johri. Berlin : Springer-Verlag, 1984. P. 476–518.

Norstog K. J. Polyembryony in *Hierochloë odorata* (L.) Beau // The Ohio J.Sci. 1957. Vol. 57, № 5. P. 315–320.

Savidan Y. H., Carman J. G., Dresselhaus T. The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering. Mexico : CIMMYT, 2001. 210 p.

Shshikinskaya N. A., Yudakova O. I. Classification of Apomixis // Embryology of Flowering Plants : Terminology and Concepts. Reproductive systems / ed. T. B. Batygyna. USA : Science Publishers, 2009. P. 160–172.

Sherwood R. T. Genetic analysis of apomixes // The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering / eds. Y. Savidan, J. G. Carman, T. Dresselhaus. Mexico : International Maize and Wheat Improvement Center, 2001. P. 65–82.

Spillan C., Steimer A., Grossniklaus U. Apomixis in agriculture : the quest for clonal seeds // Sex Plant Reprod. 2001. Vol. 14. P. 179–187.