

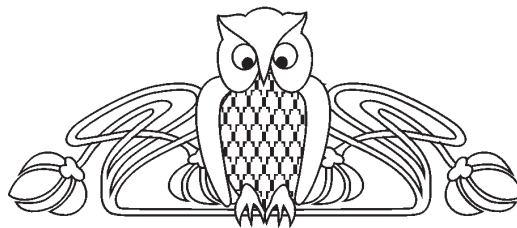


УДК 581.16 + 582.998

ЧАСТОТА АПОМИКСИСА В ПОПУЛЯЦИЯХ ВИДОВ *CHONDRILLA* L. ЮГА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Е. В. Угольникова, А. С. Кашин, А. О. Кондратьева

УНЦ «Ботанический сад» Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского
E-mail: cat.ugolnikova@yandex.ru, kashinas2@yandex.ru



Проведён мониторинг частоты апомиксиса в популяциях 7 видов *Chondrilla* юга европейской части России. Показано, что растения шести исследованных видов (*C. juncea*, *C. graminea*, *C. canescens*, *C. brevirostris*, *C. latifolia* и *C. acantholepis*) характеризуются способностью к семенному воспроизводству путем апомиксиса. Этот факт подтвержден результатами исследования семенной продуктивности видов рода *Chondrilla* при беспыльцевом режиме цветения и цитозембриологического анализа мегагаметофитов тех же растений. Обнаружено, что частота гаметофитного апомиксиса существенно варьирует по годам и на межпопуляционном уровне. Установлено, что *C. ambigua* является половым видом, так как характеризуется отсутствием мегагаметофитов с маркерными признаками апомиксиса и отсутствием семян при беспыльцевом режиме цветения.

Ключевые слова: гаметофитный апомиксис, *Chondrilla*, цитозембриология, семенная продуктивность, режимы цветения.

The Frequency of Apomixis in Populations of *Chondrilla* Species in the South of European Part of Russia

E. V. Ugolnikova, A. S. Kashin, A. O. Kondrateva

The monitoring of the frequency of apomixis was making in populations of 7 species of *Chondrilla* in the south of European part of Russia. It is shown that the plants of 6 examined species (*C. juncea*, *C. graminea*, *C. canescens*, *C. brevirostris*, *C. latifolia* и *C. acantholepis*) are characterized by their ability to seed reproduction by apomixis. This fact is confirmed by results of a study of seed productivity of the species of the genus *Chondrilla* at the regime of blossoming without pollen and cytoembryological analysis megagametophytes of the same plants. Found that the frequency of gametophytic apomixis differs considerable intrapopulation and interpopulation variability. *C. ambigua* is a sexual species because it lack megagametophytes with features of apomixis and the lack of seeds of blossoming without pollen regime.

Key words: gametophyte apomixis, *Chondrilla*, cytoembryology, seed productivity, regime of flowering.

DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-1-53-61

Введение

Известно, что гаметофитный апомиксис широко распространен у представителей рода *Chondrilla* (Asteraceae) [1–4], но сведения об этом явлении до настоящего времени остаются весьма неполными и фрагментарными [5]. Чаще всего

считают, что диплоидные виды рода являются половыми, а три- и тетраплоидные – апомиктичными [1–3], хотя некоторые исследователи полагают, что все без исключения виды рода являются апомиктичными [6–8]. В последние годы наметился некоторый прогресс в этом направлении исследований. По результатам сравнительного изучения цитозембриологических признаков апомиксиса и степени дефектности пыльцы как косвенного признака, указывающего на высокую вероятность апомиксиса у той или иной таксономической формы [9, 10], а также семенной продуктивности при различных режимах цветения, нами было показано, что среди видов рода *Chondrilla*, произрастающих в европейской части России, *C. ambigua* относится к числу половых, а остальные – к факультативно апомиктичным [11–16]. Это однозначно указывает на то, что в пределах рода есть как факультативно апомиктичные, так и амфимиктичные виды.

Эмбриологическое исследование в совокупности с изучением характера семенной продуктивности при различных режимах цветения видов рода *Chondrilla* может дать дополнительные сведения о степени таксономического родства форм данного рода, а также обозначить причины противоречивости представлений о его таксономической структуре. Поэтому исследования системы семенного размножения видов рода *Chondrilla* представляются весьма актуальными.

В данной статье приводятся обобщённые результаты мониторинга частоты апомиксиса в популяциях 7 видов рода, произрастающих на юге европейской части России.

Материалы и методика

Цитозембриологический анализ структуры семязачатков растений видов рода *Chondrilla* проводили в 1999, 2003–2006, 2013–2015 гг., а исследование семенной продуктивности популяций видов данного рода – в 1999–2007 и 2015 гг. Изучены популяции растений *C. juncea*, *C. graminea*, *C. juncea* / *graminea*, *C. canescens*,



C. ambigua, *C. brevirostris*, *C. latifolia*, *C. acantholepis*, произрастающих в Саратовской (Аткарский, Базарно-Карабулакский, Балаковский, Калининский, Красноармейский, Краснокутский, Марковский, Озинский, Саратовский и Хвалынский районы), Астраханской (Ахтубинский, Красноярский и Харабалинский районы), Волгоградской (Калачевский и Камышинский районы), Ростовской (Тагинский район) областях, Республике Калмыкии (Яшкульский район), Республике Крым (Судакский район, окр-ти г. Феодосии), Краснодарском крае (Ейский район).

Соцветия для цитозембриологического анализа за 1–3 суток до раскрытия бутона краевых цветков фиксировали в фиксаторе Кларка (96%-ный этиловый спирт – 3 части; ледяная уксусная кислота – 1 часть) и сохраняли до периода изучения. Препараты зародышевых мешков готовили по ускоренной методике П. Г. Куприянова с использованием мацерующего агента (цитазы) и микропрепаровальных игл [10]. Материал предварительно окрашивали 2%-ным ацетокармином. Приготовление препаратов осуществляли под стереомикроскопом Stemi-2000 (Karl Zeiss). Структуру зародышевых мешков изучали под микроскопом AxioLab (Karl Zeiss).

Частоту гаметофитного апомиксиса определяли по частоте встречаемости зародышевых мешков с признаками развития зародыша и (или) эндосперма без оплодотворения. В среднем по каждой популяции исследовано по 150 зародышевых мешков.

Семенную продуктивность в популяциях видов рода *Chondrilla* определяли при двух режимах цветения: свободном опылении и 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, где они находились до полного созревания семян (3–4 недели). При подсчете семена разделяли на два морфологических класса по степени выполненности (выполненные и щуплые). Процент завязываемости семян в соцветии определяли относительно общего числа цветков в нем. При определении каждого из параметров в популяции в среднем исследовали 30 растений, отобранных случайным образом. При этом семенную продуктивность при двух режимах цветения определяли у одних и тех же особей.

В табл. 1, 2 приводятся условные номера популяций по полевому журналу.

Результаты и их обсуждение

В табл. 1 приведены результаты исследования семенной продуктивности видов рода *Chondrilla* при свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения.

В популяциях *C. juncea* семенная продуктивность в условиях свободного цветения варьировала в диапазоне 0–89%, чаще всего имея значение более 50%. Популяции вида характеризовались сильно выраженной факультативностью апомиксиса, относительно неустойчивой системой семенного размножения до полного подавления проявления воспроизводства семян путём апомиксиса в отдельные годы. Частота завязываемости семян при беспыльцевом режиме цветения при этом в различные годы в этих популяциях существенно варьировала в диапазоне от 0 до 52% (см. табл. 1). 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 довольно близкой, хотя по разным годам наблюдения существенно различалась.

Семенная продуктивность при цветении в условиях свободного опыления в популяции *C. graminea* варьировала в диапазоне 4–70%. Частота завязываемости семян при беспыльцевом режиме цветения составила 0–31%.

Во всех исследованных местообитаниях растения *C. juncea* и *C. graminea* произрастали в симпатрических популяциях. При этом по таксономически значимым морфологическим признакам они образовывали непрерывный спектр переходов от одной крайней формы к другой, так что выделять «чистые» морфы растений того или другого вида с неперекрывающимися признаками было весьма проблематичным. По этой причине по целому ряду лет наблюдений исследовали случайную выборку растений из таких симпатрических популяций, не подразделяя их по видовым признакам (см. табл. 1, *C. juncea* / *C. graminea*). Речь идёт о популяциях: из Краснокутского района по 2004, 2005, 2014 и 2015 гг. наблюдения, из Аткарского района по 2014 и 2015 гг. наблюдения, из Базарно-Карабулакского района по 2004, 2005, 2013 и 2014 гг. наблюдения, из Хвалынского района по 2014 г. наблюдения, из Озинского района по 2005 и 2006 гг. наблюдения, а также из Калининского, Красноармейского, Саратовского, Марковского и Балаковского районов по 2015 г. наблюдения.

Мониторинг семенной продуктивности растений симпатрических популяций *C. juncea*



Таблица 1

Семенная продуктивность растений в популяциях видов *Chondrilla*

Вид, № популяции и место обитания	Год исследования	Семенная продуктивность при цветении, %	
		свободном	беспыльцевом режиме
1	2	3	4
<i>juncea</i> 67 (КрК)	1999	85.3± 4.1	0.00
	2000	39.7±0.8	52.3±1.3
	2001	64.3 ± 6.3	30.7±1.5
	2002	34.4±4.0	0.00
	2003	64.5±7.7	38.7±1.9
	2004	87.5±12.5	0.00
	2005	62.7±10.3	0.00
<i>juncea</i> 85 (Сар)	1999	88.2±1.9	0.00
	2003	13.3±0.5	0.00
<i>juncea</i> 94 (БКар)	1999	89.1±2.1	–
	2000	57.1±7.6	42.5±1.0
	2001	58.2±9.9	27.7±7.0
	2002	77.4±6.1	18.4±0.7
	2003	55.7±7.3	14.2±0.6
	2004	84.0±4.6	0.00
	2005	54.0±8.4	0.00
	2006	66.2±2.0	7.5±0.8
<i>juncea</i> 115 (ХвЛ)	2005	53.1±4.1	32.4±0.6
	2006	42.9±7.7	16.8±0.8
<i>juncea</i> 1044 (БКар)	2015	70.85±6.37	5.66±2.27
<i>juncea</i> 1041 (ХвЛ)	2015	0.00	6.76±3.59
<i>juncea</i> 1026 (КМш)	2015	29.73±7.54	3.80±2.64
<i>juncea/graminea</i> 402 (БЛх)	2006	92.6±3.1	0.00
<i>juncea/graminea</i> 1038 (МР)	2015	64.90±7.71	8.48±3.36
<i>juncea/graminea</i> 1034 (Атк)	2015	78.11±5.23	10.61±3.00
<i>juncea/graminea</i> 1037 (Сар)	2015	78.99±6.00	1.80±1.02
<i>juncea/graminea</i> 1035 (Клн)	2015	67.58±6.32	8.76±2.91
<i>juncea/graminea</i> 1027 (КрК)	2015	29.84±7.46	3.30±2.51
<i>graminea</i> 85 ^a (Сар)	1999	29.4±7.1	0.00
	2003	27.9±0.7	0.00
<i>graminea</i> 113 (ХвЛ)	2005	70.1±8.5	17.3±0.7
	2006	49.6±7.4	11.4±0.9
<i>graminea</i> 1045 (БКар)	2015	49.15±7.45	14.42±4.84
<i>graminea</i> 1042 (ХвЛ)	2015	3.73±2.87	6.21±3.66
<i>graminea</i> 67 ^a (КрК)	2006	57.8±12.5	30.7±1.51
<i>canescens</i> 293 (ХвЛ)	2005	25.9±6.2	27.6±0.9
	2006	65.6±8.3	10.6±0.7
	2015	17.48±5.67	4.95±2.80
<i>brevirostris</i> 298 (БЛх)	2005	81.6±6.3	5.0±0.4
	2006	87.3±6.3	59.5±5.8
	2015	52.83±6.46	11.87±3.60



Окончание табл. 1

1	2	3	4
<i>latifolia</i> 300 (ВЛГ)	2005	84.6±5.7	19.5±0.8
	2006	97.2±1.9	76.2±4.3
<i>latifolia</i> 1033 (КМш)	2015	57.91±6.66	4.71±2.46
<i>ambigua</i> 306 (ДСН)	2006	40.1±11	0.00
<i>ambigua</i> 1030 (ДСН)	2015	25.33±5.75	0.00
<i>ambigua</i> 403 (БЛх)	2006	29.1±0.6	0.00
<i>ambigua</i> 1031 (ХЛГ)	2015	33.33±6.17	0.00

Примечание. По незаполненным ячейкам данных нет.

Таблица 2

Состояние мегagamетофита у растений видов *Chondrilla* на момент исследования

Вид, условный № популяции и место обитания	Год исследования	Зародышевые мешки, %				
		дегенерирующие	из них с развитием			
			всего	в том числе		
				проэбрио	эндосперм	обе структуры.
1	2	3	4	5	6	7
<i>juncea</i> 85 (Сар)	1999	23.88±6.15	19.52±0.53	17.78	0.00	1.74
	2003	32.53±0.75	23.71±0.41	15.47	5.57	2.67
	2004	24.44±0.87	51.78±1.20	31.11	11.33	9.30
	2005	4.63±0.26	8.22±0.26	8.22	0.00	0.00
	2006	2.43±0.14	31.26±0.71	7.85	0.00	23.41
<i>juncea</i> 67 (КрК)	1999	44.52±7.81	19.81±0.52	14.65	0.00	0.00
	2006	35.13±0.79	5.82±0.24	4.37	0.00	1.45
<i>juncea</i> 113 (ХвЛ)	2005	9.55±0.37	1.74±0.12	1.74	0.00	0.00
	2006	6.46±0.29	6.88±0.20	3.32	3.56	0.00
	2013	0.00	3.75±0.25	0.00	2.50	1.25
<i>juncea</i> 1041 (ХвЛ)	2015	0.66±0.01	37.33±0.12	1.33	26.00	10.00
<i>juncea</i> 1044 (БКар)	2015	6.67±1.77	23.33±0.21	12.67	9.33	1.33
<i>juncea</i> 1022 (ФД)	2015	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>juncea</i> 1026 (ВЛГ)	2015	0.00	58.66±1.13	5.33	7.33	46.00
<i>juncea</i> 1019 (Ейск)	2015	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>graminea</i> 67 ^a (КрК)	1999	77.21±7.57	0.00	0.00	0.00	0.00
	2006	17.70±0.58	16.81±0.49	7.10	1.01	8.70
<i>graminea</i> 85 ^a (Сар)	2003	38.31±8.34	12.40±0.67	10.32	2.08	0.00
	2004	85.97±4.05	1.39±0.14	1.39	0.00	0.00
	2005	20.00±1.33	21.67±1.01	10.00	11.67	0.00
	2006	12.40±0.44	19.26±0.40	14.07	0.00	5.19
<i>graminea</i> 115 (ХвЛ)	2005	9.16±3.60	26.19±4.84	4.76	7.14	14.29
	2006	2.72±0.16	5.07±0.36	1.45	3.62	0.00
	2013	0.00	7.91±0.42	4.49	3.42	0.00
<i>graminea</i> 1042 (ХвЛ)	2015	0.00	22.66±0.11	3.33	17.33	2.00
<i>graminea</i> 1045 (БКар)	2015	0.00	41.66±2.45	0.00	23.33	18.33



Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
<i>juncea / graminea</i> 67 (КрК)	2004	17.42±0.79	27.08±0.80	24.44	1.32	1.32
	2005	14.00±0.34	26.66±0.45	10.52	1.25	14.89
	2014	0.00	36.13±0.81	10.00	3.33	22.80
	2015	10.00±1.42	5.33±0.90	0.00	0.00	5.33
<i>juncea / graminea</i> (АтК)	2014	3.21±0.14	12.85±0.37	5.35	0.37	3.92
	2015	0.00	11.25±0.05	10.00	0.00	1.25
<i>juncea / graminea</i> 94 (БКар)	2004	24.83±0.63	14.90±0.30	5.01	5.60	4.29
	2005	13.24±0.81	0.00	0.00	0.00	0.00
	2013	0.00	29.01±3.90	4.55	14.55	10.0
	2014	0.00	22.69±0.66	8.46	0.00	14.23
<i>juncea / graminea</i> (Хвл)	2014	13.52±3.52	5.28±0.80	0.00	1.17	4.11
<i>juncea / graminea</i> 270 (Оз.)	2005	17.05±0.65	19.80±0.50	12.98	0.00	6.82
	2006	0.00	12.82±0.59	12.82	0.00	0.00
<i>juncea / graminea</i> 1035 (Клн)	2015	0.00	4.00±0.38	2.00	2.00	0.00
<i>juncea / graminea</i> 1036 (КрА)	2015	10.00±2.47	15.33±0.93	3.33	1.33	10.67
<i>juncea / graminea</i> 1037 (Срт)	2015	0.00	1.00±0.02	1.00	0.00	0.00
<i>juncea / graminea</i> 1038 (МР)	2015	0.00	16.00±0.85	2.67	0.00	13.33
<i>juncea / graminea</i> 1039 (БЛк)	2015	14.07±2.79	46.66±1.63	9.63	4.44	32.59
<i>canescens</i> 293 (Хвл)	2005	0	44.45±6.19	27.40	0.00	17.05
	2006	3.01±0.14	54.04±6.24	33.15	0.00	20.89
	2013	0.00	7.50±0.50	0.50	4.00	3.00
	2015	1.66±1.66	60.83±2.50	8.33	0.00	52.5
<i>canescens</i> 1028 (КрК)	2015	0.00	21.76±1.07	16.50	5.26	0.00
<i>ambigua</i> 305 (ХРБ)	2005	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>ambigua</i> 306 (ХРБ)	2005	11.00±0.51	0.00	0.00	0.00	0.00
	2006	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>ambigua</i> 403 (БЛх)	2006	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>ambigua</i> 306 (ДСН)	2013	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2014	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2015	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>ambigua</i> 1031 (ХЛТ)	2015	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>brevirostris</i> 298 (БЛх)	2005	29.54±0.81	1.07±0.07	1.07	0.00	0.00
	2006	24.59±0.62	30.81±0.58	23.45	0.00	7.36
	2013	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2014	0.00	24.70±4.10	7.24	7.24	10.22
<i>brevirostris</i> 1046 (ХРБ)	2015	3.33±1.05	57.34±2.00	16.67	6.67	34.00
<i>latifolia</i> 300 (КМш)	2005	5.19±0.38	17.26±0.48	17.26	0.00	0.00
	2006	11.59±0.65	19.54±0.38	6.96	4.97	7.61
	2013	0.00	30.00±5.09	6.00	24.00	0.00
	2014	1.60±0.94	47.60±7.32	4.40	13.20	30.00
	2015	0.00	34.00±2.15	0.00	24.00	10.00



Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
<i>latifolia</i> 1032 (КнД)	2015	1.18±0.07	61.77±2.01	9.41	28.24	24.12
<i>latifolia</i> 1024 (РСТ)	2015	2.67±1.02	51.67±3.02	12.33	10.67	28.67
<i>acantolepis</i> 1020 (Ейск)	2015	5.00±2.01	11.35±1.02	6.53	2.04	2.78
<i>acantolepis</i> 1021 (СДк)	2015	12.30±2.80	23.62±2.50	13.02	0.00	10.60
<i>acantolepis</i> 1023 (ФД)	2015	0.00	3.33±0.25	3.33	0.00	0.00
<i>acantolepis</i> 1025 (КнД)	2015	0.00	53.34±1.29	0.00	7.78	45.56

Примечание. Сар – Саратовская обл., Саратовский р-н; Оз – Саратовская обл., Озинский р-н, окр. п. Озинки; ХРБ – Астраханская обл., Харабалинский р-н, Кордон «Харабалинский»; СДк – Республика Крым, Судакский р-н, окр. с. Веселое; ФД – Республика Крым, окр. г. Феодосия, пляж на выезде со стороны г. Керчь; КрК – Саратовская обл., Краснокутский р-н, окр. с. Дьяковка; Атк – Саратовская обл., Аткарский р-н, окр. с. Приречное; БКар – Саратовская обл., Б.-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка; КМш – Волгоградская обл., окр. г. Камышин; КнД – Волгоградская обл., окр. с. Калач-на-Дону; БЛх – Астраханская обл., Ахтубинский р-н, окр. с. Болхуны; ДСН – Астраханская обл., Красноярский р-н, окр. с. Досанг; ХвЛ – Саратовская обл., окр. г. Хвалынский; Кли – Саратовская обл., Калининский р-н, окр. г. Калининск; КрА – Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Садовое; Срт – Саратовская обл., Саратовский р-н, окр. с. Поповка; МР – Саратовская обл., Марковский р-н, окр. с. Волково; БЛк – Саратовская обл., Балаковский р-н, окр. с. Кормежки; Ейск – Краснодарский край, Ейский р-н, окр. с. Должанское; ХЛг – Респ. Калмыкия, Яшкульский р-н, окр. с. Хултута; РСТ – Ростовская обл., Тагинский р-н, окр. х. Верхнекольцов

и *C. graminea* выявил, что частота завязываемости семян при беспыльцевом режиме цветения существенно ниже, чем в «чистых» популяциях данных видов, и не превышает 11%, тогда как при свободном цветении отмечалась достаточно высокая семенная продуктивность, в основном более 65%.

Семенная продуктивность при цветении в условиях свободного опыления в популяции *C. canescens* варьировала в диапазоне 17.5–66%, а частота завязываемости семян при беспыльцевом режиме цветения – в диапазоне 5–28%. Данное обстоятельство также указывает на факультативность апомиктического способа воспроизводства у исследованного вида.

Семенная продуктивность при цветении в условиях свободного опыления в популяциях *C. latifolia* и *C. breviostris* отмечена стабильно высокой (58–97.2 и 53–87.3% соответственно). При этом частота завязываемости семян при беспыльцевом режиме цветения у обоих видов варьировала в широком диапазоне (5–76% и 5–60% соответственно) на внутри- и межпопуляционном уровнях. Таким образом, *C. breviostris* и *C. latifolia* также являются факультативно апомиктическими видами.

Популяции *C. ambigua* характеризовались относительно низкой семенной продуктивностью при цветении в условиях свободного опыления (25–40%). При этом при беспыльцевом режиме цветения растения в популяциях данного вида семена не завязывались. Этот факт позволяет

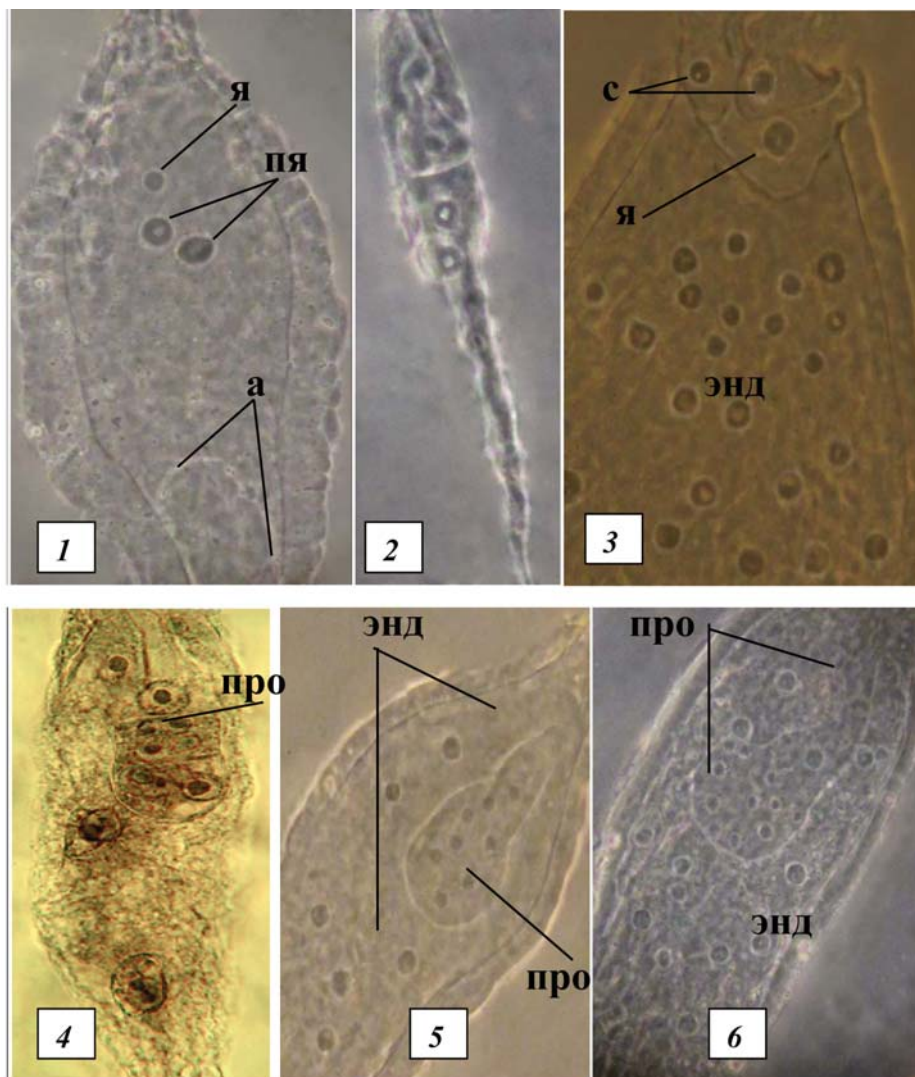
предположить, что данный вид является облигатно амфимиктическим.

Итоги мониторинга семенной продуктивности популяций *Chondrilla* подкрепляются данными, полученными в ходе цитозембриологического анализа тех же растений (см. табл. 2).

Были выделены следующие типы структуры зародышевых мешков: нормальный зародышевый мешок Polygonum-типа (рисунок, 1); зародышевый мешок с партеногенетическим развитием яйцеклетки (см. рисунок, 4); зародышевый мешок с автономным развитием эндосперма (см. рисунок, 3); зародышевый мешок с одновременным развитием яйцеклетки и эндосперма без оплодотворения (см. рисунок 5, б); дегенерирующий зародышевый мешок (см. рисунок, 2). К маркерным признакам гаметофитного апомиксиса были отнесены следующие: зародышевый мешок с партеногенетическим развитием яйцеклетки; зародышевый мешок с автономным развитием эндосперма; зародышевый мешок с одновременным развитием яйцеклетки и эндосперма без оплодотворения.

В целом частота встречаемости цитозембриологических признаков апомиксиса в популяциях видов рода *Chondrilla* была достаточно высокой и варьировала в диапазоне 0–62%.

В исследованных «чистых» популяциях *C. juncea* и *C. graminea*, как и в симпатрической популяции этих видов, принципиальных отличий в частоте обнаружения признаков гаметофитного апомиксиса не наблюдалось, хотя популяции



Состояние мегагаметофитов *Chondrilla* на момент исследования: 1 – дифференцированный нормального строения у *C. acantholepis*; 2 – дегенерирующий у *C. acantholepis*; 3 – с клеточным эндоспермом у *C. graminea*; 4 – с преждевременной эмбрионией у *C. latifolia*; 5 – с проэмбрио и ядерным эндоспермом у *C. juncea*; 6 – с преждевременной эмбрионией и клеточным эндоспермом у *C. latifolia*. С – синергиды; Я – яйцеклетка; ПЯ – полярные ядра; А – антиподы; ПРО – проэмбрио; ЭНД – эндосперм

C. graminea имели гораздо более узкий диапазон варьирования параметра (0–42%), чем популяции *C. juncea* (0–59%) (см. табл. 2). 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 или зародышевых мешков с развитием обоих элементов (яйцеклетки и центральной клетки) одновременно (см. рисунок, 3, 5) была чаще всего значительно ниже. Таким образом, результаты цитоэмбриологического контроля популяций видов *C. juncea* и *C. graminea* подтверждают вывод о способности растений обоих видов к

факультативному апомиксису, полученный при исследовании семенной продуктивности.

Итоги цитоэмбриологического анализа *C. canescens* также подтверждают данные семенной продуктивности о факультативности апомиктического способа воспроизводства семян у данного вида. В популяции *C. canescens* частота встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиктического развития варьировала в диапазоне 7.5–61%. При этом по трем из четырех лет наблюдения в ней превалировала преждевременная эмбриония, а также одновременное развитие яйцеклетки и эндосперма без оплодотворения.

В популяции *C. latifolia* частота обнаружения признаков гаметофитного апомиксиса была



относительно высокой и по годам наблюдения варьировала в диапазоне 17–48%. При этом по трём из пяти лет наблюдения в популяции на момент исследования преобладали мегагаметофиты с развитием эндосперма без оплодотворения или проэмбрио и эндосперма одновременно. В популяциях из Ростовской и Волгоградской областей, исследованных в 2015 г., отмечен высокий процент встречаемости признаков апомиксиса (51.7 и 61.8% соответственно), среди которых наблюдали как преждевременную эмбрионию, эндоспермогенез, так и одновременное развитие обеих структур (см. рисунок, 4, 5). Итоги цитоэмбриологического контроля популяций *C. latifolia* подтверждают выводы, сделанные при изучении семенной продуктивности, о способности растений данного вида к факультативному апомиксису.

В популяции *C. brevirostris*, исследованной в Астраханской области в 2005–2006, 2013–2014 гг., доля зародышевых мешков с признаками гаметофитного апомиксиса варьировала в диапазоне 0–31%. В популяции, изученной в 2015 г., частота встречаемости признаков апомиксиса была почти в два раза выше (57.3%) и более половины из них приходилось на одновременное развитие яйцеклетки и эндосперма без оплодотворения.

В 2015 г. были исследованы растения четырех популяций *C. acantholepis*, произрастающие в Краснодарском крае, Республике Крым и Волгоградской области. В этих популяциях отмечена существенная межпопуляционная изменчивость частоты встречаемости признаков гаметофитного апомиксиса (3–53%), среди которых в основном превалировала преждевременная эмбриония, а также одновременное развитие яйцеклетки и центральной клетки без оплодотворения.

Для двух последних видов также справедлив вывод о факультативности апомиксиса способа репродукции, сформированный при изучении семенной продуктивности этих видов.

Во всех исследованных популяциях *C. ambigua* все мегагаметофиты имели нормальное строение без признаков апомиксиса, т.е. при контроле по цитоэмбриологическим признакам апомиксиса популяция вела себя как половая. Это подтверждает результаты, полученные при исследовании семенной продуктивности данного вида, о том, что данный вид размножается только амфимиксисным путем.

При анализе структуры большого числа семязачатков ни в одной из популяций исследованных видов *Chondrilla* у растений не обнару-

жено признаков формирования апоспорических инициальных клеток или их производных. Это указывает на то, что видам рода свойственна дипло-, а не апоспория, что соответствует и литературным данным [3, 4].

Заключение

У растений из популяций *C. juncea*, *C. graminea*, *C. canescens*, *C. brevirostris*, *C. latifolia* и *C. acantholepis* при изучении структуры мегагаметофитов обнаружены цитоэмбриологические маркерные признаки гаметофитного апомиксиса: чаще всего – преждевременная эмбриония, реже – автономный эндоспермогенез или развитие яйцеклетки и центральной клетки в одном мегагаметофите без оплодотворения. Способность растений этих видов к воспроизводству семян путём апомиксиса подтверждена результатами исследования семенной продуктивности данных видов при беспыльцевом режиме цветения.

Во всех исследованных популяциях *C. ambigua* все мегагаметофиты имели нормальное строение без признаков апомиксиса. При этом семена у растений данного вида при беспыльцевом режиме цветения не завязывались. По итогам нашей работы мы сделали вывод, что *C. ambigua* является облигатным амфимиксом.

Частота обнаружения цитоэмбриологических признаков апомиксиса и завязываемости семян путём апомиксиса у видов рода *Chondrilla* отличается существенной внутри- и межпопуляционной изменчивостью.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15–04–04087).

Список литературы

1. Bergman B. *Chondrilla chondrilloides*, a new sexual *Chondrilla* species // Hereditas. 1952. Vol. 38, № 3. P. 367–369.
2. Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М. : Наука, 1976. 508 с.
3. Dijk van P. J. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla* // Phil. R. Soc. Lond. B. 2003. Vol. 358. P. 1113–1121.
4. Noyes R. D. Apomixis in the Asteraceae : Diamonds in the Rough // Functional Plant Science and Biotechnology. 2007. Vol. 1(2). P. 207–222.
5. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae – Asteraceae. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 392 с.



6. Ильин М. М. *Chondrilla* L. // Бюл. отдела каучуконосных. 1930. № 3. С. 1–61.
7. Леонова Т. Г. Род Хондрилла – *Chondrilla* L. // Флора СССР. М. ; Л. : Наука, 1964. С. 560–586.
8. Леонова Т. Г. Хондрилла – *Chondrilla* L. // Флора Европейской части СССР. Т. 8. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. С. 57–61.
9. Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиксичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.
10. Куприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1989. 160 с.
11. Кашин А. С., Добрыничева Н. В., Кочанова И. С., Демочко Ю. А. Особенности семенного размножения в популяциях *Chondrilla juncea* и *Chondrilla graminea* (Asteraceae) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 95. С. 729–744.
12. Кашин А. С., Попова А. О., Кочанова И. С., Угольникова Е. В., Полякова Ю. А. Некоторые параметры системы семенного размножения в популяциях видов *Chondrilla* (Asteraceae) Нижнего Поволжья // Бот. журн. 2015. Т. 100, № 8. С. 828–840.
13. Добрыничева Н. В., Кочанова И. С., Кашин А. С. Сравнительное изучение некоторых параметров системы семенного размножения в популяциях рода *Chondrilla* L. // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2006. Вып. 5. С. 307–312.
14. Полякова Ю. А., Угольникова Е. В., Кашин А. С., Попова А. О. Качество пыльцы и цитозембриологические признаки гаметофитного апомиксиса в популяциях видов *Chondrilla* L. Нижнего Поволжья // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2015. Вып. 13. С. 161–170.
15. Угольникова Е. В., Кашин А. С., Попова А. О. Цитозембриологическое исследование частоты апомиксиса у видов рода *Chondrilla* европейской части России // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2016. Т. 14, вып. 2. С. 96–104.
16. Кашин А. С. Геномная изменчивость, гибридогенез и возможности хромосомного видообразования при гаметофитном апомиксе // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120, № 1. С. 502–512.

Образец для цитирования:

Угольникова Е. В., Кашин А. С., Кондратьева А. О. Частота апомиксиса в популяциях видов *Chondrilla* L. юга европейской части России // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 1. С. 53–61. DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-1-53-61.

Cite this article as:

Ugolnikova E. V., Kashin A. S., Kondrateva A. O. The Frequency of Apomixis in Populations of *Chondrilla* Species in the South of European Part of Russia. *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2017, vol. 17, iss. 1, pp. 53–61 (in Russian). DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-1-53-61.
