

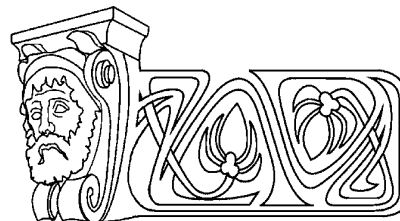


УДК 581.163 + 582.998

СТЕПЕНЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА СРЕДИ ВИДОВ *ASTERACEAE* САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А.С. Кашин, И.С. Кочанова, М.В. Полянская

Саратовский государственный университет,
кафедра методики преподавания биологии и экологии
E-mail: kashinas@sgu.ru



В ходе исследования семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения в 154 естественных популяциях 98 видов 46 родов семейства *Asteraceae* Саратовской области гаметофитный апомиксис обнаружен в популяциях 24 видов 14 родов. При этом данный способ размножения впервые отмечен для 7 родов и 16 видов семейства (*Hieracium largum*, *Pilosella echinoides*, *Tragopogon dubius*, *Lactuca serriola*, *Scorzonera ensifolia*, *Chondrilla latifolia*, *C. canescens*, *Bidens frondosa*, *Xeranthemum anuum*, *Inula britannica*, *Jurinea cyanoides*, *J. arachnoidea*, *Galatella linostris*, *Artemisia vulgaris* и *A. salsoloides*), что составляет 25% от числа известных на сегодняшний день апомиктических родов и более 10% от числа известных апомиктических видов семейства. Это ставит под сомнение полноту знаний о степени распространения гаметофитного апомиксиса у цветковых растений в целом. Некоторые популяции характеризовались значительной изменчивостью соотношения апо- и амфимиксиса по годам, либо в одни годы у них доминировал апомиксис, а в другие они вели себя как половые. Обсуждаются вопросы о степени распространения апомиксиса среди покрытосеменных растений и необходимости учета некоторых особенностей системы семенного размножения при выявлении апомиктических форм.

Ключевые слова: апомиксис, амфимиксис, цитозембриология, семенная продуктивность популяции, режимы цветения, *Asteraceae*.

Breadth of Distribution of Gametophytic Apomixis among the *Asteraceae* Species from Saratov Province

A.S. Kashin, I.S. Kochanova, M.V. Polyanskaya

In a course of investigation of seed productivity under the pollenless regime of flowering in 154 natural populations of 98 species of 46 the *Asteraceae* genera from Saratov province gametophytic apomixis has been discovered in populations of 24 species from 14 genera. For the first time this mode of reproduction has been revealed in 7 genera and 16 species of the family (*Hieracium largum*, *Pilosella echinoides*, *Tragopogon dubius*, *Lactuca serriola*, *Scorzonera ensifolia*, *Chondrilla latifolia*, *Ch. canescens*, *Bidens frondosa*, *Xeranthemum anuum*, *Inula britannica*, *Jurinea cyanoides*, *J. arachnoidea*, *Galatella linostris*, *Artemisia vulgaris* and *A. salsoloides*), that constitute 25% of the number of the known at present apomictic genera and more than 10% of the number of known apomictic species of the family. This makes questionable the completeness of our knowledge on breadth of gametophytic apomixis distribution as a whole. Some populations were characterized by considerable variability of the ratio of apo- and amphimixis by years, or in some years apomixis dominated in them,

and in other years they behaved as sexual ones. The degree of apomixis distribution among the Angiosperms and necessity to take into consideration some peculiarities of system of reproduction by revealing of apomictic specimens are discussed.

Key words: apomixis, amphimixis, cytoembryology, seed production of populations, *Asteraceae*.

За последние полвека предпринималось несколько попыток оценки степени распространения апомиктического размножения в природе (табл. 1). За это время список апомиктических видов расширен примерно на 20 родов и чуть более чем на 100 видов. Тем не менее полученные данные, на наш взгляд, далеко не полностью отражают степень распространения апомиксиса в природе.

Таблица 1

**Степень распространения апомиксиса
у покрытосеменных растений,
по данным различных авторов**

Авторы сводок	Число апомиктических		
	семейств	родов	видов
Fryxell, 1957 [1]	39	105	282
Поддубная-Арнольди, 1976 [2]	43	более 100	?
Хохлов, Зайцева, Куприянов, 1978 [3]	97	381	1112
Hanna, Bachaw, 1987 [4]	более 35	?	более 300
Carman, 1995, 1997 [5, 6]	35	126	406

Примечание: Список С.С. Хохлова с соавт. [4] по числу апомиктических видов, родов и семейств сильно отличается от прочих, потому что в него включены виды, у которых апомиксис встречается как в регулярной, так и нерегулярной форме.

Диагностика способа семенного размножения проводилась в основном с использованием цитозембриологического изучения мегagamетофитогенеза и состояния мегagamе-



тофита. Однако эмбриологические данные к настоящему времени получены примерно для 2800 родов 410 семейств покрытосеменных [7, 8]. Очевидно, что для многих из них эти сведения чрезвычайно фрагментарны. Общее же число известных родов у покрытосеменных насчитывает около 13000, семейств – 533 [9], т.е. в родовом отношении и эти фрагментарные эмбриологические данные получены лишь примерно для 20% от общего числа родов покрытосеменных (табл. 2). Так как по каждому роду изучена меньшая часть принадлежащих к ним видов, то с уверенностью можно говорить о том, что цитоэмбриологически изучено гораздо менее 20% видов цветковых. Да и многие из этих видов изучены явно недостаточно для того, чтобы с уверенностью судить о способах семенного размножения. Исследования велись на единичных растениях, до последнего времени популяционный уровень исследования методически был невозможен.

Таблица 2

**Степень изученности цветковых растений
цитоэмбриологическим методом**

Ранг таксономической категории	Количество		
	всего, шт. (по [9])	доля эмбриологически изученных	
		шт. (по [7])	%
Семейство	533	410	76.9
Род	13000	2800	21.5

Именно отсутствие простых и надежных методов диагностики является основным препятствием на пути глобального мониторинга такого параметра системы семенного размножения, как способ размножения. Масштабные исследования по выявлению апомиктических форм во флоре в границах бывшего СССР, проводимые в свое время Саратовским госуниверситетом (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 [3, 10]. 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 гаметофитному апомиксису [10, 11].

Ускоренные методы цитоэмбриологического анализа структуры мегагаметофита значительно расширяют возможности эмбриологического метода выявления апомиктических форм, выводя их на популяционный уровень исследования [10, 12], но даже использование ускоренных методов не позволяет осуществить глобальный мониторинг основных параметров системы семенного размножения.

В этом отношении важным подспорьем для выявления апомиктических форм растений может быть исследование семенной продуктивности при различных режимах цветения: режиме свободного цветения и беспыльцевом режиме цветения. Однако ограничивающим фактором, делающим ее исследование малоэффективным для выявления апомиктических форм, является широкое распространение среди покрытосеменных псевдогамных форм апомиксиса. Но ее можно с успехом использовать при исследовании способа семенного размножения в семействе *Asteraceae*, так как для представителей данного семейства характерен исключительно автономный апомиксис [13–15].

Известно, что семейство *Asteraceae* – второе, после *Poaceae*, по обилию апомиктических родов и видов. Число апомиктических родов в семействе *Asteraceae*, по С.С. Хохлову с соавт. [3] – 40, по J. Carman [5, 6] – 28, число апомиктических видов в семействе *Asteraceae*, по С.С. Хохлову с соавт. [4], – не менее 178, по J. Carman [5] – 121 (табл. 3).

Таблица 3

**Степень распространения апомиксиса
в семействе *Asteraceae*, по данным различных авторов**

Авторы сводок	Количество апомиктических, шт.	
	родов	видов
Хохлов, Зайцева, Куприянов, 1978 [3]	40	не менее 178
Carman, 1995, 1997 [5, 6]	28	121



В данной работе на примере *Asteraceae* флоры Саратовской области мы проанализировали, насколько полно эти сведения отражают действительное положение вещей. Сравнение проводили со списком апомиктических форм цветковых J. Carman [5, 6] как последним по времени составления и несколько расширенным в отличие от списка S.E. Asker и L. Jerling [16].

Материал и методика

В Саратовской области семейство представлено 59 родами, насчитывающими около 225 видов. Семенную продуктивность при различных режимах цветения определяли по материалам, собранным в 2003–2007 гг. в 154 естественных популяциях 98 видов 46 родов семейства *Asteraceae*, произрастающих в 13 районах Саратовской области. Исследовано около половины видов из 80% родов *Asteraceae* Саратовской области, выбор которых осуществлялся случайным образом. Причем часть одних и тех же популяций исследовалась в течение нескольких лет (от 2–3 до 5 лет).

У представителей семейства апомиксис диагностировали на основе сравнительных данных семенной продуктивности растений при свободном опылении и беспыльцевом режиме. Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима до начала цветения цветки механически кастрировали путем срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь. Затем соцветия помещали под пергаментные изоляторы до полного созревания семян.

Виды, у которых обнаруживался апомиксис по семенной продуктивности, подвергались дополнительному эмбриологическому контролю. Мегагаметофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием методов просветления семязачатков [17] и выделения зародышевых мешков с помощью ферментативной мацерации и последующей диссекции семязачатков [18].

Результаты и их обсуждение

Семена в условиях беспыльцевого режима цветения, то есть апомиктично, завязались в популяциях 14 видов 7 родов подсемейства *Cichorioidea*, а именно в популяциях *Taraxacum officinale* (до $78.8 \pm 6.9\%$), *Pilosella officinarum* (до $73.1 \pm 11.3\%$), *Hieracium virosus* (до $58.5 \pm 10.1\%$), *H. largum* ($53.2 \pm 8.3\%$), *Pilosella echinoides* (до $58.4 \pm 8.2\%$), *P. praealta* (до $55.5 \pm 3.0\%$), *Chondrilla juncea* (до $32.4 \pm 6.2\%$), *Ch. canescens* ($24.0 \pm 8.9\%$), *Ch. latifolia* ($19.5 \pm 8.0\%$), *Ch. brevirostris* ($59.5 \pm 15.8\%$), *Tragopogon dubius* (до $32.2 \pm 5.0\%$), *Scorzonera ensifolia* ($17.5 \pm 4.3\%$), *Ch. graminea* (до $17.3 \pm 6.8\%$), *Lactuca serriola* ($14.3 \pm 4.3\%$). При этом в пределах трёх родов (*Tragopogon*, *Scorzonera* и *Lactuca*) и у семи видов (*Hieracium largum*, *Pilosella echinoides*, *Tragopogon dubius*, *Lactuca serriola*, *Scorzonera ensifolia*, *Chondrilla latifolia* и *Ch. canescens*) гаметофитный апомиксис отмечен впервые.

В пределах подсемейства *Asteroidea* гаметофитный апомиксис обнаружен в популяциях 10 видов 7 родов, а именно в популяциях *Jurinea cyanoides* (до $63.6 \pm 9.0\%$), *J. arachnoidea* ($65.5 \pm 9.1\%$), *Inula britannica* ($12.5 \pm 6.4\%$), *Aster bessarabicus* ($70.5 \pm 5.7\%$), *Bidens tripartita* ($96.1 \pm 2.5\%$), *B. frondosa* ($20.0 \pm 8.8\%$), *Xeranthemum anuum* ($31.8 \pm 4.6\%$), *Galatella linoisyris* ($11.52 \pm 5.4\%$), *Artemisia vulgaris* ($30.6 \pm 6.1\%$) и *A. salsoloides* ($29.1 \pm 9.6\%$). При этом гаметофитный апомиксис отмечен впервые в четырёх родах (*Jurinea*, *Inula*, *Xeranthemum* и *Galatella*) и у девяти видов (*Aster bessarabicus*, *Bidens frondosa*, *Xeranthemum anuum*, *Inula britannica*, *Jurinea cyanoides*, *J. arachnoidea*, *Galatella linoisyris*, *Artemisia vulgaris* и *A. salsoloides*). Выявленные результаты интересны тем, что в пределах данного подсемейства апомиксис ранее отмечался крайне редко. У этих видов семейства наличие апомиктического способа воспроизводства, установленное по семенной продуктивности, подтверждено при цитоэмбриологическом изучении структур мегагаметофита и близлежащих областей семязачатка. Наряду с нормальным формированием эуспорического зародышевого мешка (3М) Polygonum-типа у них обнаружен высокий процент развития апоспорических инициалей



в присутствии тетрады мегаспор или зародышевых мешков разных стадий формирования, а также преждевременной эмбрионии и (или) развития эндосперма без оплодотворения (табл. 4). Это является дополнительным доказательством того, что растениям вышеперечисленных видов семейства, по крайней мере, в пределах исследованных популяций, свойствен апомиктический способ семенного размножения.

Таблица 4

Данные по эмбриологическому исследованию видов семейства *Asteraceae*, у которых обнаружен апомиксис по семенной продуктивности

Вид	Норма, %	Дегенерация зуспорических ЗМ, %	С признаками апомиктического развития, %					
			всего	из них				
				эндосперм без оплодотворения	преждевременная эмбриония	зуспорический ЗМ и апоспорические инициалы	апоспория при преждевременной эмбрионии в зуспорическом ЗМ	апоспория при дегенерации зуспорического ЗМ
<i>Artemisia vulgaris</i>	69,44	0	30,56	0	0	30,56	0	0
<i>A. salso-loides</i>	70,93	0	29,07	8,33	0	20,73	0	0
<i>Aster bessarabicus</i>	51,28	0	48,72	0	0	48,72	0	0
<i>Inula britanica</i>	94,58	3,85	1,92	1,92	0	0	0	0
<i>Bidens tripartita</i>	57,89	0	42,11	0	0	40,35	1,76	0
<i>B. frondosa</i>	42,86	12,86	44,29	1,43	2,86	31,43	1,43	7,14
<i>Chondrilla canescens</i>	46,18	2,57	51,25	8,65	42,60	0	0	0
<i>C. latifolia</i>	77,43	5,31	17,26	0	17,26	0	0	0

Таким образом, в ходе достаточно локального исследования популяций лишь половины видов одного семейства *Asteraceae* в одном регионе гаметофитный апомиксис впервые отмечен для 7 родов и 16 видов. Уже это расширяет список J. Carman [5, 6] в

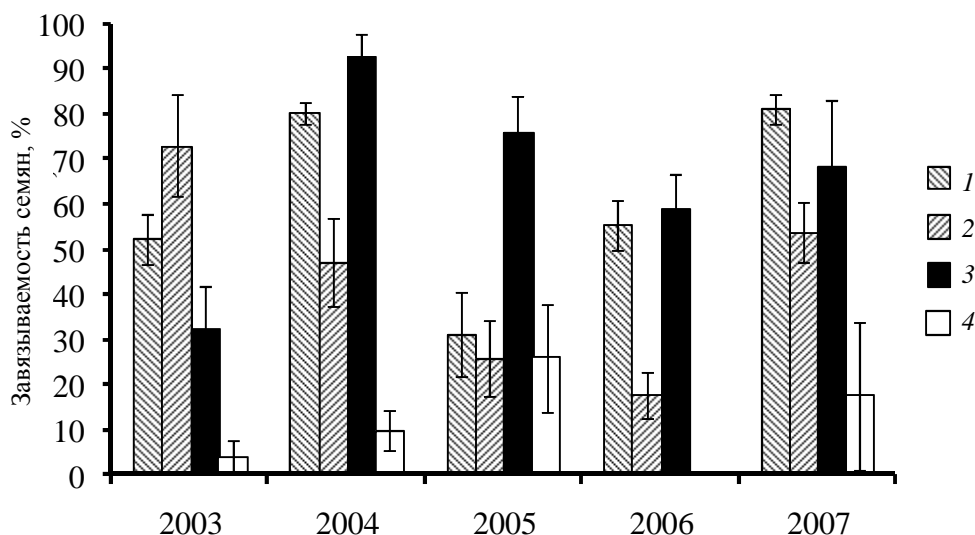
отношении апомиктических родов на четверть, а список апомиктических видов – более чем на 10%. Вывод, который при этом напрашивается, один: если исследования половины видов и $\frac{3}{4}$ родов в одном только регионе вынуждает так корректировать список известных апомиктических форм в семействе, то о какой-либо полноте наших представлений о широте распространения апомиктических форм и у цветковых в целом в настоящее время речи не может быть. Это становится ещё более убедительным при акцентуации внимания на доле исследованных нами видов и родов от общего числа их в семействе. Известно, что среди цветковых семейство *Asteraceae* – одно из крупнейших по числу видов и родов. Оно насчитывает в своём составе 1250–1300 родов и порядка 20000–25000 видов [9]. Нами исследованы популяции лишь чуть более 1% видов менее 5% родов семейства. Исходя из полученных результатов, в пределах только одного этого семейства потенциально можно ожидать наличие гаметофитного апомиксиса как способа семенного размножения ещё у 1000–1500 видов порядка 150 родов. Очевидно, что это значительно превышает общее число родов и видов цветковых, у которых на сегодняшний день обнаружен апомиктический способ репродукции. Но, как показывают результаты наших исследований, выявление апомиктических видов осложняется еще одним обстоятельством, которое до последнего времени не учитывалось. Дело в том, что разные популяции одного и того же вида и даже одни и те же популяции вида в разные годы наблюдения зачастую ведут себя в отношении способа семенного размножения по-разному.

В качестве примера можно привести результаты многолетних исследований двух популяций *Pilosella officinarum*. Одна из них (22а), обитающая на влажном лугу в Б.-Карабулакском районе, в течение всех лет наблюдений неизменно вела себя как факультативно апомиктическая, хотя и при весьма значительном варьировании степени выраженности апомиксиса по годам (25.9–73.1%). Другая популяция этого вида (33а), обитающая на опушке остепнённого соснового бора в том же районе и удалённая от первой всего лишь на расстояние около 3 км, в различные



годы наблюдений вела себя то как половая, то как апомиктичная. Так, в 2003 г. семена в условиях беспыльцевого режима у растений данной популяции не завязались, т.е. растения популяции в данный год наблюдения вели себя как облигатно амфимиктичные. В 2004 г. данная популяция характеризовалась

также низкой (около 10 %) семенной продуктивностью при беспыльцевом режиме цветения, в то время как в 2005 г. – более высокой ($25.9 \pm 12.0\%$). А в 2007 г. незначительная доля растений данной популяции была высокоапомиктичной, в то время как остальные – облигатно амфимиктичные (рисунок).



Динамика семенной продуктивности при свободном цветении и беспыльцевом режиме цветения растений в популяциях *P. officinarum* 22а (1, 2) (биотоп влажного луга) и 33а (3, 4) (биотоп остепнённого соснового бора) по годам: 1, 3 – семенная продуктивность при свободном цветении; 2, 4 – семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения

Подобного рода картина обнаружилась и в популяциях *P. echinoides*, *C. juncea*, *J. cynoides*, *Inula britannica* и ряда других видов. Из этого следует, что для установления способа семенного размножения у растений тех или иных популяций и видов зачастую оказывается недостаточно разовое исследование в течение одного полевого сезона. Для получения достоверных результатов об особенностях системы семенного размножения необходимы многократно повторяющиеся исследования в течение нескольких сезонов и в различных частях ареала вида.

В пользу необходимости этого говорит и следующее обстоятельство. Из исследованных нами видов *Asteraceae* апомиксис ранее отмечался ещё для *Antennaria dioica*, *Crepis tectorum* и *Cichorium intybus*, а в пределах родственных видов в литературе указан также для родов *Centaurea* и *Pyrethrum* [3, 5, 6]. Однако по результатам нашего ис-

следования слабую выраженность апомиксиса можно допустить только для популяции *C. intybus*, хотя проведённое цитозембриологическое изучение состояния мегagamетофита указывает на отсутствие выраженности гаметофитного апомиксиса у данного вида, по крайней мере, у растений исследованной нами популяции. Особенно примечательным выглядит выявленная в наших исследованиях абсолютная облигатность амфимиксиса у растений нескольких популяций *A. dioica*, по литературным данным в целом высокоапомиктичного вида [19–21]. Речь может идти о том, что либо исследованные нами популяции этого вида относятся к облигатно амфимиктичным, либо в годы наблюдения они вели себя как облигатно амфимиктичные. Но в любом случае эти результаты являются ещё одним доказательством того, что выраженность апомиктичного способа воспроизводства подвержена значительной изменчивости



и в пределах ареала вида на межпопуляционном уровне может колебаться в широких пределах, вплоть до отсутствия проявления апомиксиса в одних популяциях и высокого его уровня – в других.

Таким образом, проведённый выше анализ результатов диагностики способа семенной репродукции природных популяций видов *Asteraceae*, произрастающих на территории Саратовской области, показывает, что говорить о какой-либо полноте наших представлений о степени распространения апомиктических форм у цветковых в настоящее время нельзя. Из-за неполноты данных на настоящий момент число видов цветковых растений, способных к репродукции апомиктическим путём, сильно занижено. Для получения достоверных результатов о способе семенной репродукции и степени его проявления у растений тех или иных популяций и видов необходим многократно повторяющийся анализ в течение нескольких сезонов и в различных частях ареала вида.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 05-04-49001).

Библиографический список

1. Fryxell P.A. Mode of reproduction in higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol.23. P.135–233.
2. Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 508 с.
3. Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.
4. Hanna W.W., Bachaw E.C. Apomixis: its identification and use plant breeding // Crop. Sci. 1987. Vol.27, №6. P.1136–1139.
5. Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. №8. P.39–53.
6. Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol.61. P.51–94.
7. Сравнительная эмбриология цветковых. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1981–1990. Т.1–5.
8. Кашин А.С., Березуцкий М.А., Кочанова И.С. и др. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях некоторых видов *Asteraceae* в связи с действием антропогенных факторов // Бот. журн. 2007. Т.92, №9. С.1408–1427.
9. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1987. 439 с.
10. Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1989. 160 с.
11. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И. Новый подход к использованию антморфологического метода для диагностики апомиксиса у злаков // Бюл. бот. сада Саратов. ун-та. 2003. Вып.2. С.180–187.
12. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. 148 с.
13. Grant V. Plant speciation. N.Y., 1981. 563 p.
14. Ноглер Г.А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М.: Мир, 1990. Т.2. С.39–91.
15. Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1989. 154 с.
16. Asker S.E., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton, 1992. 298 p.
17. Herr J.M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol.58. P.785–790.
18. Куприянов П.Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков: А.с. 919636. СССР, МКИ⁵ A01G7/00.
19. Stebbins G.L. Cytology of *Antennaria*. II. Parthenogenetic species // Bot. Gaz. 1932. Vol.94. P.322–344.
20. Porsild A.E. The genus *Antennaria* in Eastern Arctic and Subarctic America // Bot. Tidsskr. 1965. Vol.61. P.22–55.
21. Cronquist A. A commentary in specific delimitation in *Antennaria* // Amer. Midland. Naturalist. 1968. Vol.79. P.513–514.