



Имаго эльмид, или речников, являются водными и околоводными обитателями, предпочитают ручьи и небольшие быстротекущие реки, питаются в основном детритом или перифитоном, плавают плохо, чаще крепятся к погруженному в воду субстрату, камням или деревьям, реже передвигаются по берегу вдоль уреза воды.

Обнаруженные виды можно разделить на следующие экологические группы [6]. Настоящие водные жуки (26,3%) – представлены политопными лимнофилами: *Laccobius minutus*, *L. gracilis*, *Ochthebius minimus*, *O. remotus* и реофильным видом *Macronychus quadrituberculatus*. Остальные могут быть отнесены к полуводным жесткокрылым – факультативные и прибрежные водные жуки (63,2%), среди последних выделяется комплекс псаммофильных видов, это: *Omophron limbatum*, *Stenus palposus*, *Philonthus rufimanus*, *Georissus costatus*, скважники *Dyschirius thoracicus*, *Bledius tibialis*, *B. verres*, *Augyles hispidulus* и *Heterocerus marginatus* (75% от группы полуводных жуков).

Два вида из сборов не имеют прямого отношения к водным объектам (10,5%), это эври-топные виды *Anotylus sculpturatus* и *Nehemitropia sordida*.

Относительно небольшое количество видов можно объяснить отсутствием погруженных макрофитов, а также довольно большими участками берега, лишенными растительности, к тому же песок как субстрат создает весьма специфическую среду для существования жесткокрылых, требующую определенных адаптивных свойств.

## Список литературы

1. Ермохин М. В., Долгина Л. В. Псаммофильный микрозообентос пограничной зоны вода – суша реки Медведица // Проблемы изучения краевых структур биоценозов : тез. докл. Всерос. семинара. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1997. С. 12–13.
2. Ермохин М. В., Павлова Т. В. Псаммофильный макрозообентос пограничной зоны вода – суша реки Медведицы // Вопросы биоценологии. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2000. С. 232–240.
3. Назимова А. А., Сажнев А. С. К фауне насекомых герпетобиянтов прибрежной зоны озера Лебяжье Саратовской области // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2010. Вып. 8. С. 54–56.
4. Назимова А. А., Сажнев А. С. Дополнение к фауне насекомых герпетобиянтов прибрежной зоны озер Лысогорского района Саратовской области // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2011. Вып. 9. С. 107–108.
5. Назимова А. А., Сажнев А. С. Эколого-фаунистическая характеристика жесткокрылых (Coleoptera) прибрежной зоны пойменных озер долины р. Медведица в Саратовской области // XIV съезд Русского энтомологического общества. СПб., 2012. С. 302.
6. Прокин А. А. Водные жесткокрылые (Coleoptera) малых рек европейской части России : разнообразие, биоценотическая и индикационная роль // Экосистемы малых рек : биоразнообразие, экология, охрана. Ярославль : Ярослав. печат. двор, 2008. С. 38–53.

УДК 581.331

## ДИАГНОСТИКА СПОСОБА СЕМЕННОЙ РЕПРОДУКЦИИ У КАМЧАТСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CALAMAGROSTIS* ADANS.

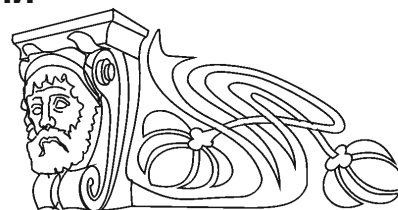
О. И. Юдакова

Саратовский государственный университет  
E-mail: yudakovaoi@info.sgu.ru

Проведена диагностика способа семенной репродукции четырех видов ветвистых – представителей флоры Камчатского полуострова (*Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *C. lapponica* Wahl., *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., *C. sesquiflora* Trin.). Растения *C. lapponica* и *C. neglecta* характеризуются высокой степенью дефектности пыльцы (61,2 и 24,8% соответственно) и значительным варьированием ее размеров в пределах пыльника (CV = 17,4 и 18,7%), что присуще апомиктичным формам. В ходе анализа женской генеративной сферы этих видов также были выявлены эмбрио-

логические особенности, характерные для апомиктов (формирование зародышевых мешков с дополнительными полярными ядрами или яйцеклетками, развитие в семязачатках нескольких мегагаметофитов, нетипичное для половых злаков соотношение темпов эмбриогенеза и эндоспермогенеза). У растений *C. langsdorffii* и *C. sesquiflora* эмбриологических признаков апомиксиса не обнаружено.

**Ключевые слова:** апомиксис, зародышевые мешки, пыльца, злаки, *Calamagrostis*.





**Diagnosics of Seed Reproduction Mode in Some Species *Calamagrostis* Adans. from Flora of Peninsula Kamchatska**

**O. I. Yudakova**

The mode of seed reproduction in four species *Calamagrostis* of peninsula Kamchatka (Russia) flora has been examined (*C. langsdorffii* (Link) Trin., *C. lapponica* Wahl., *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., *C. sesquiflora* Trin.). In *C. lapponica* and *C. neglecta* studied plants are characterized by highly degree of pollen sterility (61,2 and 24,8% respectively) and significant variation of pollen grains size (CV = 17,4 and 18,7%), which is typical for apomictic forms. The embryological particulars specific to apomictic plants were found in the analysis of female generative sphere too. There are the developments of the multiple megagametophytes in some ovules, the formations of embryo sac with additional polar nuclei or eggs, atypical for sexual cereals ratio of embryogenesis and endospermogenesis. The embryological signs of apomixis in *C. langsdorffii* and *C. sesquiflora* are not found.

**Key words:** apomixis, embryo sacs, pollen, cereals, *Calamagrostis*.

Триба *Poaeae* семейства злаков включает много родов, состоящих из политипических видов, характеризующихся внутривидовой гибридизацией и полиплоидией [1]. К их числу относится и род *Calamagrostis* Adans., большинство видов которого высоко полиморфны и отличаются сильным варьированием числа хромосом в популяциях [2–8]. Именно внутри таких родов сосредоточено основное количество апомиктических форм [9, 10]. Среди вейников апомиксис зарегистрирован у 12 видов: *C. canadensis* (Michx.) P. Beauv., *C. chalybaea* (Laest.) Fr., *C. crassiglumis* Thurb., *C. hakonensis* Fr. et Sav., *C. inexpansa* A. Gray, *C. langsdorffii* (Link) Trin., *C. lapponica* Wahl., *C. nutkaensis* (J. Presl) Steudel, *C. purpurascens* R. Br., *C. purpurea* (Trin.) Trin., *C. sticta* (Timm) Koeler, *C. sachalinensis* F. Schmidt [2, 11–15].

У большинства исследованных американских и японских вейников пыльца полностью отсутствует, а у некоторых европейских видов материнские клетки микроспор сливаются, образуя крупный плазмодий, заполняющий гнездо пыльника. Зародышевые мешки, как правило, развиваются из нередуцированных материнских клеток мегаспор (апоспория\*) [16, 17]. У *C. purpurea* в отдельных клонах способ развития зародышевых мешков в семязачатках (от эуспории к апоспории) меняется по годам, а у *C. nutkaensis* тенденция к апомиксису обнаруживается только при неблаго-

приятных условиях [2, 11]. Развитие эндосперма, как и зародыша, у изученных апомиктических форм происходит без оплодотворения.

Целью данной работы явилась диагностика способа семенной репродукции растений четырех видов вейников – представителей флоры Камчатского полуострова.

**Материал и методы**

Материалом исследования послужили растения популяций злаков, произрастающих на территории Камчатского полуострова: *C. langsdorffii* (Link) Trin., *C. lapponica* Wahl., *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., *C. sesquiflora* Trin. В местах естественного произрастания в период открытого цветения фиксировали 10–15 растений каждого вида. В качестве фиксатора использовали смесь Чемберлена. Из соцветий приготавливали не менее двух глицерин-желатиновых препаратов пыльцы [18] и не менее 20 препаратов просветлённых семязачатков [18, 19]. Анализировали структуру микро- и мегагаметофитов, определяли размер пыльцевых зерен и степень дефектности пыльцы (СДП) растений как отношение количества дефектной пыльцы к общему количеству исследованных пыльцевых зерен, выраженное в процентах [20]. Апомиктический способ репродукции констатировали при наличии у изученных растений эмбриологических признаков апомиксиса, касающихся качества пыльцы, особенностей развития мужского и женского гаметофитов, зародыша и эндосперма [21–23].

**Результаты и их обсуждение**

Зрелые микрогаметофиты исследованных видов вейников имели типичное для злаков строение. Помимо трехклеточной пыльцы с выполненной цитоплазмой встречались пыльцевые зерна с разной степенью плазмолиза и пустые (рис. 1, а). Их присутствие в пыльниках в разной степени снижало качество пыльцы растений (табл. 1, рис. 2). Как известно, апомиктические формы характеризуются высокой СДП, варьированием размеров микрогаметофитов и асинхронностью их развития в пределах пыльника [21, 23, 24]. В трех из изученных популяций вейников (*C. lapponica*, *C. neglecta* и *C. sesquiflora*) показатели СДП значительно превышали пограничную величину (11,7%), разделяющую по признаку «качество пыльцы» половые и апомиктические виды [20] (см. табл. 1). Однако только у *C. lapponica* и *C. neglecta* наблюдалось существенное варьирование размеров зрелой пыльцы (см. табл. 1, рис. 1, в, г). У этих же видов процессы микрогаметофитогенеза в пыльниках протекали асинхронно, о чем свидетельствует

\* Типы апомиксиса представлены в соответствии с классификацией Н. А. Шишкинской, согласно которой диплоспория – развитие зародышевого мешка из нередуцированной мегаспоры; апоспория – из материнской клетки мегаспор, апоархеспория – из соматической клетки семязачатка [16, 17].

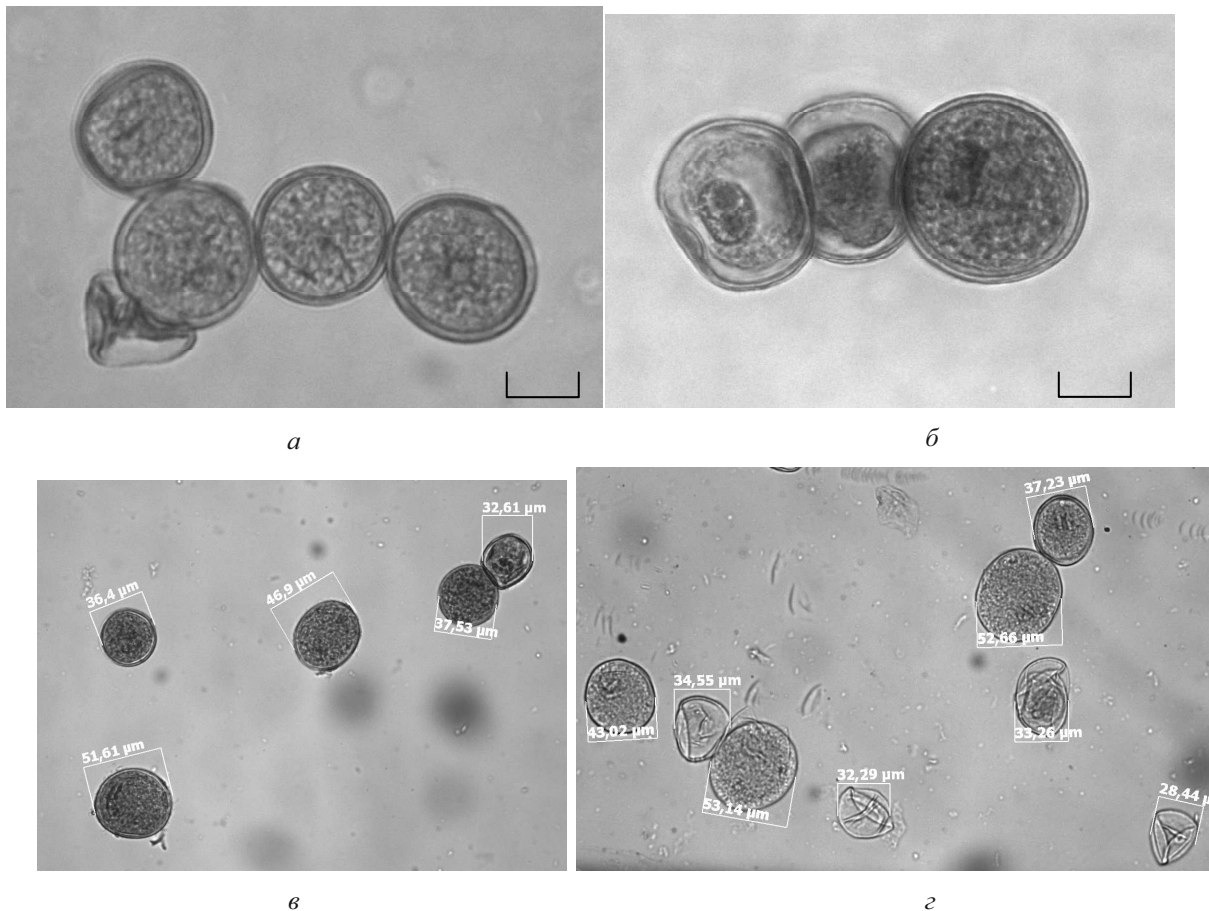


Рис. 1. Пыльцевые зерна растений камчатских популяций вейников: а – выполненные (*вып*) и пустое (*пуст*) пыльцевые зерна (*C. langsdorfii*); б – микрогаметофиты на разных стадиях развития, выделенные из одного пыльника (*C. lapponica*); в, г – варьирование размеров пыльцевых зерен (*C. lapponica*, *C. neglecta*). Масштаб – 0,02 мм

Таблица 1

Качество пыльцы и размеры пыльцевых зерен растений камчатских популяций вейников

Вид	Средняя СДП растений, %	Размер пыльцевых зерен, мкм			Коэффициент вариации размера пыльцевых зерен, %
		средний	минимальный	максимальный	
<i>C. langsdorfii</i>	11,9	21,0±1,8	14,6	26,1	8,5
<i>C. lapponica</i>	61,2	41,4±7,2	19,5	63,8	17,4
<i>C. neglecta</i>	24,8	35,9±6,7	7,4	53,1	18,7
<i>C. sesquiflora</i>	26,6	39,6±3,3	20,8	52,2	8,4

одновременное присутствие в них одноклеточных, двухклеточных и трехклеточных пыльцевых зерен (рис. 1 б).

Зрелые женские гаметофиты исследованных видов содержали трехклеточный яйцевой аппарат, двухъядерную центральную клетку и антиподальный комплекс, состоящий из 3–6 крупных одноядерных и многоядрышковых клеток. У *C. langsdorfii* и *C. sesquiflora* все проанализированные мегагаметофиты имели типичное для злаков строение. Эмбриологических признаков, указывающих на апомиксис, не обнаружено (табл. 2).

В семязачатках растений *C. lapponica* наряду с мегагаметофитами нормального строения встречались зародышевые мешки с двумя яйцеклетками или тремя полярными ядрами (см. табл. 2, рис. 3, а, б). Отличительной особенностью постгамных процессов этого вида явилось нетипичное соотношение темпов эмбриогенеза и эндоспермогенеза в части семязачатков (14,0%). Если обычно у половых злаков зиготе соответствует 8–16-ядерный эндосперм, глобулярному проэмбрио – стадия заложения клеточных перегородок в эндосперме [23, 24], то у *C. lapponica*

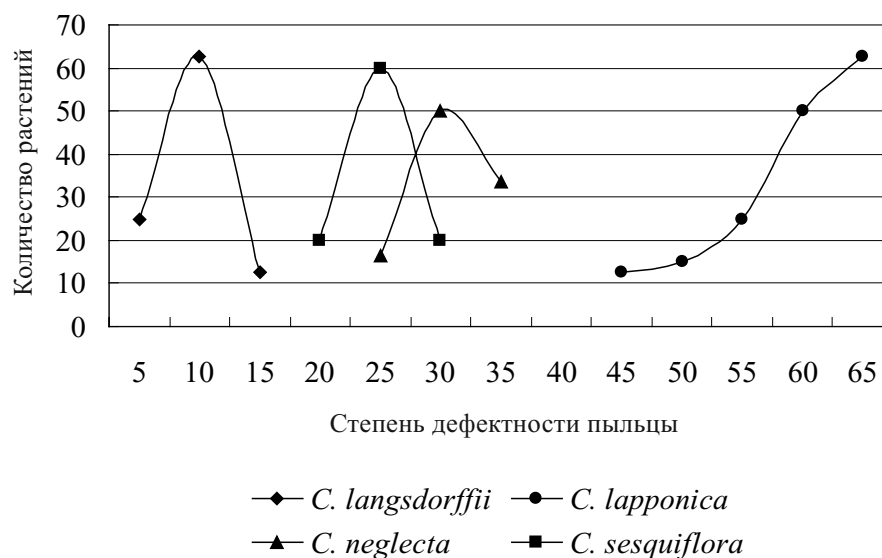


Рис. 2. Варьирование степени дефектности пыльцы растений камчатских популяций вейников, %

Таблица 2

Структура женских гаметофитов растений камчатских популяций вейников

Вид	Количество семязачатков		Количество зародышевых мешков				
	всего	с несколькими ЗМ, %	всего	нормального строения, %	с двумя яйцеклетками, %	с тремя полярными ядрами, %	с нетипичным соотношением темпов эмбрио- и эндоспермогенеза, %
<i>C. langsdorffii</i>	66	0,0	66	100,0	0,0	0,0	0,0
<i>C. lapponica</i>	64	0,0	64	76,7	7,8	1,5	14,0
<i>C. neglecta</i>	63	7,3	68	89,8	7,3	2,9	0,0
<i>C. sesquiflora</i>	65	0,0	65	100,0	0,0	0,0	0,0

встречались зародышевые мешки с зиготой и 36 ядрами эндосперма, а клеточный эндосперм формировался на стадии 5–6-клеточного проэмбрио. Такие соотношения стадий эмбрио- и эндоспермогенеза встречаются у автономных апомиктичных форм, у которых и зародыш, и эндосперм развиваются без оплодотворения [24].

У *C. neglecta*, так же как и у *C. lapponica*, зарегистрированы зародышевые мешки с дополнительными яйцеклетками и полярными ядрами (см. табл. 2), что нетипично для половых злаков. Кроме того, в 7,3% семязачатков формировалось несколько (2–3) мегагаметофитов (см. рис. 3, в, г). Развитие множественных зародышевых мешков в одном семязачатке у злаков является признаком, который косвенно указывает на апоархеспорию – образование нередуцированных женских гаметофитов из соматических клеток нуцеллуса [24].

Низкое качество пыльцы, гаметофитные аномалии (дополнительные полярные ядра, яйце-

клетки и зародышевые мешки), нетипичное для половых злаков соотношение темпов эмбриогенеза и эндоспермогенеза свидетельствуют о возможности апомиктичного способа репродукции у растений двух видов вейников – *C. lapponica* и *C. neglecta*. Следует отметить, что для вида *C. neglecta* эмбриологические признаки апомиксиса отмечены впервые.

Ранее апомиксис был зарегистрирован у высокополиплоидных растений западноевропейских и японских популяций *C. langsdorffii* [11, 13], тогда как тетраплоидные формы *C. neglecta*, напротив, были описаны как амфимиктичные [11]. Полученные нами данные свидетельствуют о наличии противоположных способов семенной репродукции у камчатских популяций этих видов: амфимиксиса у *C. langsdorffii* и апомиксиса у *C. neglecta*. Возможно, это обусловлено иным уровнем ploidy изученных популяций по сравнению с западноевропейскими и японскими.

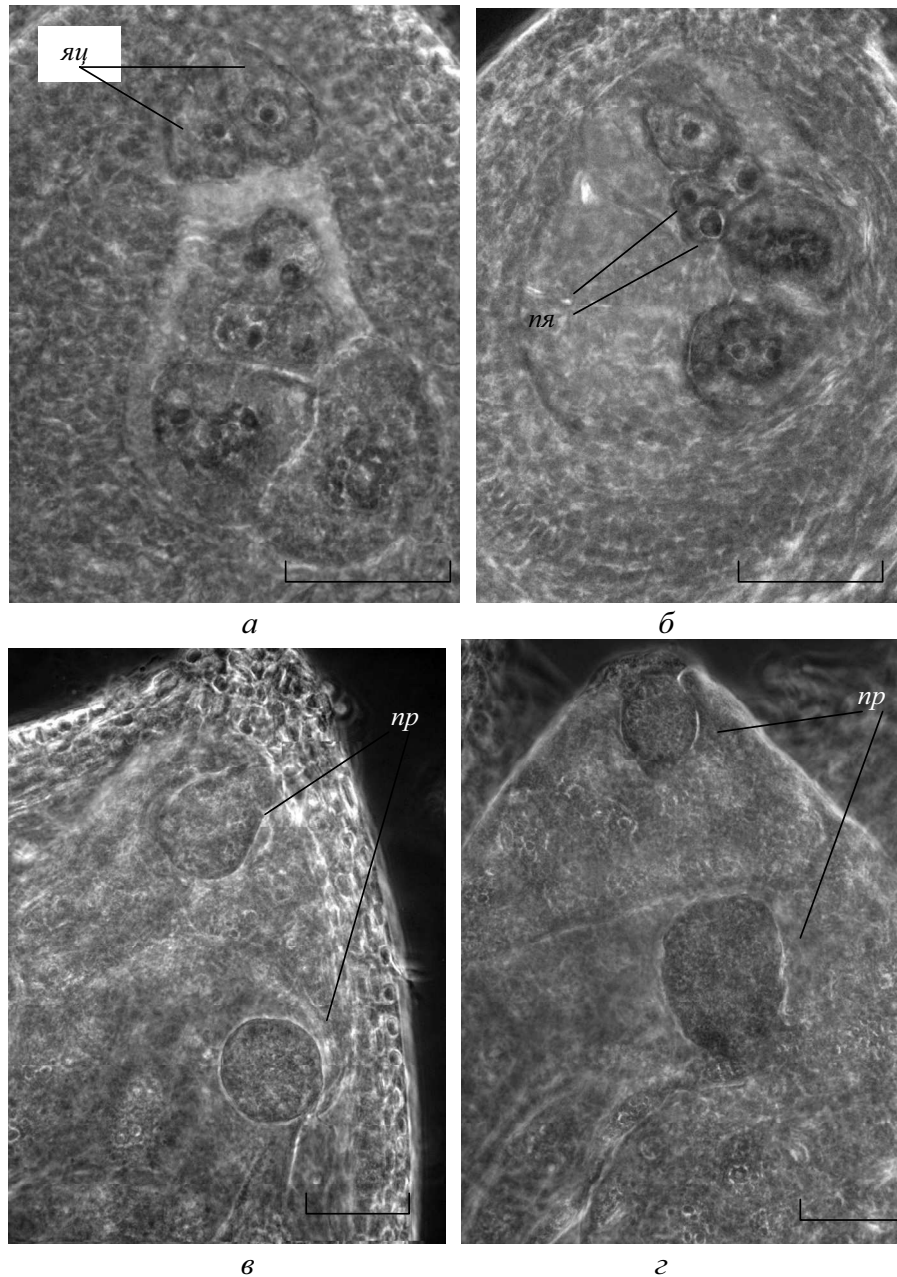


Рис. 3. Просветленные семязачки: *а* – зародышевый мешок с двумя яйцеклетками (*C. lapponica*); *б* – зародышевый мешок с тремя полярными ядрами (*C. lapponica*); *в, г* – семязачаток с двумя зародышевыми мешками, в каждом из которых присутствует проэмбрио (*пр*) и ядерный эндосперм (*C. neglecta*). Масштаб – 0,05 мм

Как известно [25–29], полиплоидия тесно связана с апомиксисом, и у одного и того же вида нередко растения с низким уровнем пloidности являются половыми, а высокополиплоидные – апомиктичными. В японских популяциях *C. langsdorffii* тетраплоидные растения повсеместно размножались половым путем, тогда как октоплоиды с острова Хоккайдо были половыми, а произрастающие на острове Хонсю могли размножаться апомиктично [13]. В обзорной работе Н. С. Про-

батовой [8], посвященной кариологическому анализу злаков флоры Дальнего Востока, отмечается, что растения камчатских популяций *C. neglecta* имеют высокие числа хромосом ( $2n = 70 - 100$ ), а популяции *C. langsdorffii*, напротив, представлены диплоидными растениями ( $2n = 28$ ), реже тетраплоидными. Косвенным указанием на низкую пloidность изученных нами экземпляров *C. langsdorffii* может служить тот факт, что их пыльцевые зерна характеризо-



вались наименьшим диаметром по сравнению с микрогаметофитами других видов (см. табл. 1), поскольку у вейников размер пыльца, как правило, коррелирует с пloidностью [3–6]. Наличие у *C. neglecta* и *C. langsdorffii* популяций с альтернативными способами семенной репродукции (апомиктичных и амфимиктичных) позволяет использовать их в качестве модельных объектов для изучения генетической детерминации апомиксиса.

### Список литературы

1. Цвелев Н. Н. Система злаков (Poaceae) и их эволюция // Комаровские чтения. Л. : Наука, 1987. Вып. 37. 75 с.
2. Nygren A. Apomictic and sexual reproduction in *Calamagrostis purpurea* // Hereditas. 1949. Vol. 35. P. 27–32.
3. Tateoka T. A cytotaxonomic study of the *Calamagrostis purpurea-langsdorffii-canadensis* complex in the lowlands of Hokkaido // The botanical magazine – Shokubutsu-gaku-zasshi. 1974. Vol. 87, № 3. P. 237–251.
4. Tateoka T. Chromosome numbers of the genus *Calamagrostis* in Japan // The botanical magazine – Shokubutsu-gaku-zasshi. 1976. Vol. 89, № 2. P. 99–114.
5. Tateoka T. Natural hybridization in Japanese *Calamagrostis* // The botanical magazine – Shokubutsu-gaku-zasshi. 1978. Vol. 91, № 3. P. 141–171.
6. Tateoka T. *Calamagrostis hakonensis* (Poaceae) : Distribution and differentiation of cytotypes // The botanical magazine – Shokubutsu-gaku-zasshi. 1984. Vol. 97, № 2. P. 247–270.
7. Saitou K., Fukuda T., Yokoyama J., Maki M. Morphological and molecular (RAPD) analyses confirm the hybrid origin of the diploid grass *Calamagrostis longiseta* var. *longe-aristata* (Gramineae) // Folia Geobotanica. 2007. Vol. 42, № 1. P. 63–76.
8. Пробатова Н. С. Хромосомные числа в семействе Poaceae и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. СПб., 2007. Вып. LV. С. 9–103.
9. Хохлов С. С. Апомиксис : классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. М. : Наука, 1967. С. 43–105.
10. Хохлов С. С., Малышева Н. А. Распространение и формы апомиксиса у злаков // Апомиксис и селекция. М. : Наука, 1970. С. 21–55.
11. Nygren A. Apomixis in Angiosperms // Bot. Rev. 1954. Vol. 20, № 10. P. 557–649.
12. Tateoka T. Notes on *Calamagrostis hakonensis* (Gramineae) // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. 1968. Vol. 11, № 3. P. 293–298.
13. Tateoka T., Hiraoka A., Tateoka T. N. Natural hybridization in Japanese *Calamagrostis*. II. *Calamagrostis langsdorffii* X *C. sachalinensis* an example of agamic complex // Bot. Mag. Tokyo. 1977. Vol. 90. P. 193–209.
14. Carman J. G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39–53.
15. Шишкинская Н. А., Юдакова О. И. Репродуктивная эмбриология дикорастущих злаков // Изв. Саратов. ун-та. Сер. Биол. 2001. Вып. Спец. С. 166–176.
16. 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.
17. Shishkinskaya N. A., Yudakova O. I. Classification of apomixis // Embryology of flowering plant: Terminology and concepts. Reproductive Systems / ed. T. V. Batygina. USA : Science Publishers, 2009. P. 168–180.
18. Юдакова О. И., Гуторова О. В., Беляченко Ю. А. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2012. 44 с.
19. 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.
20. Куприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1989. 160 с.
21. Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.
22. Шишкинская Н. А., Юдакова О. И., Тырнов В. С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2004. 145 с.
23. Юдакова О. И., Шишкинская Н. А. Особенности эмбриологии апомиктичных злаков. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2008. 105 с.
24. 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.
25. Stebbins G. Z. Apomixis in the Angiosperms // Bot. Rev. 1941. Vol. 7. P. 507–552.
26. Хохлов С. С. Полиплоидия и апомиксис у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М., 1965. С. 62–69.
27. Wet J. M. J. de. Polyploidy and evolution in plants // Taxon. 1971. № 20. P. 29–35.
28. Ноглер Г. А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений : использование в генетике, селекции и биотехнологии : в 2 т. М. : Агропромиздат, 1990. Т. 2. С. 39–82.
29. Asker S. E., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton, USA : CRC Perss, 1992. 298 p.