



УДК 581.163 + 582.5

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ASTERACEAE ВО ФЛОРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

И. С. Кочанова, Н. М. Лисицкая, А. С. Кашин, И. М. Кириллова

Саратовский государственный университет  
E-mail: kashinas@sgu.ru

В ходе исследования семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения и цитогенетических исследований в 250 естественных популяциях 166 видов 62 родов семейства Asteraceae Европейской части России гаметофитный апомиксис обнаружен в популяциях 37 видов 20 родов. При этом гаметофитный апомиксис обнаружен впервые у 26 видов 10 родов.

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

### The Distribution of Gametophytic Apomixis Among the Asteraceae Species from European Part of Russia

I. S. Kochanova, N. M. Lisitzkaya,  
A. S. Kashin, I. M. Kirillova

In a course of investigation of seed productivity under the pollenless regime of flowering and cytogenetic investigation in 250 natural populations of 166 species of 62 the Asteraceae genera from European part of Russia gametophytic apomixis has been discovered in populations of 37 species from 20 genera. For the first time this mode of reproduction has been revealed in 26 species from 10 genera.

**Key words:** apomixis, amfimixis, cytoembryology, seed productivity of population, regime of flowering, Asteraceae.

За последние полвека предпринималось несколько попыток оценки степени распространения апомиктического размножения в природе (табл. 1).

Таблица 1

#### Степень распространения апомиксиса у покрытосеменных растений по данным различных авторов

Авторы сводок	Число апомиктических		
	семейств	родов	видов
Гухелл Р. А., 1957 [4]	39	105	282
Поддубная-Арнольди В. А., 1976 [5]	43	Более 100	?
Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г., 1978*[6]	97	381	1112
Hanna W. W., Wachaw E. C., 1987 [7]	Более 35	?	Более 300
Carman J., 1995, 1997 [8, 9]	35	126	406

Примечание. \*список С. С. Хохлова с соавт. по числу апомиктических видов, родов и семейств так сильно отличается от прочих, потому что в него включены виды, у которых апомиксис встречается как в регулярной, так и нерегулярной формах.

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 широту распространения апомиксиса в природе.

Диагностика способа семенного размножения проводилась в основном с использованием цитоэмбриологического изучения мегагаметофитогенеза и состояния мегагаметофита. Однако эмбриологические данные к настоящему времени получены примерно для 2800 родов 410 семейств покрытосеменных [1, 2]. Очевидно, что для многих из них эти сведения чрезвычайно фрагментарны. Общее же число известных родов у покрытосеменных насчитывает около 13 000, семейств – 533 [3], 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 Тахтаджяну [3])	Доля эмбриологически изученных шт. (по [1]) %	
Семейство	533	410	76.9
Род	13 000	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 в Саратовском госуниверситете (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 [6, 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].

Ускоренные методы цитозембриологического анализа структуры мегагаметофита значительно расширяют возможности эмбриологического метода выявления апомиктических форм, выводя их на популяционный уровень исследования [10–12], но даже их использование 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 малоэффективной 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 известных апомиктических родов и видов. Число апомиктических родов в семействе Asteraceae, по С. С. Хохлову с соавт. [6], – 40, по J. Carman [8, 9] и S. E. Asker и L. Jerling [16] – 28, по R. D. Noyes [17] – 68; число апомиктических видов в семействе Asteraceae по С. С. Хохлову с соавт. [6] – не менее 178, по J. Carman [8], S. E. Asker и L. Jerling [16] и R. D. Noyes [17] – 121 (табл. 3).

Таблица 3

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

Авторы сводок	Количество апомиктических таксонов, абс. число	
	родов	видов
Хохлов и др., 1978 [6]	40	Не менее 178
Carman, 1995, 1997 [8, 9]	28	121
Noyes, 2007 [17]	68	121

**Материал и методика**

Семенную продуктивность при различных режимах цветения определяли по материалам, собранным в 2003–2010 гг. в 230 естественных популяциях 148 видов 53 родов из двух подсемейств (Asteroidea и Cichorioidea) семейства Asteraceae, произрастающих в различных районах Саратовской, Волгоградской, Ростовской, Пензенской, Самарской, Ульяновской, Кировской областей, республик Чувашия и Марий-Эл и Краснодарского края (табл. 4).

Таблица 4

**Результаты исследований способа семенного размножения у представителей семейства Asteraceae**

Способ выявления	Виды			Роды		
	Всего, шт.	Из них апомиктических		Всего, шт.	Из них апомиктических	
		шт.	%		шт.	%
По семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения	149	32	21.5	53	16	30.2
По цитозембриологическим исследованиям	18	5	27.8	9	4	44.4

У представителей семейства апомиксис диагностировали на основе сравнительных данных о 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.

У 35 видов из 31 рода, у которых обнаруживались признаки апомиксиса по семенной продуктивности или у которых было невозможно провести исследования семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения, было проведено цитозембриологическое изучение мегагаметофита (табл. 5).

Таблица 5

**Доля апомиктических родов и видов среди исследованных представителей семейства Asteraceae флоры европейской части России**

Таксон	Всего исследовано, шт.	Из них апомиктических	
		шт.	%
Виды	167	37	22.16
Роды	62	21	33.87



Мегагаметофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием метода просветления семязачатков [18], модифицированного нами.

### Результаты и их обсуждение

Как следует из табл. 4, семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 32 видов 16 родов.

В подсемействе *Asteroidea* семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 11 видов 8 родов. При этом в четырех родах (*Galatella*, *Inula*, *Jurinea* и *Xeranthemum*) и у девяти видов (*Artemisia salsoloides*, *Aster bessarabicus*, *Bidens frondosa*, *Carthamus lanatus*, *Galatella linosyris*, *Inula britanica*, *I. conyza*, *Jurinea cyanooides*, *Xeranthemum annuum*) признаки апомиксиса выявлены впервые. Эти результаты интересны тем, что в пределах данного подсемейства апомиксис ранее отмечался крайне редко.

В пределах подсемейства *Cichorioidea* гаметофитный апомиксис обнаружен в популяциях 21 вида 8 родов. При этом гаметофитный апомиксис отмечен впервые в двух родах (*Lactuca*, *Tragopogon*) и у 12 видов (*Chondrilla canescens*, *C. latifolia*, *Hieracium largum*, *H. virosum*, *Lactuca serriola*, *Leontodon caucasicus*, *Pilosella echioides*, *P. proceriformis*, *Scorsonera ensifolia*, *Taraxacum stevensii*, *Tragopogon dubius* *Carthamus lanatus*).

Для подтверждения данных по семенной продуктивности нами у растений тех же популяций было проведено цитозембриологическое изучение структуры мегагаметофита и прилегающих областей семязачатка некоторых видов семейства *Asteraceae*. Было проанализировано более чем по 100 зародышевых мешков по каждому исследованному виду. У растений, семенная продуктивность которых указала на возможность гаметофитного апомиксиса, были также обнаружены и цитозембриологические признаки апомиксиса, к числу которых относятся преждевременная эмбриония и присутствие в семязачатке рядом с тетрадой мегаспор или эуспорических зародышевыми мешками разных стадий формирования клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам.

В популяциях 18 видов 9 родов было проведено только цитозембриологическое исследование способности к апомиксису. Признаки гаметофитного апомиксиса были выявлены у 5 видов 4 родов. При этом у видов *Pilosella brachiatum*, *P. dubia*, *Hieracium auratum*, *Cicerbita cacaliefolia* *Artemisia salsoloides* цитозембриологические признаки апомиксиса выявлены впервые (табл. 4).

Среди исследованных представителей семейства *Asteraceae* флоры европейской части России доля апомиктичных родов составила 1/3, а доля апомиктичных видов – более 1/5 (табл. 5).

Особенно примечательным выглядит выявленная в наших исследованиях абсолютная облигатность амфимиксиса у растений нескольких саратовских популяций *Antennaria dioica* – по литературным данным в целом высоко апомиктичного вида [19–23]. В то же время в популяциях *A. dioica*, произрастающих в Пензенской области на расстоянии около 100 км и 200 км на север от популяций Саратовской области, частота апомиксиса была на уровне до  $17.1 \pm 0.5\%$  и  $26.0 \pm 2,3\%$  соответственно.

При цитозембриологическом изучении *A. dioica* из популяций Саратовской области признаков апомиксиса обнаружено не было. В популяциях, произрастающих в Пензенской, Ульяновской, Кировской областях, были выявлены цитозембриологические признаки гаметофитного апомиксиса.

Известно, что в роде *Antennaria* широко распространён автономный гаметофитный апомиксис в регулярной форме (апоспория + нередуцированный партеногенез). Он описан примерно у 20 видов рода [6, 8, 17, 22, 24], в том числе и у *A. dioica*. Однако, как следует из полученных нами результатов, на территории Саратовской области растения вида размножаются только амфимитично и/или вегетативно.

Таким образом, растения *A. dioica* в популяциях Саратовской области, т. е. на юго-восточной границе ареала вида, воспроизводятся семенным путём исключительно через амфимиксис, в то время как севернее, т. е. ближе к центральной части ареала, – через факультативный апомиксис.

Результаты проведённого исследования показали, что большинство популяций видов семейства *Asteraceae* является облигатно амфимиктичным.

Из исследованных нами видов *Asteraceae* апомиксис ранее отмечался ещё для *Crepis tectorum* и *Cichorium intybus*, а в пределах родственных видов в литературе указан также для родов *Centaurea*, *Pyrethrum*, *Erigeron*, *Eupatorium*, *Cirsium*, *Picris*, *Petasites*, *Achillea*, *Grindelia*, *Solidago* и *Leucanthemum* [6, 8, 9, 17]. Однако по результатам нашего исследования слабую выраженность апомиксиса можно допустить только для популяции *Cichorium intybus*, хотя проведённое цитозембриологическое изучение состояния мегагаметофита указывает на отсутствие выраженности гаметофитного апомиксиса у данного вида, по крайней мере, у растений исследованной нами популяции. 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 апомиктического 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.

Благодарим сотрудников ФГУ «Кавказский государственный заповедник» и лично директора С. Г. Шевелёва и заместителя директора по научной работе Н. Б. Ескина за содействие в проведении научно-исследовательской работы на территории заповедника.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-00-00319).*

#### Список литературы

1. Сравнительная эмбриология цветковых: в 5 т. Т. 1–5. Л., 1981–1990.
2. 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 // Ботан. журн. 2007. Т. 92, № 9. С. 1408–1427.
3. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
4. Fryxell P. A. Mode of reproduction in higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. P. 135–233.
5. Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 508 с.
6. Хохлов С. С., Зайцева М. И., Курьянов П. Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.
7. Hanna W. W., Bachaw E. C. Apomixis: its identification and use plant breeding // Crop. Sci. 1987. Vol. 27, № 6. P. 1136–1139.
8. Carman J. G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39–53.
9. Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61, P. 51–94.
10. Курьянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.
11. Кашин А. С., Кочанова И. М., Добрыничева Н. В. и др. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях некоторых видов Asteraceae Саратовской области в связи с действием антропогенных факторов // Ботан. журн. 2007. Т. 92, № 9. С. 1408–1427.
12. Кашин А. С., Юдакова О. И., Кочанова И. С. и др. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах Asteraceae и Roaceae (на примере видов флоры Саратовской области) // Ботан. журн. 2009. Т. 94, № 5. С. 744–756.
13. Grant V. Plant speciation. N. Y., 1981. 563 p.
14. Ноглер Г. А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии : в 2 т. М., 1990. Т. 2. С. 39–91.
15. Рубцова З. М. Эволюционное значение апомиксиса. Л., 1989. 154 с.
16. Asker S. E., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton, 1992. 298 p.
17. Noyes R. D. Apomixis in the Asteraceae: Diamonds in the Rough // Functional plant science and biotechnology. 2007. Vol. 1(2). P. 207–222.
18. 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.
19. Stebbins G. L. Cytology of *Antennaria*. II. Parthenogenetic species // Botanical Gazette. 1932. Vol. 94. P. 322–344.
20. Bergman B. Zur Kenntnis der Zytologie der scandinavischen *Antennaria* Arten // Hereditas. 1935. Vol. 20. P. 214–226.
21. Porsild A. E. The genus *Antennaria* in Eastern Arctic and Subarctic America // Bot. Tidsskr. 1965. Vol. 61. P. 22–55.
22. Bayer R. J., Stebbins G. L. Distribution of sexual and apomictic populations of *Antennaria parlinii* // Evolution. 1983. Vol. 37. P. 305–319.
23. Cronquist A. A commentary on specific delimitation in *Antennaria* // Amer. Midland. Naturalist. 1968. Vol. 79. P. 513–514.
24. Bierzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 1255–1264.