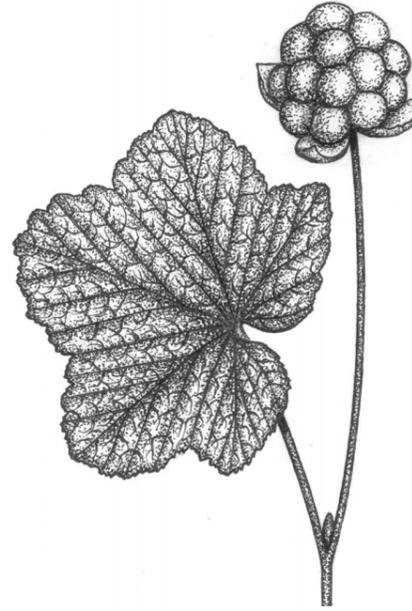




РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

XII съезд



**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)

ЧАСТЬ 1

Петрозаводск
2008

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



XII СЪЕЗД
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

**МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)**

Часть 1

**СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА
ЭМБРИОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ**

ПЕТРОЗАВОДСК
2008

УДК 58

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 1: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 320 с.

ISBN 978-5-9274-0329-5

В 6 книгах представлены материалы Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», проведенной в рамках XII съезда Русского ботанического общества. Их содержание отражает состояние современной ботанической науки в России. Распределение материалов по 17 секциям проведено программным комитетом с учетом мнения авторов. Материалы каждой секции являются фактически самостоятельными сборниками статей, и все они в свою очередь сгруппированы в 6 частей. Часть 1 – «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология». Часть 2 – «Альгология», «Микология», «Лихенология», «Бриология». Часть 3 – «Молекулярная систематика и биосистематика», «Флора и систематика высших растений», «Палеоботаника», «Культурные и сорные растения», «Ботаническое ресурсосведение и фармакогнозия», «Охрана растительного мира». Часть 4 – «Сравнительная флористика», «Урбанофлора». Часть 5 – «Геоботаника». Часть 6 – «Экологическая физиология и биохимия растений», «Интродукция растений».

Редакционная коллегия:

Батыгина Т.Б., Жинкина Н.А., Иванова А.Н., Мирославов Е.А., Муравник Л.Е., Паутов А.А., Сысоева М.И., Торшилова А.А., Шамров И.И., Яковлева О.В.

Съезд и Конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Карельского научного центра РАН

ISBN 978-5-9274-0329-5

© Карельский научный центр РАН, 2008

© Коллектив авторов, 2008

С Е К Ц И Я

**ЭМБРИОЛОГИЯ
И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ**



РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *VACCINIUM ULIGINOSUM* (ERICACEAE)

Анисимова Г.М.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН

Голубика топяная (*Vaccinium uliginosum*) – ценное ресурсное (лекарственное и пищевое) растение сем. *Ericaceae*. Биология развития этого вида изучена недостаточно. В литературе имеются данные по некоторым аспектам репродуктивной биологии растений *V. uliginosum*, произрастающих в Бельгии (Jacquemart, 1996; Jacquemart, Thompson, 1996; Albert et al., 2005), Московской (Баландина, 1983), Мурманской (Синская, Щенкова, 1928; Комалетдинова и др., 2002; Комалетдинова, 2004; Лянгузова, Мазная, 1996; Лянгузова и др., 1999), Ленинградской областях, Карелии (Синская, Щенкова, 1928; Куприянова, Алешина, 1978; Лянгузова и др., 1999), на Сахалине (Ишин и др., 1979), Украинском Полесье (Кондратюк, Шабарова 1968). Имеются сведения о строении зрелых пыльцевых зерен (Куприянова, Алешина, 1978), зрелых семян (Никитин, Панкова, 1982; Комалетдинова и др., 2002; Комалетдинова, 2004; Anisimova, 2005). Однако эмбриология этого вида подробно не изучена.

Наблюдения и сбор материала (бутоны, цветки, завязи, плоды) проводились в Ленинградской обл. (Кировский, Лужский районы) в период с 2004–2007 гг. Материал обрабатывали по общепринятой методике (Паушева, 1974). Статистическая обработка полученных данных проводилась с использованием программы «Microsoft Office Excel 2003».

В июне-июле в пазухе 2–3 верхних листьев годичного побега закладываются генеративные почки. В каждой почке формируется 1–4, чаще 1–2 бутона. В третьей декаде апреля – первой декаде мая следующего вегетационного периода происходит дальнейшее развитие бутонов. Цветение начинается в третьей декаде мая и заканчивается в конце июня.

Цветки у *V. uliginosum* различаются по строению. Это проявляется, прежде всего, в вариабельности числа членов всех органов цветка. Чашечка почти полностью срастается с завязью. Зубцы чашечки (4–6, реже 3 или 7) одинаковые (чашечка 4–5 зубчатая) либо различаются размерами и формой (чашечка 3-, 6-, 7- зубчатая). Венчик колокольчатый, беловато-зеленый или бледно-розовый, сростнолепестный, кроме апикальной части, и состоит из 4–5 лепестков.

В цветке развивается от 7 до 11 тычинок, но чаще их 8. Тычиночная нить имеет слабовыраженный S-образный изгиб и на поперечном срезе овально-продолговатая. Связник как ее продолжение соединяет теки лишь в средней части пыльника. В апикальной части пыльников тычинок формируются два трубчатых отростка, каждый из которых к моменту созревания пыльцы вскрывается апикальной воронковидной порой. Отростки одинаковые по длине либо один немного короче. Как и у многих видов сем. *Ericaceae* (Hermann, Palser, 2000), на каждой теке пыльника выше связника в направлении трубчатых отростков развивается иглоподобный придаток. Придатки располагаются под углом и направлены наружу к стенке венчик, способствуя высыпанию пыльцы при проникновении насекомых в цветок.

Сформированная стенка пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, 1–2 средних слоев и тапетума. Тапетум секреторного типа, нерегулярно двуслойный, его клетки 1–2 ядерные. Зрелые пыльцевые зерна 2 клеточные, 3-бороздные, сохраняются в тетрадах, иногда встречаются одиночные пыльцевые зерна.

Гинецей в области столбика и верхней части завязи – паракарпный, тогда как в середине и основании завязи – синкарпный. Завязь нижняя, 1-гнездная вверху и 4-гнездная, реже 3–5-гнездная в средней и нижней частях. Многочисленные семязачатки развиваются на головчатовидных плацентах разной морфологической природы: париетальных – в верхней части и центрально-угловых – в направлении основания завязи. Сформированные семязачатки гемикампилотропные, унитегмальные. Интегумент в средней части сформированного семязачатка 5–6-слойный. Зародышевый мешок формируется из халазальной мегаспоры линейной тетрады по Polygonum-типу. Микропилярная часть зародышевого мешка расширена. Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух синергид грушевидной формы. Нитчатый аппарат в синергидах не выявляется. Центральная клетка в средней части окружена интегументальным тапетумом. В халазальной части зародышевый мешок постепенно сужается. 3 антиподы располагаются линейно, реже Т-образно. Эндосперм развивается по целлюлярному типу и имеет терминальные гаустории. Микропилярный гаусторий 4-клеточный, а халазальный 2-клеточный. Клетки обоих гаусториев многоядерные, имеют 2–4 ядра. Зародыш развивается по Solanad-типу. В зрелом семени он слегка изогнут, цилиндрический, дифференцирован на две короткие семядоли, апекс стебля, гипокотиль и зародышевый корень с чехликом.

Как и у других ранее изученных видов *Vaccinium* (*V. myrtillus*, *V. vitis-idaea* – Анисимова и др., 2005; Anisimova, 2006; Анисимова, 2007), в плодах *V. uliginosum*, собранных в период диссеминации, семена различаются по размеру, цвету, морфологии и анатомическому строению. На основании этих признаков были выделены 3 фракции семян: крупные, средние и мелкие и подфракции подфракции: крупные выполненные, крупные невыполненные, средние выполненные, средние невыполненные. Характеристика фракций у этих видов сходна, однако соотношение семян различных фракций различается (табл. 1).

Таблица 1

Фракции и подфракции семян	Размер семени, мм									% семян в плоде
	Длина			Ширина			Толщина			
	min	max	среднее	min	max	среднее	min	max	среднее	
Крупные										
Крупные выполненные	1,1	1,8	1,54±0,01	0,53	1,15	0,83±0,01	0,80	0,95	0,85±0,01	32,8
Крупные невыполненные	1,3	1,8	1,60±0,05	0,63	1,00	0,79±0,04	0,20	0,63	0,30±0,06	2,9
Средние										
Средние выполненные	0,83	1,45	1,16±	0,45	0,78	0,62±0,04	0,48	0,61	0,55±0,77	0,6
Средние невыполненные	0,60	1,48	1,07±0,02	0,35	0,85	0,54±0,01	0,10	0,30	0,20±0,01	16,6
Мелкие	0,20	0,98	0,57±0,01	0,10	0,65	0,30±0,03	0,05	0,25	0,14±0,02	47,1

Общее число семян в плодах и в каждой фракции значительно варьирует как в пределах одного плода, так и в зависимости от года, что совпадает с литературными данными (Jasquemart, 1996; Jasquemart, Thompson, 1996, и др.). По нашим данным в одном плоде развивается от 34 до 130 семян, значительная часть которых (крупные невыполненные, средние невыполненные, мелкие семена) являются неполноценными (табл.2). Они не содержат нормально развитые зародыш и эндосперм и в дальнейшем не способны прорасти.

Таблица 2

Число семян в одном плоде	2004 г.	2005 г.	2006 г.	2007 г.
Всего (среднее)	81,3±3,4	76,0±3,6	95,1±3,6	76,0±8,8
Минимальное	34	44	66	52
Максимальное	126	112	130	115
Выполненных	25,2±2,9	18,9±3,1	40,2±4,1	24,75±6,5
Минимальное	3	3	11	12
Максимальное	104	74	83	62
Невыполненных	57,0±3,5	57,04±3,9	54,9±4,2	51,3±8,9
Минимальное	10	11	17	20
Максимальное	115	105	92	101
% невыполненных семян	70,4	75,0	57,9	67,1

Таким образом, исследование эмбриологии *V. uliginosum* выявило сходство по основным эмбриологическим признакам с рядом ранее изученных видов сем. *Ericaceae* и прежде всего с представителями рода *Vaccinium* (*V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*) и *Rhododendron* (*R. luteum*, *R. schlippenbachii*) строению стенки пыльника, зрелого пыльцевого зерна, зародышевого мешка, микро- и мегаспорогенезу, эндосперма, зародыша. Отмечены отклонения в развитии и строении пыльцевого зерна, зародышевого мешка, семени, проявляющиеся в дегенерации этих структур на разных стадиях развития (Анисимова и др., 2005; Anisimova, 2006; Анисимова, 2007; Бабро и др., 2007; Шамров, Анисимова, 2007).

Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ «Ведущие научные школы РФ», № НШ-2096.2008.4. и Программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

Литература

- Anisimova G.M. Embryology of *Vaccinium vitis-idaea* (*Ericaceae*) // Programme Book of Abstracts XIX International Congress on Sexual Plant Reproduction "From gametes to genes". Budapest, Hungary. 2006. P.114.
- Анисимова Г.М. Особенности семенной репродукции представителей сем. *Ericaceae* // Матер. II межд. школы молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология», Уфа, 3–7 декабря 2007 г. Уфа, 2007. С. 10–12.
- Анисимова Г.М., Шамров И.И., Яковлева О.В. Семязачаток, семя и гетероспермия *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Бот. журн. 2005. Т.90. № 10. С.1499–1516.
- Бабро А.А., Анисимова Г.М., Шамров И.И. Репродуктивная биология *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (*Ericaceae*) при интродукции в ботанические сады г. Санкт-Петербурга // Раст. ресурсы. 2007. Т.43. Вып.4. С.1–13.

- Баландина Т.П. Голубика обыкновенная // Биологическая флора Московской области / Ред. Т.А.Работнов. М., 1983. Вып.7. С.177–187.
- Ишин Ю.Д., Корнева И.Г., Ишина Н.Б., Сабиров Р.Н. *Vaccinium uliginosum* L. в средней части Сахалина // Биология и интродукция полезных растений Сахалинской области. Южно-Сахалинск, 1979. С. 3–7.
- Комалетдинова Э. М. Репродуктивная способность некоторых видов р. *Vaccinium* в условиях промышленного загрязнения : Автореф. ... канд. биол. наук. СПб, 2004. 16 с.
- Комалетдинова Э.М., Яковлева О.В., Лянгузова И.В. Влияние промышленного загрязнения на ультраструктуру семян видов р.*Vaccinium* // Тр. межд. конф. по анат. и морфол. растений. СПб, 2002. С.286–287.
- Кондратюк Е.Н., Шабарова С.И. К характеристике плодов и семян некоторых вересковых // Бюл. ГБС. 1968. Вып.70. С. 93–95.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Сем.*Vacciniaceae* S.F.Gray – Брусничные // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л., 1978. С.154–156.
- Лянгузова И.В., Мазная Е.А. Влияние атмосферного загрязнения на репродуктивную способность дикорастущих ягодных кустарничков сосновых лесов Кольского полуострова // Раст. ресур. 1996. Т.32. Вып. 4. С. 14–22.
- Лянгузова И.В. Мазная Е.А., Комалетдинова Э.М. Оценка качества семян некоторых ягодных кустарничков Северо- и Южнотаежных сосновых лесов // Матер. II Межд. науч. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб, 1999. С.358–359.
- Никитин А. А., Панкова И.А. Голубика обыкновенная // Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. Л., Наука. 1982. С.207–212.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.
- Синская Е., Щенкова М. К вопросу о полиморфизме некоторых видов *Vaccinium* // Тр. прикл. ботан., генет. и селек. 1928. Т.18. Вып.4. С.185–222.
- Шамров И.И., Анисимова Г.М. Нарушения в морфогенезе семязачатка семени и возможные причины, приводящие к гетероспермии // Биологическое разнообразие. Интродукция растений (Матер. Четвертой Межд. научной конф. 5–8 июня 2007 г., г. Санкт-Петербург) / Отв. ред. Ю.С.Смирнов. СПб, 2007. С.637–639.
- Albert T., Raspé O., Jacquemart A.-L. Diversity and spatial structure of clones in *Vaccinium uliginosum* L. populations // Canad. J. Bot. 2005. Vol.83. N 2. P.211–218.
- Anisimova G.M. Morphological diversity of mature seed in *Vaccinium* species (*Ericaceae*) // Program and Abstracts I International School for Young Scientists “Embryology and biotechnology”. Saint-Petersburg, 2005. P. 28.
- Hermann P.M., Palser B. Stamen development in the *Ericaceae*. I. Anther wall, microsporogenesis, inversion, and appendages // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 7. P. 934–957.
- Jacquemart A.-L. Biological flora of the British isles. *Vaccinium uliginosum* L. // J. Ecology. 1996. Vol.84. N 193. P. 771–785.
- Jacquemart A.-L., Thompson J.D. Floral and pollination biology of three sympatric *Vaccinium* (*Ericaceae*) species in Upper Ardennes, Belgium // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. N 2. P.210–221.

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ ВИДОВ *ZYGOPHYLLACEAE* И *CHENOPODIACEAE* ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ

Ашурметов О.А., Матюнина Т.Е., Жапакова У.Н., Хамраева Д.Т., Халбекова Х.У.

Ташкент, НПЦ «Ботаника» АН РУз

Проблема адаптации растений к аридным условиям привлекает внимание ботаников в связи с усиливающимся процессом опустынивания, своеобразием адаптивных свойств пустынных растений, представляющих уникальный по адаптивным признакам экологический тип ксерофитов, генофонд которых может служить источником повышения засухоустойчивости хозяйственно ценных растений. Спектр адаптивных эмбриологических и карпологических признаков, характерных для каждого экологического типа направлен в основном к перенесению высоких температур, засухе и инсоляции и варьирует в различных семействах.

В данной работе рассмотрена структура репродуктивных органов пастбищных растений из семейств *Zygophyllaceae* и *Chenopodiaceae* для прогнозирования поведения ценных кормовых растений из разных экологических групп.

У видов *Zygophyllum* – *Z. miniatum* (гипсофит), *Z. jaxarticum* (гемигалофит), *Z. oxianum* (галогликофит) – цветки сочетают энтомофильные (яркая окраска лепестков, пыльников) и анемофильные (сильное выдвигание из цветка длинного столбика и тычинок с подвижными пыльниками) признаки. У *Z. oxianum* и *Z. jaxarticum* цветки протерандричные и преобладает ксеногамия. У *Z. miniatum* большинство цветков гомогамные, а часть – слабо протогиничные, в связи с чем автогамия сочетается с ксеногамией. У всех трех видов присутствует также гейтоногамия. Наиболее приспособлен к условиям пустыни *Z. miniatum*, имеющий 3 типа опыления (ксеногамию, автогамию, гейтоногамию) и более высокую выполненность пыльцы. Развитие мужских и женских генеративных структур в целом характерно для семейства

Zygophyllaceae (Phatak, 1971; Камелина, 1985). Особенности развития пыльника изученных видов являются: 1–2-слойный тапетум, сохранение клеточной структуры тапетума до стадии одиночных микроспор, двухклеточные зрелые пыльцевые зерна, генеративная клетка вытянутой формы. Особенности зрелого пыльника следующие: многослойная стенка пыльника, состоящая из крупноклеточного, покрытого толстым слоем зубчатой кутикулы эпидермиса, нескольких средних слоев и эндотеция с сильно развитыми фиброзными поясками; непостоянное количество средних слоев в разных частях зрелого пыльника – от 3 на уровне связника, до 2–3 на большем протяжении, до их отсутствия в местах вскрытия гнезд; отсутствие фиброзных поясков в средних слоях. Функциональная активность средних слоев способствует ускоренному созреванию пыльцевых зерен до начала цветения. В женских эмбриональных структурах отмечены – анатропный на длинном фуникулусе семязчаток, слабое развитие нуцеллуса, 1–2-слойная париетальная ткань, сильно выступающее микропиле, образованное внутренним интегументом, особенно у *Z. jaxarticum*, хорошо выраженный на стадии развития зародыша интегументальный тапетум.

Изученные виды *Zygophyllum* характеризуются одним морфогенетическим типом образования перикарпия и семенной кожуры, но различаются по темпам дифференциации клеток наружного слоя наружного и внутреннего интегумента и интегументального тапетума. Спермодерма у всех видов 3-слойная. Наибольшей трансформации достигает теста, которая подразделяется на экзо- и эндотесту. Высота экзотесты значительно превышает остальные слои спермодермы. Клетки экзотесты образуют палисадоподобный слой с тонкими первичными стенками, снабженными вторичными утолщениями различной конфигурации. Преобразование вторичных утолщений радиальных стенок экзотесты происходит на более поздних стадиях в период от максимальных размеров незрелых плодов до полной спелости. Структура этих утолщений, содержащих слизь, разнообразна и может служить в качестве диагностического признака. Таким образом, благодаря такому строению, экзотеста имеет полифункциональное значение. Кубические клетки эндотесты содержат крупные кристаллы. Все три вида *Zygophyllum* характеризуются сходным строением покровов зрелых плодов. Защитная функция полностью отведена спермодерме. У зрелых семян первичные тонкие стенки клеток экзотесты разрушены и вся поверхность имеет неровный шероховатый контур за счет переплетающихся спиралей и тяжей различной конфигурации. В результате абсорбции воды этими структурами выделяется слизь. По мнению многих авторов (Boesewinkel, Bouman, 1984; Терехин, 1996), адгезия – главная функция таких образований. С помощью слизи семена прикрепляются к почве. Однако, помимо этой функции, значительная высота вторичных утолщений, образующих “шапку” над семенем, способствует защите зародыша от перегрева и пересыхания. Слои спермодермы густо пигментированы, что в засушливых условиях имеет адаптивное значение. Благодаря такому строению, экзотеста имеет полифункциональное значение. Вся структурная организация зрелых плодов исследованных видов обуславливает сочетание двух типов диссеминации – барохорию и гемианемохорию. Эти способы не обеспечивают широкого их распространения, но, в комбинации с высокой семенной продуктивностью и ослизнением семян, виды, при соответствующих условиях, могут быть эдификаторами или субэдификаторами в той или иной популяции. У *Z. miniatum* и *Z. oxianum* семена могут долго находиться в сухом перикарпии. Эта своеобразная антителихория служит дополнительной защитой семян от неблагоприятных условий.

В семействе *Chenopodiaceae* исследованы представители следующих экологических групп: псаммофиты, петрофиты, галофиты (гипер- и эугалофиты). В литературе нет единого мнения в отношении способа опыления у представителей семейства *Chenopodiaceae* (Ильин, 1946; Бочанцева, 1949; Пономарев и Лыкова, 1960; Конычева, 1962, 1965; Беспалова, 1965; Демьянова, 1970). Отмечено, что в пределах семейства эволюция идет от анемофилии к энтомофилии в тесном контакте с морфогенией самого цветка.

У псаммофита *Salsola richteri* ввиду того, что пыльники вскрываются до дифференциации рыльца, тип опыления скорее всего гейтоногамный при помощи анемофилии, вероятно и энтомофилия. У псаммофита *S. arbuscula* отмечено 3 типа цветков: протерандричные, слабо протогиничные и функционально женские с недоразвитыми пыльниками и спирально закрученными рыльцами. У обоих видов такие признаки цветка, как хорошо выраженный подпестичный нектароносный диск, покрытый одноклеточными папиллами, слабо развитая сосочковая поверхность рылец и длинные придатки пыльников, выполняющие роль вторичных аттрактантов, сочетаются с ярко выраженной протерандрией, что является структурной адаптацией цветка к ксеногамии путем энтомофилии. Характерными эмбриологическими особенностями являются: нарушения процесса мейоза при образовании микроспор, приводящие к дегенерации пыльников в функционально женских цветках; наличие зрелого зародышевого мешка к моменту оплодотворения, медленное развитие зародыша, защита развивающегося семязчатка мощным подпестичным диском и неоппадающими тычиночными нитями, которые после процесса оплодотворения сильно расширяются и охватывают завязь.

Зрелые плоды *S. richteri* и *S. arbuscula* имеют тонкие паренхимные перикарпий и спермодерму. Функция диссеминации и защита зародыша отведена склерифицированному околоцветнику, имеющему веерообразные крылья. Структурные особенности околоцветника направлены на широко распространенный способ диссеминации в пустыне – анемохорию.

У эугалофита *S. dendroides* такие признаки как длинные разрастающиеся сосочки рылец, отсутствие нектароносного диска, незначительно выраженные придатки пыльников сочетаются с протогинией, направленной на осуществления ксеногамии путем анемофилии. Особенностью развития мужских генеративных структур является синхронность прохождения мейоза во всех 5 пыльниках без значительных нарушений, фиброзный слой в зрелом пыльнике окружает каждую теку, как по периферии, так со стороны связника, где он местами многослойный.

Для *S. dendroides* характерна сильно развитая паренхиматизация покровов плода и семени, что сближает этот вид с гипергалофитами. Крупные клетки паренхимы околоцветника, возможно, обеспечивают данному виду высокую солеемость при созревании плода. Анемохорный способ диссеминации сочетается с барохорией, так как паренхимный околоцветник, несущий очень тонкие крылья, не уравнивает сравнительно большую массу семени.

У гипергалофита *Halostachys belangeriana* цветки очень мелкие, сильно редуцированные. Прослеживается тенденция к преобладанию ксеногамии путем анемофилии ввиду наличия протерандричных и протогиничных цветков. Особый признак анемофилии – сильно удлинняющиеся сосочки по всей поверхности лопастей рылец. Подпестичный диск отсутствует. Микро – и макроспорогенез, развитие пыльцевых зерен и зародышевого мешка проходят в бутонах глубоко погруженных в цилиндрические побеги. Сильная редукция андроеца до 1 тычинки, отсутствие кутикулы в эпидермисе стенки зрелого пыльника, мелкоклеточный эндотеций со слабым развитием фиброзных поясков обусловлены тем, что основную функцию защиты генеративных структур выполняют членистые сочные цилиндрические побеги.

Плоды *H. belangeriana* имеют тонкие покровы без склерификации, околоцветник и перикарпий паренхимные. Семя – экзотестально-эндотегминальное, с обильным периспермом и зародышем, занимающим периферическое положение. Защиту зародыша осуществляет, главным образом, малослойная спермодерма, экзотеста которой представлена тангенциально вытянутыми клетками с сильно утолщенными наружными стенками и густо импрегнированные флорафенами.

У гипергалофитов *Climacoptera intricata*, *C. lanata* и *C. longistylosa* среди рассмотренных видов семейства *Chenopodiaceae* наиболее выражены черты энтомофильной организации. Крупные пузырьвидные, ярко окрашенные придатки пыльников, служащие вторичными аттрактантами привлекают насекомых, а своей тяжестью способствуют отгибанию пыльников наружу и раздвижению самой верхней части листочков околоцветника, благодаря чему создается воронка, способствующая проникновению насекомых в цветок и экспонированию рылец. Все это препятствует самоопылению. Однако нельзя полностью исключить гейтоногамию и автогамию путем анемофилии, особенно при неблагоприятных погодных условиях и сильных ветрах. Адаптивными признаками мужских генеративных структур у видов рода *Climacoptera* являются: многослойный фиброзный эндотеций со стороны связника, способствующий вскрыванию пыльника; женских – дифференциация центрального тяжа в париетальной ткани нуцеллуса для прохождения пыльцевой трубки и защита семязачатка подпестичном диском.

Адаптация плодов у *C. intricata*, *C. lanata* и *C. longistylosa* шла в несколько ином направлении, чем у *H. belangeriana*. Опушение, утолщение наружных стенок эпидермы, склерификация околоцветника, наличие пигментов, гидроцитных клеток, удерживающих влагу, способствуют защите зародыша от неблагоприятных условий аридной зоны. Развитие крупноклеточной паренхимы возможно, связано с их лучшей приспособленностью к засоленным местообитаниям. Сравнительный анализ размеров тканей всех органов зародыша показал их крупные размеры у более молодой секции *Climacoptera* (*C. lanata* *C. longistylosa*). Возможно, это связано с усилением суккулентности при повышении засоления почвы. Морфологические признаки плода (усиление защитной роли околоцветника) и способ диссеминации (анемогеохория) обеспечивают лучшую степень адаптивности к ксеротермическим условиям пустынных регионов.

Таким образом, исследованные виды семейства *Zygophyllaceae* при ярко выраженной энтомофилии цветков, обладают некоторыми признаками анемофилии, тогда, как у представителей семейства *Chenopodiaceae* наблюдается обратное соотношение. Наличие подпестичного диска, придатков пыльников, окрашенных рылец и тычиночных нитей, небольшая воспринимающая поверхность рылец у рассмотренных представителей семейства *Chenopodiaceae* коррелятивно связаны с энтомофилией. Это следует рассматривать как прогрессивный адаптивный признак. Различное сочетание способов и типов опыления способствует образованию лабильно-адаптивной системы их организации к ксеротермическим условиям пустыни Кызылкум и образованию семян с разными наследственными признаками.

Работа поддержана Фондом фундаментальных исследований Республики Узбекистан (проект № ФА-ФЗ-Т154).

Литература

Беспалова З. Г. О цветении некоторых представителей семейства *Chenopodiaceae* // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. Л., 1965. Сер. 3. Вып. 17. С.100–114.

- Бочанцева З. П. Материалы по биологии и эмбриологии *Salsola richteri* Kar. // Тр. бот. сада АН УзССР. 1949. Вып. 1. С. 132–148.
- Демьянова Е. И. Антэкология маревых каменистой и солончаковой пустыни Юго-Восточного Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Пермь, 1970. 18 с.
- Ильин М. М. Энтомофилия у семейства *Chenopodiaceae*, ее распространение и значение // Советская ботаника. 1946. Т. 14. № 4. С. 247–254.
- Камелина О. П. Семейство *Zygophyllaceae*. Сравнительная эмбриология цветковых. Л., 1985. С. 145–152.
- Коньчева В. И. К биологии цветения и эмбриологии *Salsola rigida* (Pall.) // Узб. биол. журн. 1962. № 6. С. 43–48.
- Коньчева В. И. К вопросу о биологии цветения и эмбриологии *Salsola gemmascens* Pall. // Узб. биол. журн. 1965. № 5. С. 58–63.
- Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л. 1987. 160 с.
- Пономарев А. Н. Лыкова Е. И. Клейстогамия у маревых // Докл. АН СССР. 1960. Т. 135. № 5. С. 1262–1265.
- Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб., 1996. 376 с.
- Voesewinkel F. D., Bouman F. The seed: structure. Embryology of angiosperms. Berlin, 1984. P. 567–610.
- Masand P. Embryology of *Zygophyllum fabago* L. // Phytomorphology. 1963. Vol. 13. № 3. P. 293–302.

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ И СЕМЯЗАЧАТКА У *RHODODENDRON SCHLIPPENBACHII* (ERICACEAE)

Бабро А.А., Шамров И.И.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Rhododendron schlippenbachii Maxim. (рододендрон Шлиппенбаха) относится к высокодекоративным растениям и используется для озеленения. В настоящее время почти все популяции этого вида в пределах ареала на территории России находятся под угрозой исчезновения. Семенное размножение является наиболее доступным способом возобновления рододендронов. Однако в условиях интродукции реализация этого типа размножения сопряжена с трудностями, одними из которых являются неадекватные условия произрастания и их нестабильность во время основных периодов развития. Для общей оценки успешности репродукции важное значение приобретает изучение гинецея и семязачатка, нормальное прохождение репродукционных процессов в которых обеспечивает формирование фертильных семязачатков. Поскольку эмбриологически рододендроны изучены фрагментарно (исследовались чаще всего особенности строения гинецея, морфология семязачатка и отдельные стадии мега- и спорогенеза – Якобсон, 1969, 1976; Пачулия, 1982; Palser et al., 1991), целью данной работы явилось выявление особенностей развития и строения гинецея и семязачатка, начиная с самых ранних этапов их формирования.

Наблюдения за растениями *R. schlippenbachii* и сбор материала проводили в течение 2002–2007 гг. в ботанических садах Санкт-Петербурга: Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии и Ботанического института им. В.Л.Комарова РАН. Исследуемые растения произрастают в открытом грунте. Обработка материала для световой микроскопии проводилась по общепринятой цитозембриологической методике.

Гинецей состоит из 5 плодолистиков, завязь верхняя. В литературе гинецей у рододендронов определяют как синкарпный (Пачулия, 1982; Palser et al., 1991). Поскольку строение гинецея у *R. schlippenbachii* различается от основания завязи до рыльца, его генезис может быть описан с позиций разных концепций. Исходя из **концепции кондупликатного плодолистика**, гинецей возникает как паракарпный, при этом как абаксиальные, так и адаксиальные края смежных плодолистиков оказываются сросшимися. Организация гинецея в ходе развития становится неодинаковой относительно продольной оси: вверху завязь остается одногнездной как в паракарпном гинецее, в середине она становится ложно 5-гнездной за счет соприкосновения плацент, а в основании – 5-гнездной как в синкарпном гинецее в результате постгенитального срастания плацент в центре. В средней части завязи границы плацент четко видны за счет эпидермальных густоплазменных и, возможно, секреторных клеток. Следует подчеркнуть, что строение столбика и рыльца оказывается таким же, как и вверху завязи, т.е. напоминает структуру одногнездного паракарпного гинецея. Однако апикальные области рыльца каждого плодолистика являются самостоятельными (как в апокарпном гинецее), возникающие при этом лопасти рыльца плотно сомкнуты в центре и закрывают канал столбика. Согласно **концепции пельтатного плодолистика**, или концепции вертикальной зональности гинецея, строение гинецея у *R. schlippenbachii* происходит в рамках второго варианта синкарпии (Волгин, Тихомиров, 1980). Для него характерны синасцидиатная (основание завязи, где происходит срастание плодолистиков и видны 5 гнезд), симпликатная (средняя и верхняя части завязи, где плаценты плодолистиков разрастаются от периферии к центру и имеется только одно общее гнездо; столбик и нижняя часть рыльца с каналом) и асимпликатной (соответствует лопастям рыльца) зонами. Подобное строение столбика, рыльца и завязи в средней части было описано также у некоторых видов *Rhododendron* (Palser et al., 1989, 1991).

Плаценты у рододендронов массивные, плацентация осевая (Creech, 1955; Palser et al., 1991), а в некоторых случаях в верхней части завязи она может быть охарактеризована как париетальная (Palser et al., 1985). У *R. schlippenbachii* семязачатки развиваются на плацентарных выростах разной морфологической природы. В верхней части (до границы со столбиком) плацентация париетальная, в средней части – сутурально-угловая, в нижней части – центрально-угловая. На каждой плаценте развивается от 50 до 150 семязачатков, располагающихся в 4 ряда с небольшим смещением относительно друг друга.

Для *R. catawbiense* (Якобсон, 1976), *R. williamsii* и *R. schlippenbachii* было указано, что семязачатки иницируются за счет периклиналильных делений клеток субэпидермы плаценты (Palser et al., 1989). Дальнейшее формирование примордия семязачатка не прослежено. Проведенное нами исследование показало, что его образованию предшествуют деления клеток в апикальной части плацентарного выроста. В субэпидерме плаценты клетки делятся сначала только антиклинально. Но постепенно в центре формирующегося примордия семязачатка выделяется крупная субэпидермальная клетка, которая делится периклиналильно. В нижележащих слоях деления клеток ориентированы различно, но все же доминируют периклиналильные деления. Затем вследствие «смещения» слоев примордия семязачатка относительно исходных слоев плаценты верхняя производная поделившейся субэпидермальной клетки становится археспориальной клеткой, а нижняя производная вместе с дериватами, возникшими в результате делений клеток третьего слоя плаценты, образуют осевые ряды. Такой характер деления клеток плаценты позволяет диагностировать строение нуцеллуса с самых ранних стадий развития – под археспорием (в дальнейшем мегаспороцитом и зародышевым мешком) будет формироваться базальная область нуцеллуса. Следует отметить, что у вида *Vaccinium myrtillus*, относящегося также к сем. *Ericaceae*, инициация семязачатка происходит за счет периклиналильных делений не одной, а трех субэпидермальных клеток плаценты (Anisimova, Shamgov, 2000; Анисимова и др., 2005). Однако у этого вида, в отличие от *R. schlippenbachii*, обнаружено образование потенциально многоклеточного археспория.

Возникает **примордий семязачатка**, связанный прокамбиальными тяжами клеток с плацентарным проводящим пучком. В нем можно выделить следующие зоны: периферическую (эпидермальный слой), апикальную (археспориальная клетка), латеральную (субэпидермальный слой) и базальную (1–3 продольных рядов клеток).

Дифференциация примордия семязачатка начинается с инициации интегумента из клеток эпидермы. На этом уровне выделяются инициали гипостазы. Апикальная часть примордия семязачатка над интегументом и гипостазой представляет собой нуцеллус (его формирование происходит преимущественно за счет периклиналильных делений клеток субэпидермального слоя плаценты), а базальная часть – халазу. В результате конгенитального срастания наблюдается объединение инициалей фуникулуса и интегумента с адаксиальной стороны семязачатка, что приводит к формированию рафе. Фуникулус как самостоятельная структура не развивается. Постепенно происходит поворот семязачатка, сначала в гемитропное положение со смещением гипостазы, халазы и проводящего пучка из прокамбиальных клеток. Для такого семязачатка характерна прямая продольная ось, образованная халазой, нуцеллусом и микропиле. Образование анатропного семязачатка не происходит. Со стадии тетрады мегаспор начинается изгибание продольной оси семязачатка. У *R. nuttallii* были выявлены нарушения в морфогенезе. В этом случае возникает длинный фуникулус, который не срастается с интегументом (рафе не образуется), что приводит к формированию морфологического типа семязачатка, близкого к гемитропному (Palser et al., 1990).

В **нуцеллусе** топографически, не считая эпидермы, выделяются два слоя: субэпидермальный (латеральная область по отношению к мегаспороциту) и ряд клеток под мегаспороцитом (базальная область). В ходе развития клетки нуцеллуса сильно вытягиваются. Эпидермальные клетки, самые крупные на первых стадиях, постепенно уплощаются, их ядра в апикальной части нуцеллуса становятся удлиненными, а в цитоплазме начинается деструкция содержимого. Наиболее отчетливо эти процессы выявляются со стадии функционирующей мегаспоры. После дегенерации апикальных клеток эпидермы в основании формирующегося 2-ядерного зародышевого мешка образуется колонковидная структура – постаменто-подиум (по терминологии Шамрова, 1999). Ее клетки имеют удлиненную форму и более плотную цитоплазму, но постепенно клетки постаменто-подиума начинают разрушаться и в семязачатке перед оплодотворением видны лишь их темно-окрашенные остатки.

Семязачаток – унитегмальный. **Интегумент** имеет дермальное происхождение. Сначала он 2-слойный, но постепенно число слоев увеличивается, вероятно, за счет периклиналильных делений клеток внутренней эпидермы. В сформированном семязачатке интегумент состоит из 6–7 слоев, при этом часть клеток внутренней эпидермы специализируется в интегументальный тапетум, или эндотелий. Его дифференциация начинается в период мегаспорогенеза и завершается к моменту формирования зародышевого мешка. Клетки, сначала изодиаметрические, постепенно вытягиваются в радиальном направлении и становятся таблитчатыми. На ранних стадиях формирования эндотелий простирается вдоль всего нуцеллуса и захватывает нижнюю часть микропиле. По мере деструкции клеток нуцеллуса он начинает выделяться только вокруг зародышевого мешка, не доходя до антипод. После оплодотво-

рения эндотелий постепенно разрушается. Микропиле – узкое, длинное, слегка изогнутое. Перед оплодотворением в тканях семязачатка, особенно интегументе и халазе накапливается крахмал. Оболочки клеток наружной эпидермы интегументы, преобразующихся затем в экзотесту, начинают утолщаться, а в протопласте наряду с крахмалом появляется слизь полисахаридной природы.

Халаза составляет небольшую часть семязачатка, т.е. ее можно охарактеризовать как мезохалазу. **Гипостаза** является пограничной тканью между нуцеллусом, интегументом и халазой. Ее инициация происходит с началом дифференциации примордия семязачатка. Формируется единый инициальный слой и на стадии мегаспорогенеза гипостаза принимает форму диска. Во время формирования зародышевого мешка ее клетки делятся, она становится 2–3-слойной, принимая форму чаши, верхние края которой направлены в сторону эндотелия. Таблитчатые клетки гипостазы ориентированы перпендикулярно продольной оси семязачатка. Для них характерна плотная цитоплазма и тонкостенные клеточные оболочки. Такой тип строения гипостазы, когда ее клетки характеризуются более плотной цитоплазмой и интенсивно окрашивающимися оболочками по сравнению с окружающими клетками, было предложено называть как «цитоплазматическая гипостаза» (Palser et al., 1971).

Таким образом, сформированный семязачаток у *R.schlippenbachii* является геми-кампилотропным, мезоциеллярным, унитегмальным и мезохалазальным. Поскольку собственно фуникулус отсутствует, семязачаток является сессильным, или сидячим. Полученные нами результаты о строении и развитии семязачатка согласуются с литературными данными лишь относительно происхождения и строения интегумента, а также отсутствия собственно фуникулуса. Что касается морфологического типа семязачатка и строения нуцеллуса, то считается, что семязачаток у рододендронов анатропный и тенуинуцеллярный (Якобсон, 1969, 1976; Пачулия, 1982; Palser et al., 1991).

В субэпидермальном слое примордия семязачатка дифференцируется одна археспориальная клетка, которая без отделения париетальной клетки преобразуется в мегаспороцит. В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор. В оболочках клеток диады обнаруживается каллоза. Самой крупной мегаспорой тетрады является халазальная, которая дает начало развитию зародышевого мешка по Polygonum-типу. Зрелый зародышевый мешок состоит из 3 клеток яйцевого аппарата (яйцеклетка и 2 синергиды), 3 антипод и центральной клетки. 2 полярных ядра центральной клетки сливаются до оплодотворения. Яйцеклетка занимает боковое положение относительно стенки зародышевого мешка и слегка вытянута. Синергиды имеют грушевидную форму и их ядра располагаются в средней части, а вакуоли – по полюсам. Нитчатый аппарат в них не выявляется. Антиподы, располагающиеся в форме треугольника, меньше по размерам клеток яйцевого аппарата, содержат плотную цитоплазму и 1 ядро. Они эфемерные и дегенерируют во время оплодотворения. Период зимнего покоя семязачатки проходят на стадии функциональной мегаспоры или двуядерного зародышевого мешка, что совпадает с имеющимися данными по *R. schlippenbachii* (Palser et al., 1989).

Литература

- Анисимова Г.М., Шамров И.И., Яковлева О.В. Семязачаток, семя и гетероспермия у *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Бот. журн. 2005. Т.90. № 10. С. 1499–1516.
- Волгин С.А., Тихомиров В.Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т.85. Вып.6. С.63–74.
- Пачулия К.Г. Особенности строения и развития цветков некоторых видов рододендронов. // Тр. Сухум. Бот. сада. 1982. Вып. 27. С. 30–45.
- Шамров И.И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999. Т.84. № 10. С.3–35.
- Якобсон Л.Я. Цито-эмбриологические исследования некоторых видов рододендрона (*Rhododendron* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1969. 16 с.
- Якобсон Л.Я. Эмбриологические исследования рододендронов // Изв. Акад. наук Латвийской ССР. № 11. 1976. С. 84–96.
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. Ovule and seed development in *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 2000a. Vol.42. N 1. P. 47–54.
- Palser B. F., Philipson W. R., Philipson M. N. Embryology of *Rhododendron*. Introduction and ovule, megagametophyte and early endosperm development in *R.yunnanense* // J. Indian Bot. Sci. 1971. Vol. 50A. P. 172–188.
- Palser B. F., Philipson W. R., Philipson M. N. The ovary, ovule and megagametophyte in *Rhododendron* // Notes Royal Bot. Garden Edinburgh. 1985. Vol. 43. P. 133–160.
- Palser B. F., Philipson W.R., Philipson M.N. Characteristics of ovary, ovule and mature megagametophyte in *Rhododendron* L. (*Ericaceae*) and their taxonomic significance // Bot. J. Linn. Soc. 1991. Vol. 105. N 2. P. 289–390.
- Palser B.F., Rouse J.L., Williams E.G. Coordinated timetables for megagametophyte development and pollen tube growth in *Rhododendron nuttallii* from anthesis to early postfertilization // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. № 8. P.1167–1202.
- Palser B. F., Rouse J. L., Williams E. G. Aberrant ovules and megagametophytes in *Rhododendron nuttallii* (*Ericaceae*) // Bot. Gaz. 1990. Vol. 151. N 1. P. 73–87.

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ *ALOPECURUS PRATENSIS* И *PHLEUM PRATENSE*
В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ

Батова Ю.В., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучение биологического разнообразия и адаптивных возможностей систем репродукции у растений является одним из наиболее важных разделов ботанических исследований. Тем не менее, репродуктивные возможности многих видов изучены лишь фрагментарно, слабо освещены в научной литературе «региональные аспекты» репродуктивной биологии растений (Батыгина, 1998). *Alopecurus pratensis* L. и *Phleum pratense* L. относятся к семейству Poaceae, которое по своей практической значимости занимает первое место среди цветковых растений. Указанные виды широко распространены в умеренном климате, являются ценными кормовыми культурами и успешно возделываются в различных, в том числе, северных регионах. Однако, существующие в литературе данные о репродуктивных возможностях *A. pratensis* и *P. pratense* сравнительно немногочисленны и не дают полного представления об особенностях и закономерностях формирования у них семенной продуктивности. Поэтому, целью нашего исследования было изучение репродуктивных возможностей двух видов многолетних злаков – *A. pratensis* и *P. pratense* – в условиях культуры в Карелии.

Исследования были проведены на Агробиологической станции Института биологии Карельского научного центра РАН, расположенной в юго-западной части Республики Карелия в окрестностях г. Петрозаводска (0.5 км). Объектами исследования являлись *A. pratensis* сорт Серебристый и *P. pratense* сорт Олонецкая местная. Экспериментальные питомники были заложены по методике ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса РАСХНИЛ (Методика селекции..., 1969). В качестве приема, позволяющего смоделировать различные стартовые условия для развития растений, были использованы разные сроки посева – семена высевали в период с 10 июня по 20 августа с 10-дневным интервалом. Полевые наблюдения проводили в течение 4 лет. Морфофизиологический анализ растений осуществляли по методике Ф.М. Куперман (1984). Сезонный и суточный ритмы цветения изучали согласно рекомендациям Р.Е. Левиной (1981) и А.Н. Пономарева (1960), семенную продуктивность и качество семян оценивали по общепринятым методикам (Вайнагий, 1974; Методические указания..., 1980).

В условиях культуры в первый год жизни растения *A. pratensis* и *P. pratense* формируют только укороченные вегетативные побеги, при этом растения *A. pratensis* превосходят растения *P. pratense* по высоте и скорости линейного роста листьев. У *A. pratensis* формирование соцветий начинается осенью 1-го года жизни и к концу вегетационного сезона от 7 до 12% побегов (в зависимости от срока посева) имеют конус нарастания на этапе формирования лопастей соцветия (IV этап органогенеза), а 23–46% – в переходном состоянии (III этап органогенеза). У растений *P. pratense* формирование соцветий начинается весной второго года жизни. Появление генеративных побегов и образование семян отмечается ежегодно начиная со 2-го года жизни.

Изученные виды различаются по продолжительности цикла развития побегов и длительности отдельных фенологических фаз. Так, у *A. pratensis* сезонный цикл развития побегов составляет 83–95 дней. Созревание семян завершается к середине-концу июля. Период от начала отрастания до начала колошения сравнительно короткий – 24–48 дней. Начало цветения отмечается уже через 7–14 дней после начала колошения. Общая продолжительность цветения соцветия может значительно (6–20 дней) варьировать в зависимости от погодных условий. Для растений *P. pratense* характерны более длительные периоды от начала отрастания до начала колошения (47–62 дня), и от колошения до цветения (13–27 дней). Соцветие отцветает за 58 дней. Сезонный цикл развития побегов длится 102–118 дней. Семена созревают в августе.

A. pratensis и *P. pratense* близки по строению соцветия – колосовидная метелка с одноцветковыми колосками, расположенными на коротких, плотно прилегающих к оси соцветия веточках, а также по типу (ксеногамия) и способу (анемофилия) опыления. При этом для *A. pratensis* характерна выраженная дихогамия в виде протогинии. В пределах соцветия рыльцевая фаза цветения наступает в среднем на 4 дня раньше тычиночной. При таком разделении фаз цветения автогамия в пределах цветка исключена, а в пределах соцветия (гейтоногамия) возможна. У *P. pratense* протогиния носит факультативный характер, разрыв во времени между пестичной и тычиночной фазами цветения наблюдается крайне редко и не превышает суток.

Известно, что результативность опыления у растений определяется качеством пыльцы и эффективностью механизмов ее доставки (Злобин, 1993). Проведенный нами анализ фертильности пыльцы не выявил существенных нарушений процессов микроспоро- и гаметогенеза у изученных видов в условиях Карелии. У растений *A. pratensis* и *P. pratense* данный параметр имеет стабильно высокие значения (80–93% и 86–89%, соответственно). У анемофильных видов эффективность опыления в значительной степени зависит от скоординированности сезонного и суточного ритмов цветения в пределах популяции. Установлено, что у ряда видов многолетних злаков синхронизация сезонного ритма цветения достигается благодаря увеличению скорости развития побегов более высокого порядка (Серая, 1975). Такой тип развития генеративных побегов характерен, в частности, для *P. pratense*, поэтому продолжительность основных фенологических фаз у растений

этого вида варьирует незначительно, развитие побегов происходит синхронно. У *A. pratensis* переход побегов в генеративное состояние растянут во времени: начинается осенью и продолжается до начала фазы цветения летом следующего года. В результате, продолжительность фенологических фаз значительно варьирует в зависимости от погодных условий, а доля побегов, участвующих в переопылении в период массового цветения, как правило, не превышает 50%.

По суточному ритму цветения *A. pratensis* и *P. pratense* относятся к злакам утреннего цветения. Массовое опыление происходит в 7.00–9.00 часов. При этом цветение *A. pratensis*, наблюдаемое в более ранние сроки (июнь), осуществляется при более низкой температуре (2–21°C) и в более широком диапазоне относительной влажности воздуха (31–100%), чем у *P. pratense* (7–25°C и 44–100%, соответственно), цветущей в июле. Интенсивность цветения у *A. pratensis* значительно ниже (18–84 цветка на соцветие в сутки), чем у *P. pratense* (62–188 цветка на соцветие в сутки). Кроме того, у *P. pratense*, в отличие от *A. pratensis* в неблагоприятных погодных условиях наблюдается временное прекращение цветения или даже изменение суточного ритма.

В условиях культуры в Карелии растения *A. pratensis* и *P. pratense* характеризуются высокими (в пределах видовых значений) потенциальными возможностями семяобразования. У *A. pratensis* в зависимости от условий вегетационного сезона и возраста растений формируется от 150 до 500 генеративных побегов на квадратный метр. Количество цветков в соцветии составляет 180–250 шт. У растений *P. pratense* количество генеративных побегов варьирует от 480 до 750 шт./м². Соцветие имеет в среднем 430–460 цветков. Однако по степени реализации репродуктивного потенциала изученные виды заметно различаются. Если у *P. pratense* процент семенификации составляет в зависимости от условий вегетационного сезона 63–71%, то у *A. pratensis* этот показатель значительно ниже – 38–39%. По-видимому, одной из основных причин неполной реализации репродуктивного потенциала у *A. pratensis* является недостаточность опыления, которая обусловлена в большей степени видовыми особенностями развития генеративных побегов, в меньшей – спецификой климатических условий района проведения исследований.

Использование разных сроков посева позволило изучить влияние условий, в которых проходили рост и развитие растений на начальных этапах онтогенеза на показатели репродукции. Установлено, что сроки посева оказывают наиболее существенное влияние на формирование показателей репродукции в первый год генеративного развития. При этом развитие растений *P. pratense* проходящее на начальных этапах онтогенеза в условиях короткого дня и сравнительно низких температур (поздние сроки посева), приводит к снижению всех показателей репродукции в первый год генеративного развития. У растений *A. pratensis* в тех же условиях снижение репродуктивного потенциала (количества генеративных побегов, количество цветков в соцветии) сопровождается увеличением степени его реализации, о чем свидетельствует увеличение количества семян в соцветии и процента семенификации (табл.).

Анализ взаимосвязи между показателями репродукции, а также величиной надземной биомассы у растений 1-го года генеративного развития в зависимости от срока посева показал, что у растений *P. pratense* существует тесная взаимосвязь показателей генеративной сферы и значительная зависимость большинства из них от величины надземной биомассы, сформировавшейся к началу фазы цветения, а у растений *A. pratensis* эти взаимосвязи выражены слабо.

Влияние срока посева на показатели репродукции у растений *A. pratensis* и *P. pratense* в 1-й год генеративного развития

Срок посева	Количество генеративных побегов, т./м ²	Количество цветков в соцветии, шт.	Количество семян в соцветии, шт.	Семенификация, %
<i>A. pratensis</i>				
10.06	144±44	150±6	45±3	31±2
20.06	128±20	220±14	64±7	32±4
30.06	108±36	217±13	57±7	27±3
10.07	284±16	207±7	59±4	30±2
20.07	236±36	187±7	81±9	43±4
30.07	70±6	142±10	75±7	54±4
10.08	140±18	153±4	65±3	44±2
20.08	94±9	185±13	90±7	50±3
<i>P. pratense</i>				
10.06	484±164	499±37	366±32	73±3
20.06	584±82	379±40	256±50	63±9
30.06	486±14	497±74	289±50	59±5
10.07	548±36	574±52	447±56	77±3
20.07	688±28	342±29	242±28	71±5
30.07	–	–	–	–
10.08	328±86	470±61	275±37	58±5
20.08	256±26	278±21	118±19	42±5

В целом, проведенное изучение динамики развития генеративных побегов, биологии цветения и формирования семенной продуктивности у *A. pratensis* и *P. pratense* в условиях Карелии позволило установить некоторые особенности репродуктивной стратегии изученных видов, способствующие адаптации к условиям произрастания. У *A. pratensis* основные этапы развития генеративные побеги проходят в начале лета, что позволяет максимально эффективно использовать весенние запасы влаги в почве. Однако, поскольку начало вегетационного сезона характеризуется наиболее нестабильным температурным режимом, репродуктивная стратегия у *A. pratensis*, направлена на повышение пластичности генеративной сферы за счет усложнения внутривидовой структуры (асинхронность развития побегов) и ослабления корреляционных связей между отдельными составляющими урожая семян. Это обеспечивает большую надежность репродукции в нестабильных условиях, характерных для начала вегетационного сезона, но не позволяет достигать высокого уровня семенной продуктивности даже при оптимальном сочетании внешних условий. Репродуктивная стратегия *P. pratense* базируется на создании мощной системы вегетативных органов, необходимых для обеспечения одновременного роста и развития большого количества генеративных побегов, формирующих много семян. В благоприятных для роста и развития условиях растения этого вида характеризуются высоким репродуктивным потенциалом и высоким уровнем его реализации. В неблагоприятных условиях (поздние сроки посева, недостаточное увлажнение) происходит снижение всех показателей репродукции.

Литература

- Батыгина Т.Б. Эмбриология растений на рубеже XX-XXI веков // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. СПб., 1998. С.101–102.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн., 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Злобин Ю.А. Популяционное и ценоотическое регулирование репродукции у цветковых растений // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб., 1993. С. 8–15.
- Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М., 1984. 240 с.
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с.
- Методика селекции многолетних трав. М., 1969. 110 с.
- Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980. 64 с.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.-Л., 1960. Т.2. С. 9–18.
- Серая Г.П. Особенности онтогенетических изменений морфологической структуры верхушечной меристемы побегов разных порядков в кусте мятлика лугового и полевицы белой // Индукция цветения и морфогенез монокарпических побегов травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1975. С. 119–125.

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГИГАНТСКИХ ХРОМОСОМ В АНТИПОДАХ ПШЕНИЦЫ

Бубеев Н. Н.

Москва, ВНИИСХБ РАСХН

Во многих ранних публикациях отмечалось, что в клетках антиподального комплекса представителей семейства *Graminaea* происходит эндоредупликация ДНК, в результате чего в ядрах формируются гигантские хромосомы (Поддубная-Арнольди, 1976; Ивановская, 1973). Некоторые авторы, по аналогии с хромосомами клеток слюнных желез двукрылых, называют эти хромосомы «политенными» (Zhimulev, 1996). Общий принцип организации гигантских хромосом остается практически не изученным.

В настоящей работе была изучена динамика формирования гигантских хромосом клеток антиподального комплекса (АК) пшеницы (*Triticum aestivum* 2n=42, озимого сорта Московская 39) в ходе эмбрионального развития.

Семязачатки пшеницы фиксировали в 2,5% глутаровом альдегиде на 0,1М фосфатном буфере, содержащем 0,1М сахарозы. Зародышевые мешки выделяли под бинокулярной лупой с помощью препаровальных игл. Заключение образцов в эпоксидную смолу (Эпон812) проводили по стандартной методике. Для изучения на светооптическом уровне зародышевые мешки окрашивали ДНК-специфическим флуорохромом DAPI и заключали в мовиол. Окрашенные DAPI зародышевые мешки на разных стадиях развития изучали в микроскопе Carl Zeiss с цифровой камерой AxioCam. Ядра антипод фотографировали на последовательных оптических сечениях с интервалом 0,3 мкм. Полученные изображения обрабатывали с помощью алгоритма деконволюции, позволяющего ликвидировать фоновое свечение.

На ранней стадии формирования АК (сразу после оплодотворения) ядра антипод во много раз превышают по размеру ядра эндосперма, что косвенно свидетельствует о эндоредупликации ДНК, однако в таких ядрах

отдельные хромосомы не визуализируются. Отчетливо виден уровень компактизации ДНК – протяженные нитчатые структуры, по-видимому, соответствующий хромономе (рис. 1).

На средней стадии развития АК в ядрах происходит структурное обособление индивидуальных хромосом. В составе таких хромосом выявляется уровень компактизации ДНК, представленный латерально сближенными хромономами, по толщине примерно соответствующий анафазным хроматидам, часто наблюдаемым в делящемся эндосперме. В декомпактизованных теломерных районах гигантских хромосом, контактирующих с ядерной оболочкой, этот уровень не выявляется (рис. 2).

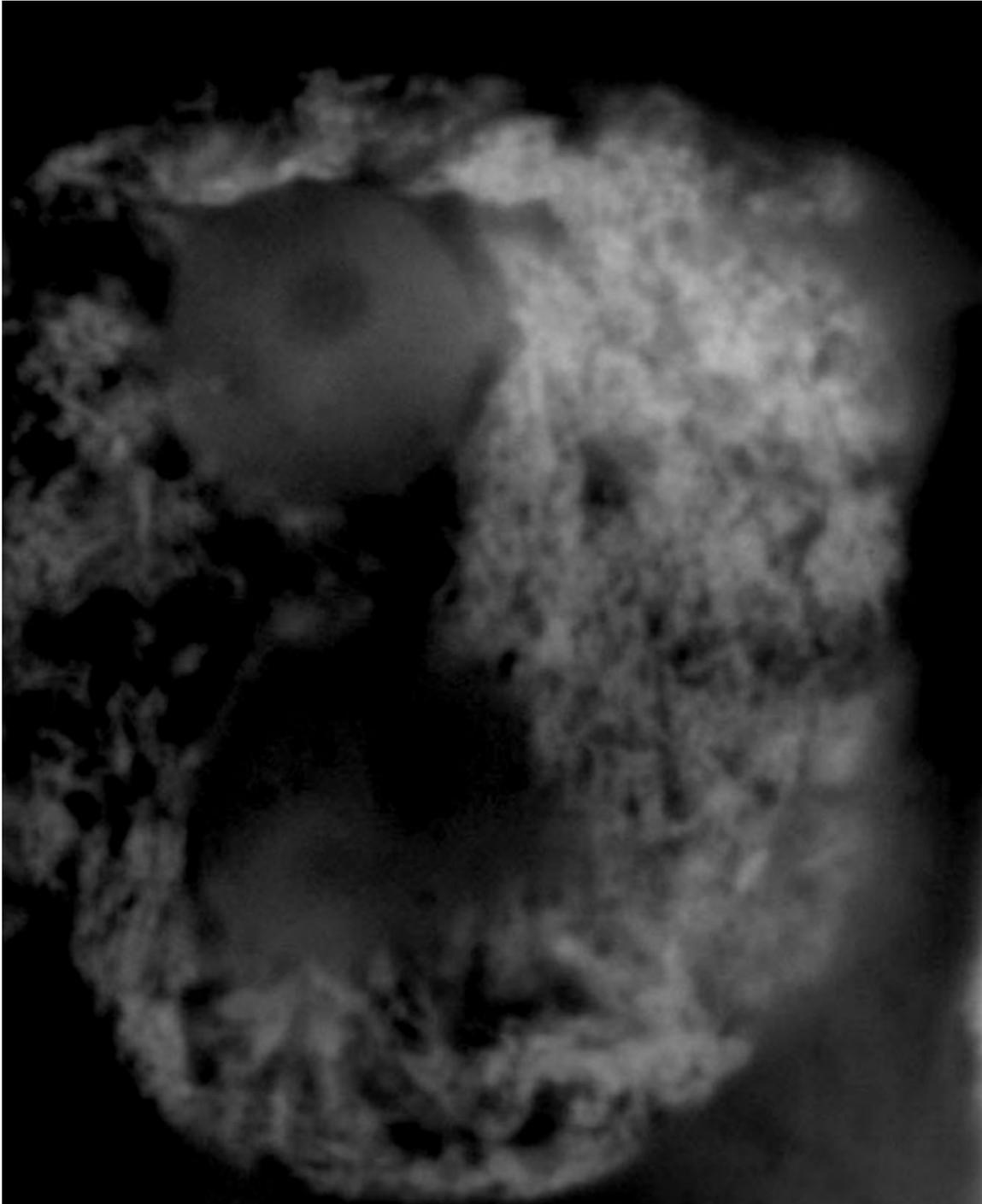


Рис. 1. Ранняя стадия развития антипод

Характерной особенностью гигантских хромосом антипод пшеницы является отсутствие дисков и междисков, наличие которых является типичным признаком политенных хромосом *Diptera*. В целом гигантские хромосомы представляют собой комплексную структуру, состоящую из продольно уложенных хромоном. Такая архитектура ядра сохраняется до поздней стадии развития.

На поздней стадии развития антипод структура ядерных компонентов – (ядрышка, хроматина и РНП-частиц) резко нарушается. Обособленные хромосомы исчезают, хроматин становится «губкообразным». Ядрышко сильно дефрагментируется (рис. 3). Такие изменения показывают, что в антиподах на этой стадии развития включается программа апоптоза.

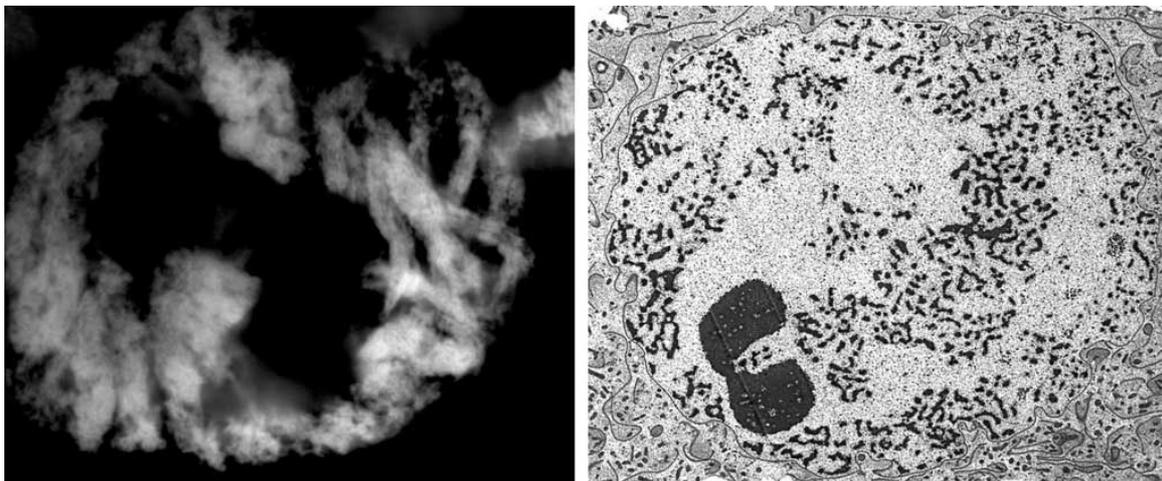


Рис. 2. Средняя стадия развития антипод

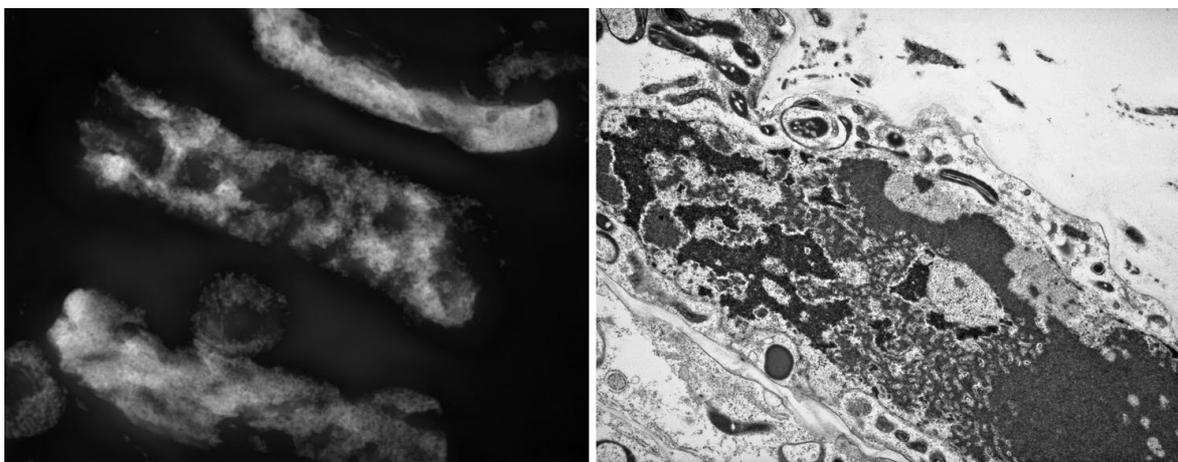


Рис. 3. Поздняя стадия развития антипод. Апоптотические ядра в световом

Для сравнительного анализа гигантских ядер антипод с нормальными интерфазными клетками были изучены клетки эндосперма на стадии интерфазы.

В интерфазе (ранней G_1) хроматин клеток эндосперма представлен протяженными фибриллярными структурами – хромономами, по толщине сопоставимыми с элементарными структурами гигантских хромосом антипод, что дает основание говорить об универсальности этого уровня компактизации как для тетраплоидных интерфазных ядер эндосперма, так и для эндоредуплицированных хромосом антипод.

Таким образом, структурная организация гигантских хромосом клеток антиподального комплекса принципиально отличаются от структуры политенных хромосом двукрылых и, на этом основании, для описания гигантских хромосом антипод целесообразнее использовать термин «полинемные», имея в виду, что в их состав входит несколько элементарных структур – хромоном.

Литература

Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М., 1976, 507с

- Ивановская Е. В. Функциональная морфология политенных хромосом антипод пшеницы // Цитология. 1973. Т. 15, № 12. С. 392–396.
- Zhimulev I. F. Morphology and structure of polytene chromosomes // Advances in Genetics. 1996. Т. 34 С. 1–359.

ЭМБРИОЛОГИЯ МНОГОЛЕТНИХ И ОДНОЛЕТНИХ ВИДОВ РОДА *MEDICAGO* (*FABACEAE*)

Верещагина В.А., Колясникова Н.Л., Новоселова Л.В.

Пермь, Пермский государственный университет

Исследована репродуктивная биология 26 однолетних и 14 многолетних видов рода *Medicago*, представленных более чем 470 образцами различного географического происхождения, в том числе из коллекции Всероссийского института растениеводства имени Н.И. Вавилова (Верещагина, Колясникова, Новоселова, 2004). Описаны две системы размножения в пределах одного рода (Верещагина, Новоселова, Колясникова, 2003), создана база данных «Репродуктивная биология видов семейства Fabaceae» и ее Интернет версия (Базы данных..., 2000, http://www.psu.ru/db_plant). В данной работе представлены результаты исследования развития и фертильности мужского и женского гаметофитов, процесса двойного оплодотворения, развития зародыша и эндосперма в связи с семенной продуктивностью.

Развитие и фертильность пыльцевых зерен

Пыльники люцерны четырехгнездные, стенка пыльника формируется по типу двудольных. Самые ранние стадии развития пыльников наблюдаются в крошечных бутонах, расположенных в пазухах листьев. В этот период ткань пыльника уже дифференцирована: выделяется спорогенная ткань и стенка пыльника, которая в период мейоза микроспоритов включает эпидермис, эндотеций, средний слой и тапетум. Одноядерный тапетум секреторного типа дегенерирует ко времени обособления микроспор. Стенка зрелого пыльника образована эпидермисом и эндотецием; клетки эндотеция вытянуты в радиальном направлении и имеют фиброзные утолщения; клетки эпидермиса уплощены. Зрелая стенка пыльника у всех видов имеет сходное строение. Спорогенные клетки располагаются в 1–2 слоя, у них крупные ядра. Образование микроспор симультанное, расположение их тетраэдрическое. Высвобождение микроспор в пределах цветка и даже пыльника асинхронно. Зрелые пыльцевые зерна двухклеточные, округлые, трехпоровые. У *M. intertexta* обнаружены пыльцевые зерна с четырьмя порами.

Средняя величина зрелых пыльцевых зерен у однолетних видов варьирует от 25,2 мкм у *M. lupulina* до 53,4 мкм у *M. turbinata* по полярной оси и от 22,2 мкм до 52,2 мкм у этих же видов в поперечнике по экватору. Соотношение этих величин наиболее близко к единице (1,02) у *M. turbinata*, наибольшее (1,14) у *M. lupulina*. В процессе развития, с момента образования микроспоры до зрелого пыльцевого зерна линейный размер по полярной оси увеличивается в 1,5–2,4 раза. Размеры пыльцевых зерен у многолетних видов люцерн по диаметру варьируют от 22,8 мкм до 43,4 мкм. *M. difalcata* и *M. trautvetteri* достоверно отличаются от остальных видов по размерам пыльцевых зерен. Среди последних выделяются две группы: *M. coerulea*, *M. quasifalcata*, *M. polychroa*, *M. sativa* с пыльцевыми зернами от 33,8 до 34,6 мкм и *M. glutinosa*, *M. falcata*, *M. cancellata* с пыльцевыми зернами 35,8–36,5 мкм. Менее всего из многолетних видов варьируют по размерам пыльцевых зерен *M. difalcata* и *M. polychroa*. Наименьшие размеры пыльцевых зерен зарегистрированы у диплоидных видов, несколько крупнее пыльцевые зерна тетраплоидов, самые крупные – у гексаплоидного вида *M. cancellata*.

Фертильность пыльцевых зерен изучена у 167 коллекционных образцов однолетних видов. Средний показатель фертильности пыльцевых зерен высок и колеблется от 85 до 100%. У 8 из 18 видов обнаружены коллекционные образцы с 100% фертильностью пыльцевых зерен. Средний процент фертильности по 9 многолетним видам варьировал от 67,2 до 83,9, но в пределах каждого вида встречаются как высоко-, так и среднефертильные растения. Наиболее высока фертильность у *M. difalcata* и *M. falcata* – 80 процентов растений этих видов имеют 76–100% фертильных пыльцевых зерен. Наиболее варьирует фертильность у *M. coerulea*, у которой лишь 38,5% изученных образцов имеют пыльцевые зерна с таким же высоким процентом фертильности. *M. sativa* по фертильности занимает промежуточное место среди исследованных видов. У многолетних видов не обнаружено ни одного коллекционного образца со 100% фертильностью или высокостерильного.

В целом в развитии пыльника и пыльцевых зерен однолетних видов не выявлено каких-либо отличий от многолетних видов *Medicago*. Раннее развитие мужского гаметофита, созревание которого происходит задолго до раскрытия цветка, в зеленых бутонах, скрытых чашелистиками, характерно и для многолетних, и для однолетних видов люцерны. Отличительной чертой однолетних *Medicago* является прорастание пыльцевых зерен в пыльниках.

Развитие и фертильность зародышевых мешков

Все исследованные виды люцерны имеют кампилотропные, крассинуцеллятные, двупокровные семязачатки. Самый верхний семязачаток со стороны рыльца обычно повернут к столбику, в то время как остальные – к основанию завязи.

Число семязачатков у разных видов люцерны различно, но постоянно у каждого вида. Число семязачатков в завязи у исследованных однолетних видов *Medicago* варьирует от 1 у *M. lupulina* до 15 у *M. orbicularis*. Наибольшее среднее число семязачатков зарегистрировано у *M. orbicularis* ($13,3 \pm 0,5$) и *M. intertexta* ($9,3 \pm 0,5$). Коллекционные образцы одного вида, разные по происхождению, не различаются существенно по числу семязачатков в завязи.

Общее число закладывающихся в завязи семязачатков у многолетних видов колеблется от 5,8 у *Medicago cancellata* до 9,6 у *M. coerulea*. Число семязачатков не коррелирует ни с длиной пестика, ни с размерами цветка, хотя длина пестика от основания завязи до кончика рыльца наименьшая у *M. cancellata* (в среднем 4,8 мм при длине распутившегося цветка 6,1 мм), но самые длинные пестики отмечены у *M. trautvetteri* (5,7 мм и 8,1 мм соответственно), среднее число семязачатков в завязи которых занимает промежуточное положение (9,0).

У всех исследованных видов люцерны обнаруживается дегенерация части семязачатков до опыления. Среднее число стерильных семязачатков на завязь для разных видов невелико (1–2) и в разные годы непостоянно, этот признак не является видовым.

В результате мейоза наряду с линейными тетрадами мегаспор формируются и тетраэдрические. Халазальная мегаспора из тетрады образует зародышевый мешок, остальные макроспоры дегенерируют, их остатки сохраняются длительное время. Зародышевый мешок развивается по Polygonum – типу. Антиподы эфемерны, они дегенерируют в процессе созревания зародышевого мешка.

После обособления клеток яйцевого аппарата, антипод и центральной клетки начинается увеличение размеров зародышевого мешка, которое идет параллельно с развитием бутона.

В созревающем зародышевом мешке в центральной клетке и яйцеклетке откладывается большое число крахмальных зерен; вычлененные зародышевые мешки, окрашенные йодидом калия, практически черного цвета. Мы подразделили крахмальные зерна, встреченные у однолетних видов, по размерам на крупные, мелкие и пылевидные. Пылевидные крахмальные зерна присутствуют в зародышевом мешке и в интегументах семязачатка. Они обнаруживаются в зародышевом мешке на всех стадиях его развития. Крупные и мелкие крахмальные зерна присутствуют только в зародышевом мешке. По наличию или отсутствию в зародышевом мешке крахмальных зерен определенного размера однолетние виды *Medicago* отличаются друг от друга. Большинство видов имеют крупные и пылевидные крахмальные зерна: *M. intertexta*, *M. orbicularis*, *M. arabica*, *M. scutellata*, *M. turbinata*. Причем у *M. scutellata* иногда крупные крахмальные зерна отсутствовали и присутствовали только пылевидные. У *M. turbinata* в разных зародышевых мешках встретились крупные и пылевидные крахмальные зерна или мелкие и пылевидные. У *M. lupulina* обнаруживаются только мелкие и пылевидные крахмальные зерна, а в отдельных случаях – только пылевидные. У видов, в зрелых зародышевых мешках которых присутствуют крупные крахмальные зерна, установлено постепенное увеличение размеров крахмальных зерен в процессе развития зародышевого мешка. Время появления крупных и мелких крахмальных зерен различно. Мы наблюдали появление крахмальных зерен в стадии двуядерного мешка у *M. scutellata*, *M. orbicularis*, *M. turbinata*, *M. lupulina*. У *M. intertexta* крахмальные зерна появляются на стадии четырехядерного зародышевого мешка. В зрелом зародышевом мешке у всех видов присутствует большое количество крахмальных зерен. Крахмальные зерна чаще всего скапливаются в центральной клетке, около полярных ядер, но нередко весь зародышевый мешок заполнен крахмальными зернами. В норме зародышевый мешок может содержать разное количество крахмальных зерен. Чаще всего встречались мешки с очень большим содержанием крахмальных зерен. Зародышевый мешок окружен углеводной оболочкой, которая становится заметной на стадии двуядерного зародышевого мешка. Толщина углеводной оболочки различна у разных видов. Самая мощная углеводная оболочка встретилась у *M. lupulina*, у *M. arabica*, *M. orbicularis*, *M. turbinata* она очень тонкая.

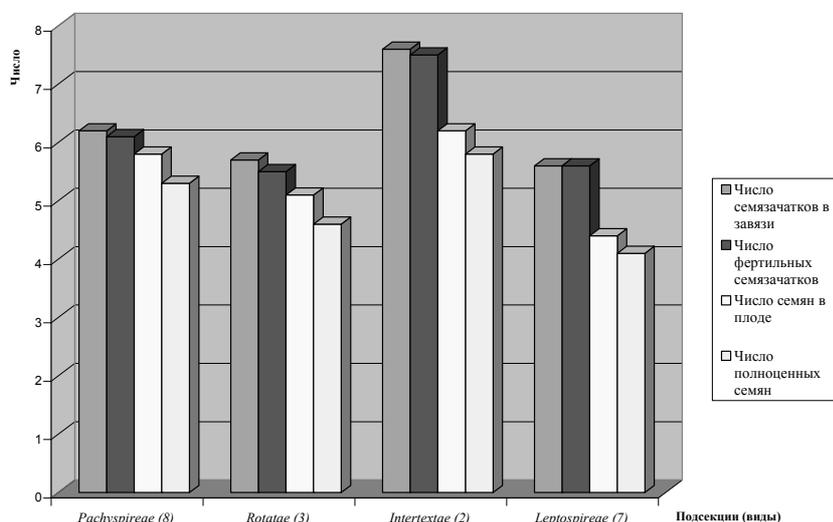
Зародышевые мешки, содержащие большое число крахмальных зерен, мы относили к фертильным. У однолетних видов к стерильным можно отнести зародышевые мешки длиной менее 100 мкм; зародышевые мешки, в которых (в результате нарушения синтеза крахмала), во-первых, встречаются мелкие крахмальные зерна у видов, для которых характерны в норме крупные крахмальные зерна; во-вторых, отсутствуют пылевидные крахмальные зерна у видов с мелкими и пылевидными зернами; в-третьих, зародышевые мешки с толстой углеводной оболочкой.

В развитии семязачатков и зародышевых мешков многолетних видов выявлены нарушения: гибель семязачатков происходит на всех стадиях развития завязи и семязачатков, начиная с заложения спорогенной ткани – археспориальных клеток – до момента созревания семян. Генетически закрепленная частичная гибель женского гаметофита наблюдается у видов как с малым, так и с достаточно большим числом семязачатков в завязи. Аномалии в строении семязачатков разнообразны, частота их встречаемости варьирует как у разных растений одного вида, так и между видами. Подобные нарушения выявлены и у однолетних видов люцерны, но они единичны.

Двойное оплодотворение. Зародыш и эндосперм. Семенная продуктивность

Период времени от начала прорастания пыльцы на рыльце до двойного оплодотворения составляет от 4 до 24 часов у разных видов. Процесс двойного оплодотворения у однолетних и многолетних видов рода *Medicago* не имеет особых отличий. Оплодотворение порогаемое, пыльцевая трубка изливает свое содержимое в одну из синергид, иногда разрушенными оказываются обе синергиды. Зигота после некоторого периода созревания делится поперечной перегородкой, образуя апикальную и базальную клетки. У многолетних видов первое деление зиготы отмечено через 48 часов после опыления, когда формируются 4–6 ядер эндосперма. У однолетних видов через 48 часов после искусственного триппинга наблюдались линейные и шаровидные зародыши с суспензором. У многолетних видов после принудительного самоопыления нормальное развитие зародыша выявлено в 2–3 семязачатках завязи (общее количество семязачатков в завязи от 5 до 15), в остальных семязачатках обнаружены дегенерирующие неоплодотворенные зародышевые мешки. У однолетних видов почти все семязачатки оплодотворены. Развитие зародыша исследованных видов идет по типу Caryophyllad, вариации *Medicago*. Длина подвеска варьирует в зависимости от числа образующих его клеток.

У многолетних видов соотношение числа семян и числа закладывающихся семязачатков составляет 1:10, у однолетних видов при благоприятных условиях в большинстве случаев число семян близко к числу закладывающихся семязачатков (рис.).



Потенциальная и реальная семенная продуктивность завязей однолетних видов из подсекций секции *Spirocarpos* рода *Medicago*.

Таким образом, сравнительно-эмбриологическое изучение формирования репродуктивных органов у однолетних и многолетних видов, различающихся системами размножения, указывает на сходство механизмов формирования мужского и женского гаметофитов, подтверждающее филогенетическое родство исследованных видов.

Различия между однолетними и многолетними видами рода *Medicago* L. по основным эмбриологическим характеристикам заключаются в количественных параметрах и темпах развития, которые можно использовать в качестве таксономических признаков.

Литература

База данных «Репродуктивная биология видов семейства *Fabaceae*» // Проблемы создания ботанических баз данных: рабочее совещ. Верещагина В.А., Новоселова Л.В., Колясникова Н.Л., Сивков А.В. Новосибирск, 2000. С.15–17.

Верещагина В.А., Новоселова Л.В., Колясникова Н.Л. Многолетние и однолетние виды *Medicago* L – две системы размножения // Ботанические исследования в Азиатской России: материалы XI съезда РБО. Барнаул, 2003. Т.2. С.133–134.

Верещагина В.А., Колясникова Н.Л., Новоселова Л.В. Репродуктивная биология видов рода *Medicago* L.- Пермь, 2004. 225 с.

ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРНЫХ МЕХАНИЗМОВ РЕАКЦИИ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ
У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Вишнякова М.А.

Санкт-Петербург, ГНУ ГНЦ РФ ВНИИР им. Н. И Вавилова

Реакция самонесовместимости препятствует самооплодотворению путем предотвращения контакта мужского и женского гаметофитов, что морфологически проявляется в отторжении собственных мужских гаметофитов пестиком на разных этапах их взаимодействия. Реакция ограничена спорофитными тканями пестика и, следовательно, осуществляется только в прогамной фазе оплодотворения, которая представляет собой каскад сложных цитологических взаимодействий мужского гаметофита и пестика. Общепринято, что контроль реакции самонесовместимости у большинства видов (практически всех, за исключением сем. *Gramineae*) осуществляется одним сложным геном *S*. В зависимости от времени и места экспрессии этого гена самонесовместимость делится на гаметофитную и спорофитную, имеющих целый ряд различий в морфологическом проявлении реакции (местом осуществления ее в пестике) и в задействованных структурах, в частности, разных типах пыльцевых зерен (двух- и трехклеточные), рылец (влажные и сухие), столбиков (открытые и закрытые), а также покрытий пыльцевых зерен (полленкит и трифина) (Вишнякова, 1994, 1997). В спорофитной системе распознавание и отторжение происходят рано – на рыльце, в гаметофитной – в столбике и завязи, то есть позднее. Данные молекулярной биологии свидетельствуют о различиях молекулярной массы продуктов гена самонесовместимости *S* в двух системах и об отсутствии их гомологии (Haring et al., 1990). К настоящему времени установлено разнообразие молекулярных механизмов самонесовместимости в разных семействах (Silva, Goring, 2001; Takayama, Isogai, 2005, и др.). Известно, что в пределах одного семейства цветковых растений встречается только один тип самонесовместимости. В пределах двух типов реакции самонесовместимости, в свою очередь, также существует определенная изменчивость в ее морфологическом проявлении, что также выражается в различии времени и места отторжения пыльцевого зерна или пыльцевой трубки в пестике. Нами установлена видоспецифичность и сорто-специфичность места ингибирования пыльцевых трубок у представителей целого ряда родов растений (Вишнякова, 1994). Существуют семейства, у которых происходит смешение некоторых атрибутов реакции, что придает ей промежуточный характер, который даже называют гаметофитно-спорофитным (Cope, 1961; Taroda, Gibbs, 1982; Zuberi, Lewis, 1988 и др.).

Длительная история изучения самонесовместимости вызвала к жизни множество вопросов о характере ее генетической детерминации, экспрессии гена(ов), его(их) продуктах, а также происхождении. В частности, до сих пор нет единого мнения о первичности типа реакции. Несмотря на кажущуюся и поддерживаемую большинством ученых очевидность относительной примитивности гаметофитного типа, подтверждаемому также и в его принадлежности представителям более примитивных двудольных и однодольных (*Magnoliales*, *Winterales*, *Hammamelidales*, *Nymphaeales*), по сравнению с более продвинутыми механизмами спорофитной самонесовместимости, свойственной представителям в основном высших порядков (*Asterales*, *Capparales*, *Caryophyllales*, *Malvales*), существуют стойкие убеждения в первичности последней (Zavada, 1984; Zavada, Taylor, 1986).

Изучив структурные механизмы реакции и ее морфологическое проявление у представителей 9 семейств (2 семейства со спорофитным типом и 7 семейств с гаметофитным), мы составили представление о возможных путях эволюции реакции, сопряженных с эволюцией мужского гаметофита и пестика. Сложившееся представление снимает целый ряд спорных вопросов, при этом, не вступая в противоречие с разнообразием представлений о продуктах гена и уникальности молекулярных детерминант, показанных для различных семейств.

Постулатом наших представлений является то, что совершенствование механизмов реакции направлено на максимально раннее распознавание и отторжение пестиком мужского гаметофита. Двумя крайними проявлениями реакции являются: отсутствие прилипания пыльцы к рыльцу (наиболее совершенное) и отторжение пыльцевой трубки в завязи (самое примитивное). В последнем случае не исключено взаимодействие двух гаметофитов: пыльцевой трубки и зародышевого мешка.

Приводим конспективное изложение выработанных нами положений о характере структурно-клеточных механизмов реакции самонесовместимости:

1. Допущение возможности синтеза продуктов гена *S* как в мейоците, так и в тапетуме (Pandey, 1970) определяет возможность локализации спорофитных детерминант, продуцентом которых является тапетум, не только в эскине в трифине (общепринятая концепция для спорофитного типа), но и наряду с продуктами гаметофитной фракции – в цитоплазме, а затем в интине пыльцевого зерна. В случае гаметофитной самонесовместимости локализация продуктов гена *S* в интине безусловна (рис.1).

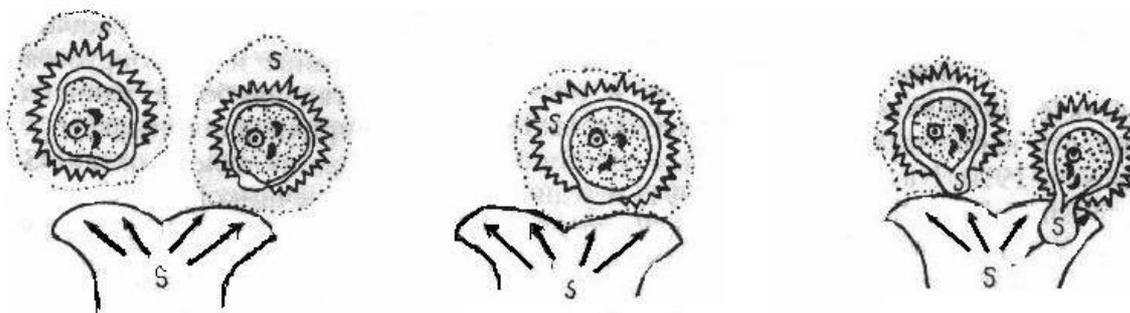


Рис.1. Схема синтеза и локализации продуктов гена *S* в процессе развития пыльцевого зерна. Точками условно обозначены спорофитные детерминанты самонесовместимости, крестиками – гаметофитные.

При спорофитном типе самонесовместимости продукты узнавания всегда находятся в рыльце и разнообразие проявления реакции зависит от локализации продуктов гена *S* в **пыльцевом зерне**:

- отсутствие прилипания пыльцы к рыльцу (вещества гена *S* в трифине);
- отсутствие прорастания пыльцевого зерна на рыльце (вещества гена *S* в экзине);
- ингибирование появившейся пыльцевой трубки в тканях рыльца (вещества гена *S* в интине) (рис.2).

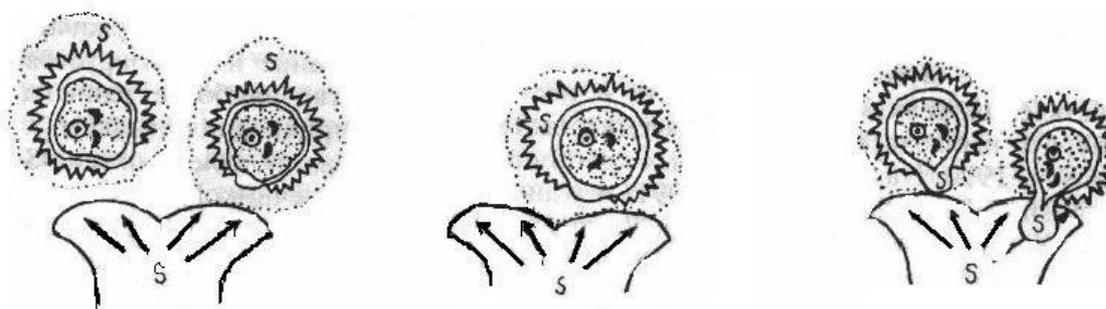


Рис.2. Морфологическое проявление реакции самонесовместимости в зависимости от локализации продуктов гена *S* в пыльцевом зерне при спорофитном типе контроля

При гаметофитном типе самонесовместимости продукты узнавания у мужского гаметофита находятся всегда в интине, разнообразие проявления реакции определяется различной глубиной осуществления реакции в столбике и завязи завязи зависит от локализации продуктов гена *S* в **пестике**, возможно, в месте их максимальной концентрации (рис.3).

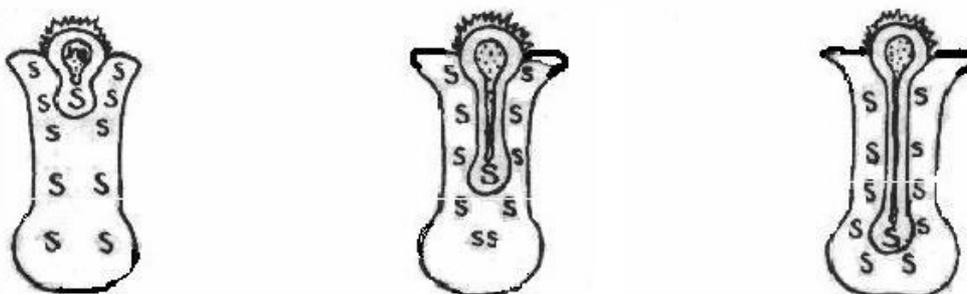


Рис.3. Морфологическое проявление реакции самонесовместимости в зависимости от локализации продуктов гена *S* в пестике при гаметофитном типе контроля

Места локализации продуктов гена *S* в пестике:

- у видов со спорофитной самонесовместимостью – в присущей им тонкой гидратированной пленке, покрывающей рыльце – пелликуле,

– у видов с гаметофитным контролем по пути роста пыльцевых трубок – в межклеточных пространствах проводникового тракта сплошных столбиков и/или в канальцевой жидкости открытых.

Основной эволюционный тренд механизмов реакции самонесовместимости – отдаление продуктов гена *S* от гаметофита в спорофит. В пестике это происходит по мере срастания плодолистика и превращения столбика из открытого в полузакрытый и закрытый и рыльца из влажного в сухое, – от зародышевого мешка в пелликулу. В пыльцевом зерне – в случае постмейотической экспрессии гена *S* – в спорофитные структуры – экзину и трифину. И в том, и в другом случаях самонесовместимость определяется спорофитом. Аналогию узнавания на уровне гаметофитов, как это происходит у *Pteridophytes* и *Gymnospermes*, или гамет, как у ранних цветковых, можно усмотреть у тех самонесовместимых видов, у которых пыльцевые трубки проникают в семязачатке и, возможно, входят в зародышевый мешок. Это позднее и сравнительно энергоемкое проявление самонесовместимости определяется гаметофитом со стороны пыльцы и, возможно, самим женским гаметофитом со стороны пестика.

На основе вышеизложенного можно предположить следующие этапы эволюции самонесовместимого реагирования:

- **спорофит—гаметофит** (наиболее примитивное). Экспрессия гена *S* домейотическая в спорофите и локализации его продуктов в интине/пыльцевой трубке и наличии компетенции узнавания у самого женского гаметофита. Пыльцевая трубка ингибируется в завязи после экспонирования ею веществ узнавания женскому гаметофиту. Проводя аналогию с голосеменными, где микроспора прорастает на поверхности яйцеклетки, перед этим преодолев сравнительно малое расстояние через ткань нуцеллуса, можно предположить, что такого рода взаимодействие могло возникнуть у ранних цветковых, карпели которых еще не образовали пестик с присущими ему структурами и функциями, что допускает, во-первых, наличие «голых» семязачатков, во-вторых, отсутствие у пестика функции узнавания. В качестве примера, по-видимому, можно привести гаметофитно-спорофитный контроль *Theobroma cacao* с ингибированием пыльцевых трубок в завязи (Cope, 1961);
- **гаметофит – гаметофит**. Осуществляется в случае более поздней экспрессии гена *S* – в цитоплазме пыльцевого зерна и получении компетенции узнавания женским гаметофитом. Пыльцевая трубка, в данном случае несущая гаметофитные детерминанты узнавания, реагирует с продуктами женского гаметофита. Ингибирование взаимодействия также осуществляется в завязи, что присуще многим видам с гаметофитным контролем самонесовместимости;
- **гаметофит – спорофит**. Принципиальное отличие от предыдущего взаимодействия заключается в отдалении продуктов узнавания от женского гаметофита в спорофитные ткани пестика. Реакция отторжения осуществляется в разных районах столбика, что характерно для видов с гаметофитным контролем. При наличии пелликулы, как это наблюдается в сем. *Roaceae*, реакция осуществляется на рыльце;
- **спорофит – спорофит** (наиболее совершенное). Экспрессия гена *S* постмейотическая. Компетенция узнавания принадлежит продуктам спорофита: экзине или трифине у пыльцевого зерна и тканям пестика. Кульминация совершенствования реакции – отсутствие прилипания пыльцы к рыльцу как результат взаимодействия трифины и пелликулы. Полагаем, что подобное взаимодействие наблюдается при действии так называемых «сильных» аллелей самонесовместимости у видов *Brassica*.

Наши построения об эволюции структурных механизмов самонесовместимого взаимодействия не входят в противоречие с теорией одного из крупнейших специалистов по генетике самонесовместимости К.Рандеу (1979) о первичной (межвидовой) и вторичной (внутривидовой) специфичности. Согласно этой теории, первичное узнавание пыльцы семяпочками было примитивной спорофитной детерминацией, которая путем дубликации цистронов преобразовалась в генный комплекс вторичной гаметофитной специфичности (самонесовместимости), в свою очередь эволюционирующей в спорофитную самонесовместимость.

Предложенная нами схема отражает также преемственность структурных механизмов реакции двух типов генетического контроля самонесовместимости и может в каждом конкретном случае объяснить смешение признаков реакции двух типов, совокупность которых в классическом варианте, характерном для каждого типа реакции, встречается у цветковых далеко не всегда.

Литература

- Вишнякова М. А. Структурно-функциональные основы несовместимости у растений: Авто-реф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 32 с.
- Вишнякова М. А. Эволюционная преемственность структурных механизмов гаметофитного и спорофитного типов реакции самонесовместимости // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 1–11.
- Cope F.W. The mechanism of pollen-incompatibility in *Theobroma cacao* // Heredity. 1962. Vol. 17. P. 157–182.

- Haring V., Gray J. E., McClure B. A. et al. Self-incompatibility: a self-recognition system in plants // *Science*. 1990. Vol. 250. N 91842. P. 937–941.
- Pandey K. K. Time and site of *S*-gene action, breeding systems and relationships in incompatibility // *Euphytica*. 1970. Vol. 19. P. 364–372.
- Pandey K. K. Overcoming incompatibility and promoting genetic recombination in flowering plants // *New Zeal. J. Bot.* 1979. Vol. 17. N 4. P. 645–663.
- Silva N., Goring D.R. Mechanisms of self-incompatibility in flowering plants // *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2001. Vol. 58. N 14. P. 1988–2007.
- Takayama S., Isogai A. Self-incompatibility in plants // *Annual Review of Plant Biology*. 2005. Vol. 56. P. 467–489.
- Taroda N., Gibbs P. E. Floral biology and breeding system of *Sterculia chicha* St. Hil. (*Sterculiaceae*) // *New Phytologist*. 1982. Vol. 90. N 4. P. 735–743.
- Zavada M. S. The relation between pollen exine sculpturing and self-incompatibility mechanisms // *Plant Syst. Evol.* 1984. Vol. 147. N 1–2. P. 63–78.
- Zavada M. S., Taylor T. N. The role of self-incompatibility and sexual selection in the gymnosperm-angiosperm transition // *Amer. Natur.* 1986. Vol. 128. P. 538–550.
- Zuberi M. I., Lewis D. Gametophytic-sporophytic incompatibility in the *Cruciferae*—*Brassica campestris* // *Heredity*. 1988. Vol. 61. P. 367–377.

АНОМАЛИИ В РАЗВИТИИ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ ПОДСОЛНЕЧНИКА

Воронова О.Н.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им.В.Л.Комарова РАН

Подсолнечник – одна из главных сельскохозяйственных культур России. Но, невзирая на важность культурного подсолнечника, вопросы его репродуктивной биологии привлекли внимание немногих эмбриологов (Устинова, 1955, 1964, 1970; Дзюбенко, 1959; Тодерич, 1988; Newcomb, 1973; Yan Huang et al., 1991, и другие).

Исследования различных сортов культурного подсолнечника показало, что обычно в семязчатке закладывается одна археспориальная клетка, зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу и формируется один зародыш Asterad-типа (*Senecio* – вариация) (Устинова, 1964; Newcomb, 1973; Тодерич, 1988; Yan Huang et al., 1991); отклонения наблюдались крайне редко (Устинова, 1955, 1970).

У диких видов, а также у линий и форм культурного подсолнечника отмечается большее разнообразие возможных путей формирования женских репродуктивных структур (апоспория, гемигамия, полиэмбриония и т.п.), чем у культурного подсолнечника (Дзюбенко, 1959; Тодерич, 1988; Pleten et al., 2001; Voronova, 2005; Воронова, 2006; Воронова, Гаврилова, 2007), но роль апомиксиса в системе размножения у подсолнечника остается еще не до конца понятной.

В опытах по межвидовой гибридизации, у некоторых ЦМС линий подсолнечника, опыленных пыльцой многолетних диких *Helianthus*, были выявлены дополнительные зародышевые мешки, апоспорические по происхождению. Они были обнаружены в разное время после опыления (от двух часов до девяти суток) и в разных комбинациях опылений (см. таблицу). Набор элементов у апоспорических зародышевых мешков был, как правило, схож с таковым у основного и включал яйцеклетку, синергиды, полярные ядра (или вторичное ядро центральной клетки) и антиподы.

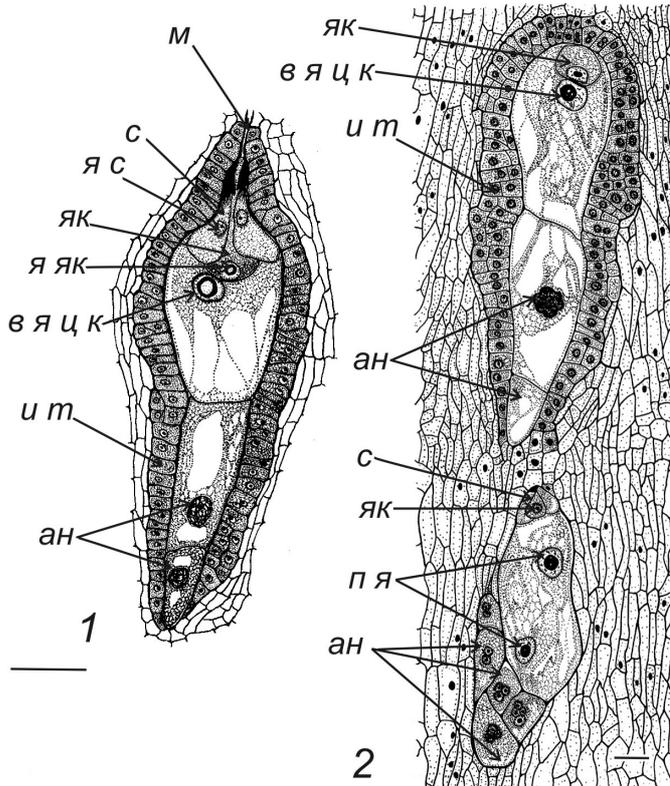


Рис. 1. Строение зрелого зародышевого мешка *Helianthus annuus* перед опылением и после опыления дикими видами подсолнечника (линия ВИР116).

1 – зародышевый мешок перед опылением; 2 – зародышевый мешок и примыкающий к нему апоспорический зародышевый мешок спустя 1,5 ч после опыления.

ан – антипода, ит – интегументальный тапетум, м – микропиле, п я – полярное ядро, с – синергида, як – яйцеклетка, я с – ядро синергиды, в я ц к – вторичное ядро центральной клетки, я я к – ядро яйцеклетки. Масштабная линейка: 1,2 – 15мкм.

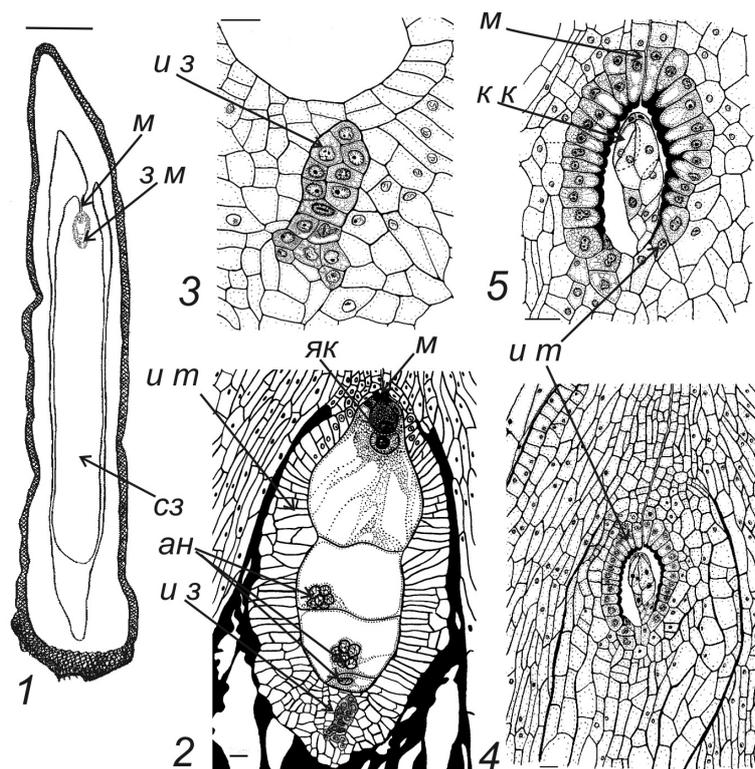


Рис. 2. Строение завязи и зародышевого мешка *Helianthus annuus* с различными аномалиями в развитии (линия ВИР116).

1 – завязь на момент опыления; 2 – дегенерирующий зародышевый мешок с интегументальным зародышем (7 сут. после опыления); 3 – интегументальный зародыш; 4 – семязачаток без зародышевого мешка (7 сут. после опыления); 5 – комплекс клеток, формирующий вместо зародышевого мешка.

с з – семязачаток, з м – зародышевый мешок, и з – интегументальный зародыш, к к – клеточный комплекс; м – микропиле, остальные – те же как на рис. 1. Масштабная линейка: 1 – 400мкм; 2–5 – 20мкм.

Различия касались размеров, количества и степени дифференциации элементов.

Апоспорические зародышевые мешки закладывались позже основного и развивались асинхронно с ним (Voronoва, 2005; Воронова, Гаврилова, 2007).

Обнаружены случаи формирования интегументальных зародышей в семязачатках ЦМС линии ВИР 116. Материнские растения были опылены пыльцой *H. occidentalis*. Оплодотворение не происходило и, спустя 7 суток после опыления, зародышевый мешок почти полностью дегенерировал. В отдельных случаях сохранялся яйцевой аппарат, антиподы или вторичное ядро центральной клетки, Интегументальный тапетум становился многослойным, а его клетки – прозрачными, с плохо заметным ядром. Зародыши располагались в халазальной области интегументального тапетума, обращаясь апикальным полюсом в сторону микропиле. Зародыши формировались, по-видимому, из эмбрионального клеточного комплекса подобно тому, как это происходит в культуре *in vitro* (Бутенко, 1975; Батыгина, Бутенко, 1981) и состояли из 1–2 клеток подвеска и 7–8 клеток собственно зародыша – темноокрашенных с крупным, хорошо выраженным ядром с четким ядрышком.

По строению они соответствовали половым зародышами Asterad-типа (Senecio – вариация).

Отмечалось и противоположное явление – полное отсутствие зародышевого мешка в отдельных семязачатках у некоторых ЦМС линий. Все структуры семязачатка были нормально сформированы, фазы их развития и взаимное расположение элементов соответствовали стадии развития цветка. На месте зародышевого мешка, в полости окруженной интегументальным тапетумом, обнаруживалось несколько мелких и 1–3 крупных клетки, со светлой, сильно вакуолизированной цитоплазмой, и небольшим ядром. Вероятно, эти клетки являются нуцеллярными по происхождению и сохраняются длительное время (Воронова, 2006).

Отсутствие основного зародышевого мешка и формирование апоспорического могло наблюдаться в одном и том же семязачатке.

Пути репродукции у линий и форм культурного подсолнечника более разнообразны, чем у перекрестноопыляющихся сортов-популяций. В процессе селекционной работы над подсолнечником неоднократно использовалась межвидовая гибридизация, и менялся способ опыления: на первом этапе шел поиск автофертильных форм, затем среди них выделяли стерильные линии, и поддерживали их путем самоопыления, а для получения промышленных гетерозисных гибридов линии ЦМС вновь перекрестно опыляют. Баланс, существующий в репродуктивной системе сортов, оказывается нарушенным у линий и гибридов.

Стресс, вызванный комплексом факторов (гибридизацией, задержкой опыления и окружающими условиями), способствует реализации морфогенетического потенциала культурного подсолнечника. Это проявляется в альтернативных путях развития репродуктивных структур, заложении дублирующих структур, обеспечивая работу системы надежности (Батыгина, 1994).

Встречаемость аномалий в развитии семязачатка в разных комбинациях опылений культурного подсолнечника (линии ВИР 114, ВИР 116 и ВИР151) дикими многолетними видами *Helianthus*.

Комбинация опыления	Число семязачатков		
	всего, шт	с клеточным комплексом вместо зародышевого мешка,%	с апоспорическими зародышевыми мешками,%
ВИР 114 А x <i>H. ciliaris</i>	35	2,9	51,4
ВИР 116 А x <i>H. nuttalli</i>	55	0	14,5
ВИР 116 А x <i>H. occidentalis</i>	43	20,9	14,0
ВИР 114 А x <i>H. occidentalis</i>	85	1,2	11,8
ВИР 114 А x <i>H. giganteus</i>	69	0	10,0
ВИР 114 А x <i>H. nuttalli</i>	35	34,3	8,6
ВИР 116 А x ВИР 116 Б (пыльца хранилась 3 сут. при t 0–4°C)	32	0	6,7
ВИР 116 А x <i>H. divaricatus</i>	35	14,3	5,7
ВИР 114 А x <i>H. hirsutus</i>	89	16,9	4,5
ВИР 151 А x <i>H. occidentalis</i>	30	0	3,3
ВИР 116 А x <i>H. giganteus</i>	45	0	2,2
ВИР 114 А x ВИР114Б	119	3,4	1,7
ВИР 116 А x ВИР116Б	49	0	0
ВИР 116 А x <i>H. maximiliani</i>	48	0	0
ВИР 116 А x <i>H. ciliaris</i>	46	0	0
ВИР 116 А x <i>H. decapetalis</i>	45	0	0
ВИР 116 А x <i>H. mollis</i>	44	0	0
ВИР 116 А x <i>H. strumosus</i>	40	0	0

Автор благодарит сотрудников ВНИИ растениеводства им.Н.И.Вавилова и Кубанской опытной станции ВНИИР, особенно, В.А.Гаврилову, В.Т.Рожкову и Т.Т.Толстую за помощь в получении материала для исследований.

Работа выполняется при поддержке РФФИ проект №08-04-00076 и гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ РФ проект № НШ-2096.2008.4.

Литература

- Батыгина Т.Б. Апомиксис, агамоспермия и вивипария и их роль в системе репродукции растений // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований. Саратов, 1994. С. 16–18.
- Батыгина Т.Б., Бутенко Р.Г. Морфогенетические потенции зародыша покрытосеменных растений (на примере представителей рода *Raeonia* сем. *Raeoniaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 11. С. 1531–1547.
- Бутенко Р.Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. М. 1975.
- Воронова О. Аномалии в развитии генеративной сферы у некоторых ЦМС линий подсолнечника // Conferința științifică internațională „Invățământul superior și cercetarea – piloni ai societății bazate pe cunoaștere” dedicată jubileului de 60 ani ai Universității de Stat din Moldova. Chișinău, Moldova. 2006. С. 335–336
- Воронова О.Н., Гаврилова В.А. Аспория у подсолнечника // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1535–1544.
- Дзюбенко Л.К. Цитоембріологічне дослідження жіночої генеративної зони в насінному зачатку соняшника (*Helianthus L.*) // Укр. бот. журн. 1959. Т. 16. № 3. С. 8–19.
- Тодерич К.Н. Эмбриология подсолнечника (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* и другие): Дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 256с.
- Устинова Е.Н. Явление аспории у подсолнечника // ДАН СССР. 1955. Т. 100. № 6. С. 1163–1166.
- Устинова Е.Н. Изменчивость женского гаметофита у подсолнечника (*Helianthus annuus L.*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т.69. Вып.4. С. 111–117.
- Устинова Е.Н. Апомиксис у подсолнечника // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 110–116.
- Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization // Can. J. Bot. 1973a. Vol. 51. P. 863–878.
- Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization // Can. J. Bot. 1973b. Vol. 51. P. 879–890.
- Pleten S., Tarabrina A., Voronova O., Pershin A., Batygina T. Is there hemigamy in *Helianthus annuus*? // Abstracts Xth International Conference on Plant Embryology (5–8 September, 2001, Nitra, Slovak Republic), 2001, P. 50.
- Voronova O.N. Is there apospory in sunflower? // Abstracts of XVII International Botanical Congress, Vienna, Austria 17–23 July 2005, P. 484.

Yan H., Yang H.-Y., Jensen W.A. Ultrastructure of the developing embryo sac of sunflower (*Helianthus annuus*) before and after fertilization // Can. J. Bot., 1991. Vol. 69. №1. P.191–202.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРЕССЫ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ У РАСТЕНИЙ В РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПЕРИОД

Гончарова Э. А.

Санкт-Петербург, ГНУ ГНЦ РФ Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства
им. Н.И.Вавилова

Физиологическая активность, биологическая и семенная продуктивность растений определяется устойчивостью или надежностью биологической системы, её способностью регулировать и устанавливать в процессе экологического приспособления на новом уровне нарушенное при изменении обстановки равновесие между внутренней организацией и средой.

В связи с этим изучение саморегуляции растений, выяснение механизмов эндогенной координации функций различных органов и физиологических процессов в системе целого растения, имеет первостепенное значение. Особую актуальность представляет изучение жизнедеятельности растений в период плодоношения в связи с общей продуктивностью растений в изменяющихся условиях окружающей среды (Гончарова 1985, 1995)

Продуктивность растений зависит от многих факторов среды, но наиболее существенна эта зависимость от основных агрометеорологических параметров (водообеспеченности растений, температуры воздуха, физико-химических свойств почвы и др.).

При рассмотрении экспериментальных данных характера изменения структуры урожая разных по биологии и морфологии видов культурных сочноплодных растений (овощные, плодовые, цитрусовые, ягодные) под влиянием различных экологических экстремальных факторов (засуха, засоление, жара) выявляется большое количество аналогий, на основании которых сформулированы общие закономерности изменения элементов структуры урожая растений (Гончарова, 1995).

Во-первых, действие разных стрессов на структуру урожая растений однотипно, что позволяет рассматривать общую реакцию на культурах другого типа возделывания (посадки растений, саженцами, плетями и т.п.). Поэтому и общая продуктивность поля (посадки) в основном определяется у них изменчивостью среднего урожая с отдельного растения, которая зависит от трех основных компонентов – числа плодоносных элементов (кистей, ветвей, плодоносов и т.д.), числа генеративных органов на плодоземелементе (последовательно сменяющихся по цепи цветок-завязь-плод) и абсолютной массой плода. При этом обнаружилось, что последних два компонента, а особенно масса плода, существенно различаются на плодоносных элементах разного порядка как по своим величинам, так и по изменчивости в стрессовых ситуациях.

При неблагоприятных условиях сокращается количество плодоносных элементов (число кистей, плодонесущих побегов, и т.п.). Хотя у сочно-плодных культур это явление выражено слабее, чем, например, у злаков, но оно наблюдается, выражаясь в том, что некоторая часть плодоносов либо не развивается, либо остается неплодоносной. Биологический смысл этого явления заключается в том, что растение саморегуляцией избавляется от излишних потребителей пластических веществ, которые в стрессовых условиях становятся ему «тяжелой обузой», и направляет все свои ресурсы (в том числе и H₂O) на обеспечение лишь той части плодоносов, на которых формируются наиболее жизнеспособные плоды или семена (Гончарова, 2005). Понимать и учитывать это свойство саморегуляции, выработанное и закрепленное у всех растений многовековой эволюцией, чрезвычайно важно для растениеводства почвенно-климатических зон с экстремальными условиями.

Другой компонент структуры урожая – количество плодов на плодоносе – регулируется путем образования определенного числа предшественников плода (цветков) и поддержания уровня плодонагрузки на последующих фазах онтогенеза. Число зачатков плодов генетически детерминировано довольно жестко и мало изменяется под влиянием даже сильных стрессов; причём в особо благоприятных условиях среды потенциальную возможность развития в плоды имеют, вероятно, все эти зачатки. В естественной природной обстановке у растений развивается в плоды лишь небольшая часть от числа их предшественников (цветков и даже завязей). В экстремальных условиях среды эта депрессия плодобразования резко усиливается. Осуществляется этот процесс и путём стерилизации цветков (не образуется завязи), и путём блокирования роста и развития уже образовавшихся завязей или массового сбрасывания завязей и плодов.

Подавление роста и налива плодов под влиянием неблагоприятных гидротермических факторов приводит к снижению их массы, что нередко связано также с ухудшением товарно-хозяйственных качеств получаемой продукции. Удаление части плодов приводит к увеличению размеров оставшихся на растении, особенно

заметному именно в стрессовых условиях. Эти факты показывают наличие конкуренции между плодами за питательные вещества, но, однако, раскрывают пути возможного улучшения качества урожая при стрессах путём искусственного регулирования у растений их плодонагрузки (Гончарова, 2007).

Экспериментально показано, что между количеством плодов и их средней массой часто проявляются обратные коррелятивные связи, особенно отчетливые в стрессовых условиях. Даже при непродолжительном стрессе нередко наблюдается на растении общий угнетающий эффект, последствие которого может ощутимо проявляться и на тех элементах структуры урожая, которые формируются после смены экстремальных условий на относительно оптимальные.

Заслуживает внимания и другой факт. Масса плода зависит в основном от размеров окружающих зародыш тканей (перикарпий плода и т.д.). В процессе длительной селекционной практики человек сознательно добился гипертрофического увеличения размеров этих тканей, что ни для отдельного растения, ни для вида в целом не является биологически необходимо, а иногда и целесообразно. В стрессовых условиях резко усиливается проявление эволюционно целесообразных для вида «диких» механизмов саморегуляции жизнедеятельности растений. Именно поэтому в таких условиях у растений столь легко снижается масса плодов, особенно у растений крупноплодных культур.

Рассмотренные количественные зависимости изменения отдельных элементов структуры урожая под влиянием экстремальных погодно-климатических и почвенных условий, выявляют общность их характера для разных видов растений и разных типов стрессов, раскрывают биологическую обусловленность этих изменений с позиций законов существования видов.

Литература

- Гончарова Э.А. Эндогенная регуляция плодоношения сочноплодных культур, адаптация их к экстремальным воздействиям и проблемы диагностики устойчивости: Автореф... дис. д-ра биол. наук. Кишинев, 1985. 48 с.
- Гончарова Э.А. Физиологические основы селекции растений. Саморегуляция плодоношения сочноплодных растений. СПб, 1995, Т. 2, С. 352–432.
- Гончарова Э.А. Водный статус культурных растений и его диагностика. СПб, 2005. 112 с.
- Goncharova E.A. Genetically determined function of the sink-source system at the reproductive stage and its role in the development of plant adaptive capability. Sink-source relationships in plants. Kaliningrad, 2007.

К ЭМБРИОЛОГИИ *SIDERITIS CATTILARIS* (LAMIACEAE)

Жинкина Н.А., Батыгина Т.Б.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Sideritis cattilaris Juz. (железница мисковидная) – эндемичное растение Крымских скал и пастбищ южного побережья. Этот вид относится к роду железниц, который распространен в Южной Европе, Малой Азии и Северной Америке. Это эфирно-масличные, лекарственные, декоративные и пищевые растения. Цветки используют при лечении туберкулеза легких и при респираторных инфекциях. Известно, что в семенах *Sideritis cattilaris* обнаружено жирное масло. Центры биологического (таксономического) разнообразия яснотковых, сосредоточены за пределами России, и сырьевая база малодоступна, поэтому возникла необходимость их интродукции. На базе научно опытной станции Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (пос. Отрадное, Приозерский район, Ленинградской области) создана коллекция яснотковых (около 35 видов). С 1986 года выращивался данный вид наряду с другими видами рода железниц, используя посевной материал собранный в районе г. Алушта. Как известно, один из ключевых вопросов ботанического ресурсосведения – выявление факторов и механизмов, определяющих семенную продуктивность растений.

Первичная интродукционная оценка выявила у большинства видов рода *Sideritis* низкую семенную продуктивность. В связи с этим возникла необходимость установления основных причин, препятствующих семенному возобновлению, которые служили бы ключом к пониманию репродуктивной стратегии данных интродуцентов.

Нами проведено эмбриологическое исследование *Sideritis cattilaris*. Семязачаток анатропный, сидячий, с единственным интегументом, тенуинуцеллярный, имеется гипостаза и фуникулярный обтуратор. Отмечено наличие интегументального тапетума. Археспорий одноклеточный. Parietalная клетка отсутствует. Тетрада микроспор линейная. Зародышевый мешок развивается по Polygonum – типу.

Пыльник 4-гнездный, 2-тековый, гнезда объединены попарно связником, в центре которого проходит проводящий пучок. Каждая тека раскрывается продольной щелью. Стенка пыльника формируется по центробежному, или типу двудольных. Стенка зрелого пыльника состоит из эпидермиса, покрытого тонким слоем кутикулы, и эндотеция с фиброзными утолщениями. Мейоз в микроспороцитах, в большинстве своем, протекает без нарушений.

Образование тетрад микроспор происходит по симультанному типу, микроспоры тетраэдральные. Пыльцевые зерна 3-клеточные. Исследование выявило, наличие аномальных пыльцевых зерен.

Исследование генезиса пыльника позволило обсудить причины низкой завязываемости семян. Одной из причин низкой семенной продуктивности является наличие аномалий в микроспорогенезе и при развитии пыльцевых зерен, что ведет к снижению фертильной пыльцы и формированию невыполненных семян. Однако, нельзя исключить и тот факт, что отсутствие достаточного количества опылителей в период цветения тоже может приводить к плохой завязываемости семян. Это может быть следствием дождливых погодных условий в период цветения и неспособности к самоопылению.

Литература:

- Дзевалтовский А.К.* Эмбриология губоцветных (*Labiatae Juss.*) // Бот. журн. 1976. Т.64. №1. С.100–111.
Жинкина Н.А., Батыгина Т.Б. Эмбриология представителей семейства *Lamiaceae* в связи с интродукцией // Матер. Межд. Конф. по анатомии и морфологии растений СПб, 2002. С.142–143.
Камелина О.П., Проскурина О.Б., Жинкина Н.А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т.77. №4. С.93–96.
Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
Шевченко С.В., Дьяченко А.Д. Мужская генеративная сфера *Sideritis catilaris* L. (сем. *Lamiaceae*) // Бюл. Нит. Бот. Сада. 2004. Вып. 89, С.108–112.
Якобсон Е.Л. Перспективные виды рода *Agastache* *Clayt. Ex Gronov* при интродукции на северо-западе России. // Матер. Науч. конф. «Интродукция харчових и кормових рослин». Киев, 1994. С.162–163.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ОДНОЛЕТНИХ И МНОГОЛЕТНИХ БОБОВЫХ

Зимницкая С. А., Кутлунина Н. А.

Екатеринбург, Уральский государственный университет

Репродуктивная стратегия вида, как основа его жизненной стратегии, является главным фактором формирования и реализации адаптивных возможностей вида, его эффективного воспроизводства и распространения. Изучение структурных элементов репродуктивной стратегии вида и динамики репродуктивных стратегий популяций при взаимодействии с абиотическими и биотическими факторами среды позволяет не только понять и объяснить современное состояние той или иной популяции, но и прогнозировать ее дальнейшее изменение. Исследование с этой точки зрения бобовых представляется актуальным, поскольку среди их представителей – важнейшие компоненты природных и культурных фитоценозов, ресурсные виды, обладающие целым рядом хозяйственно-ценных качеств, а также виды, популяции которых нуждаются в мониторинге состояния и охране.

Оценка репродуктивной стратегии вида включает в себя целый комплекс взаимосвязанных и взаимозависимых показателей, от которых прямо или косвенно зависит система размножения. Важнейшие среди них – жизненная форма, формирование вегетативных и генеративных органов, наличие и эффективность вегетативного размножения, особенности эмбриогенеза и опыления, формирование элементов семенной продуктивности и факторы, определяющие ее снижение, качество семян.

Нами были изучены особенности репродуктивной биологии 25 видов бобовых на Урале, которые относятся к родам *Amoria*, *Astragalus*, *Chrysaspis*, *Glycyrrhiza*, *Melilotoides*, *Trifolium*, *Trigonella*. Среди изученных видов представлены как однолетние, так и многолетние растения. Однолетние виды – стержнекорневые травянистые монокарпики. Многолетние виды представлены поликарпическими травами, кустарничками и полукустарничками. Поскольку однолетние виды клевера и пажитника не имеют вегетативного размножения, то можно предположить, что в сравнительной оценке репродуктивных стратегий однолетних и многолетних видов основным показателем будет именно вегетативное размножение. Однако, сложность и пластичность системы семенного размножения бобовых, прежде всего их систем опыления, показывает, что она также вносит существенный вклад в изменчивость их репродуктивных стратегий.

Эффективность вегетативного размножения у многолетних видов не одинакова. Это определяется характером подземных органов, наличием специализированных органов вегетативного разрастания и размножения. Так, например, вегетативно подвижными являются виды солодки, имеющие мощные ползучие корневища, а также клевер ползучий и клевер земляничный с длинными ползучими укореняющимися в узлах надземными побегами, которые обеспечивают не только активное разрастание и легкий переход партикул к автономному существованию, но и глубокое их омоложение. Менее эффективным вегетативным размножением обладают виды с коротким корневищем, например, клевер луговой. Каудекс клевера горного

может обеспечить только старческую партикуляцию, что продлевает генеративную фазу особи, но не обеспечивает омоложение партикул.

Существенное значение для оценки семенного размножения бобовых имеет тип генеративных побегов. У бобовых формируются простые пазушные соцветия двух типов – кисть и головковидная кисть. У видов со слабо ветвящимися генеративными побегами (клевер горный, клевер волосистоголовый, клевер паннонский) цветение краткосрочно. У видов, с сильно ветвящимися генеративными побегами (клевер ползучий, виды соловки, пажитник плоскоплодный), цветение сильно растянуто.

Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у всех изученных видов протекают без существенных нарушений. Только в единичных случаях мы отмечали повышение уровня стерилизации пыльцевых зерен на фоне крайне неблагоприятного воздействия окружающей среды (Зимницкая и др., 2005). Как правило, уровень стерилизации невысок и не может оказать существенного влияния на эффективность оплодотворения.

Как показывают наши исследования, одним из основных лимитирующих семенное размножение факторов у изученных видов бобовых является стерилизация семязачатков. В завязи однолетних и многолетних видов закладывается разное число семязачатков. Их может быть 2 (виды *Trifolium*, *Chrysopsis*, *Amoria montana*, *Trigonella caerulea*), от 2 до 6 – у *A. repens*, у видов *Glycyrrhiza* – 6–9, у *Melilotoides platycarpus* – 5–13, у *Trigonella foenum-graecum* и *Astragalus cornutus* – 16–25, у *A. karelinianus* – 7–25, *A. wolgensis* – 21–35. Значительная часть этих семязачатков стерилизуется еще до начала цветения. Доля aberrантных семязачатков у однолетних видов в среднем составляет у клевера пашенного 79%, клевера каштанового – 50%, пажитника голубого – 18%, пажитника греческого – 50%. У многолетних видов этот показатель имеет самое низкое значение у пажитника плоскоплодного – 16%, а самый высокий уровень стерилизации отмечен для клевера горного – 58% и астрагала рогоплодного – 64%.

Известно, что отмирание определенного числа семязачатков обусловлено закономерностями репродуктивной биологии видов. Существуют общие положения, которые определяют, что в среднем для однолетних видов число фертильных семязачатков должно составлять 85%, а для многолетних – 50% (Wiens, 1984). Безусловно, генотипические особенности обуславливают и межвидовую, и внутривидовую изменчивость видов по степени стерилизации. Однако обращает на себя внимание тот факт, что уровень стерилизации клевера пашенного, клевера каштанового, пажитника греческого на Урале значительно выше среднего для однолетних видов.

После распускания цветка фертильность семязачатков без оплодотворения сохраняется в условиях Среднего Урала у *Trifolium arvense* – 2–3 суток, *T. trichocephalum* – 3–4 суток, *T. pratense* и *T. pannonicum* – 5–7 суток, *Amoria montana* – 4–5 суток, *Melilotoides platycarpus* – 6–7 суток, *Trigonella caerulea* – 3–6 и *T. foenum-graecum* – 3–5 суток. Продолжительность цветения для энтомофильных видов является фактором адаптации. Морфологически цветок мотылькового типа, характерный для этого семейства, является результатом специализации именно к перекрестному опылению и классическим примером энтомофильного цветка. Действительно, для большинства изученных многолетних видов бобовых (кроме клевера ползучего и клевера земляничного) характерна облигатная энтомофильность. Самоопыление может быть представлено только в форме гейтоногамии, эффективность которой незначительна.

В популяциях однолетних видов (клевер: пашенный, каштановый, шуршащий; пажитник голубой и греческий), а также у клевера ползучего и клевера земляничного обнаружена сложная система опыления, включающая три типа опыления: ксеногамия, автогамия и клейстогамия, но их эффективность различается.

Цветки разных типов опыления клевера (златоштитника) каштанового внешне не имеют четких морфологических отличий и обнаружены в разных ярусах соцветия. Подробное изучение структуры цветков выявило потенциальную их готовность к перекрестному опылению и изменению типа опыления в случае отсутствия опылителей. Так как цветки этого вида мало привлекательны для насекомых, то описанное явление можно рассматривать как компенсаторный механизм, обеспечивающий опыление при любых обстоятельствах, что, несомненно, является адаптивным признаком. Сравнительный количественный анализ цветков разных типов опыления показал, что преимущественным типом опыления этих видов действительно является самоопыление в форме автогамии и клейстогамии, но перекрестное опыление не исключено, особенно в нижних ярусах соцветия, развитие цветков, в которых происходит значительно быстрее.

Структура системы опыления клевера пашенного отличается, прежде всего, тем, что имеются строгие закономерности распределения цветков разных типов опыления по ярусам соцветия. Подавляющее большинство клейстогамных цветков расположено в трех верхних ярусах, в то время как автогамные и перекрестноопыляющиеся – в нижних и средних. Анализ пространственного распределения некоторых показателей семенной продуктивности по ярусам соцветий показал, что и в этом случае выделяются три верхних яруса. Уровень семенной продуктивности в них оказался значительно ниже, чем в остальных ярусах соцветия. Математическая обработка данных подтвердила, что наблюдаемые результаты по типу опыления цветка и его семенной продуктивности взаимосвязаны и

позволила сделать вывод о том, что основной вклад в формирование семенной продуктивности клевера пашенного вносят перекрестное опыление и автогамия. Клейстогамия не играет важной роли в функционировании системы размножения этого вида. По мнению Uрhof (1938: цит. по Демьянова, 2000) клейстогамные цветки следует рассматривать как запаздывающие в развитии, рано функционирующие формы хазмогамных цветков. Возможно, неэффективность этого типа опыления у клевера пашенного связана с тем, что происходит оно на ранних этапах бутонизации, когда семязачатки еще не готовы к оплодотворению.

Несмотря на наличие сложной системы опыления, основным типом опыления клевера ползучего и клевера земляничного является перекрестное. Однако наблюдения за клевером ползучим в нехарактерных для него местообитаниях показали усиление роли автогамии, прежде всего, на фоне отсутствия опылителей. В то же время аномальное развитие рыльца и столбика приводит к реализации клейстогамии.

Известно, что факультативная клейстогамия – очень нестабильное явление, возникающее как реакция на неблагоприятные изменения окружающей среды. Судя по полученным результатам, можно предположить, что клейстогамия у этих видов клевера носит характер случайного явления. Однако, ее низкая эффективность относительна и в случае лимитирования других типов опыления, прежде всего перекрестного, клейстогамия сыграет свою роль.

Подобные закономерности наблюдаются и у пажитника голубого при интродукции за пределами природного ареала.

Следует отметить, что все эти виды имеют широкий ареал распространения и круг характерных для них местообитаний, что свидетельствует о высокой адаптивной способности, несмотря на значительную стерилизацию женского гаметофита и отсутствие вегетативного размножения у однолетних видов. По-видимому, их адаптивный потенциал основывается на лабильной системе опыления, которая обеспечивает стабильное семенное размножение.

Таким образом, можно выявить несколько типов репродуктивных стратегий характерных для изученных видов. Во-первых, сочетание активного вегетативного и семенного размножения, которое характеризуется высокими показателями семенной продуктивности за счет заложения большого числа семязачатков и сложной системы опыления (клевер ползучий). Во-вторых, сочетание активного вегетативного размножения и нестабильной системы семенного размножения (виды солодок, клевер земляничный). В-третьих, сочетание ограниченного малоэффективного вегетативного размножения и нестабильной системы семенного размножения (многолетние виды клевера, астрагала). В-четвертых, репродуктивная стратегия однолетних видов, которая базируется исключительно на семенном размножении, эффективность которой зависит от сложной системы опыления.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант РФФИ-Урал 07-04-96111).

Литература

- Демьянова Е. И. Клейстогамия / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции, СПб., 2000. Т. 3. С.96–99.
- Зимницкая С. А., Бетехтина А. А., Кутлунина Н. А., Беляев А. Ю. Изменчивость мужского гаметофита бобовых при антропогенном воздействии // Природная и антропогенная динамика экосистем. Всерос. конф. Иркутск, 2005. С. 414–416.
- Wiens D. Ovule survivorship, broad size, life history, breeding system and reproductive success in plants // Oecologia, Berlin, 1984. Vol. 64. N 1. P. 47–53.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАФЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА В СЕМЕЙСТВАХ *ASTERACEAE* И *ROSEAE* (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ ФЛОРЫ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ)

Кашин А. С., Юдакова О. И., Кочанова И. С., Полянская М. В., Миндубаева А. Х.

Саратов, Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского

Несмотря на более чем 100-летнюю историю изучения апомиксиса, вопрос о широте и степени распространения этого явления у покрытосеменных растений до сих пор нельзя отнести к числу решенных. Попытки определить количество апомиктичных видов предпринимались неоднократно (табл.1). Сравнение первого списка апомиктов, составленного Р.А.Фухелл в 1957 г. с последними сводками J.Carman (1995, 1997, 2000), показывает, что за прошедшие полвека количество видов, у которых зарегистрирован апомиксис, значительно увеличилось (с 282 до 406). Однако эти данные далеко не полностью отражают широту распространения апомиксиса у покрытосеменных растений. Дело в том, что основным методом диагностики апомиксиса является цитозембриологический анализ мужской и женской генеративных сфер, а в настоящее время изучена эмбриология лишь около 20% родов покрытосеменных (табл.2) (Сравнительная..., 1981–1990; Кашин и др., 2007). Причём по каждому роду исследована меньшая часть принадлежащих к ним видов. Кроме того, по многим видам полученные данные явно недостаточны для определения способа репродукции популяции, поскольку исследовались единичные растения.

Таблица 1

Степень распространения апомиксиса у покрытосеменных растений по данным различных авторов

Авторы сводок	Число апомиктичных		
	семейств	родов	видов
Fryxell P.A., 1957	39	105	282
Поддубная-Арнольди В.А., 1976	43	более 100	?
Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г., 1978*	97	381	1112
Hanna W.W., Bachaw E.C., 1987	более 35	?	более 300
Carman J., 1995, 1997	35	126	406

*Список С.С. Хохлова с соавт. (1978) по числу апомиктичных видов, родов и семейств так сильно отличается от прочих указанных в табл.1 списков, потому что в него включены виды, у которых апомиксис встречается как в регулярной, так и нерегулярной форме.

Основным препятствием на пути глобального мониторинга способа репродукции растений является отсутствие простых и надежных методов диагностики апомиксиса.

Таблица 2

Степень изученности цветковых растений цитоэмбриологическим методом

Ранг таксономической категории	Количество		
	всего, шт. (по: Тахтаджян, 1987)	доля эмбриологически изученных	
		шт. (по: Сравнительная..., 1981–1990)	%
Семейство	533	410	76,9
Род	13000	2800	21,5

Наибольшее количество апомиктичных видов и родов зарегистрировано в семействах *Poaceae* (40 родов и 146 вид) и *Asteraceae* (28 родов и 121 вид) (Carman, 1995, 1997). Совокупно это составляет более половины от числа известных апомиктичных родов и 2/3 от числа известных апомиктичных видов цветковых растений. Диагностика способа репродукции у видов этих двух семейств флоры Саратовской области с использованием выше перечисленных методов позволила нам не только значительно пополнить список апомиктичных видов, но и оценить роль апомиктичных видов в формировании видового разнообразия изученной территории.

Материал и методика

Материалом исследования послужили растения естественных популяций 11 видов семейства *Poaceae* и 98 видов семейства *Asteraceae*, произрастающих на территории Саратовской обл. Выбор объектов исследования производили случайным образом.

Диагностику апомиксиса в популяциях злаков проводили на основе результатов анализа структуры женских гаметофитов на разных стадиях развития. Для каждой из изученных популяций в период открытого цветения смесью Чемберлена (Паушева, 1970) было зафиксировано не менее 10 растений. Мегagamетофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием методов просветления семязачатков (Негг, 1971) и выделения зародышевых мешков с помощью ферментативной мацерации с последующей диссекцией семязачатков (Куприянов, 1982).

У представителей семейства сложноцветных 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.

В каждой популяции в среднем исследовали 30 растений, отобранных случайным образом. Процент завязываемости апомиктичных семян в соцветии вычисляли как отношение количества завязавшихся семян к общему числу цветков в соцветии. Частоту апомиксиса в популяции определяли как среднюю арифметическую процента завязываемости апомиктичных семян всех изученных растений популяции.

Виды сложноцветных, у которых обнаруживали гаметофитный апомиксис по семенной продуктивности, подвергали дополнительному эмбриологическому контролю с использованием выше указанных методов цитоэмбриологического анализа.

Результаты исследования обработаны статистически.

Результаты и обсуждение

Из 11 изученных видов злаков на эмбриологическом уровне апомиксис был зарегистрирован у 6 видов, относящихся к двум родам *Festuca* L. и *Poa* L.: *F. gigantea* (L.) Vill., *F. valesiaca* Gaud. s. l., *F. rubra* L., *P. angustifolia* L., *P. nemoralis* L. s. l. и *P. pratensis* L. У *F. gigantea*, *F. valesiaca*, *F. rubra* и *P. angustifolia* апомиксис описан впервые. Нередуцированные зародышевые мешки у апомиктичных популяций, за исключением *P. nemoralis*, развивались из соматических клеток нуцеллуса, то есть имела место

апоархеспория. Об этом свидетельствовали результаты анализа ранних стадий мегаспоро- и мегагаметофитогенеза. Кроме того, для этих популяций было характерно присутствие в части семязачатков более одного зародышевого мешка. У *P. nemoralis* мы не имели возможности исследовать мегаспорогенез, поскольку материал был зафиксирован в завершающей фазе цветения, поэтому можно лишь предполагать, что для данной популяции, как и для ранее изученных представителей этого вида (Кордюм, 1970), характерна диплоспория.

Количество зародышевых мешков с гаметофитными аномалиями у всех апомиктичных популяций было значительным, и в некоторых случаях даже превышало число мегагаметофитов нормального строения. Среди зародышевых мешков с нетипичным строением преобладали гаметофиты с дополнительными полярными ядрами и яйцеклеткоподобными синергидами.

На партеногенетическое развитие яйцеклетки в популяциях овсяниц и мятликов указывает присутствие проэмбрио в зародышевых мешках без следов проникновения пыльцевых трубок. У *Festuca* развитие эндосперма практически всегда опережало развитие зародыша, тогда как для *Poa* был характерен преждевременный эмбриогенез.

В популяциях овсяниц и мятликов апомиксис явно носил факультативный характер, так как в части семязачатков было зарегистрировано двойное оплодотворение.

Из общего числа исследованных популяций сложноцветных семена в условиях беспыльцевого режима цветения, то есть апомиктично, завязывались в популяциях 14 видов 7 родов подсемейства *Cichorioidea*. В 3 родах (*Tragopogon* L., *Scorzonera* L., *Lactuca* L.) и у 7 видов (*Hieracium largum* Fries., *Pilosella echioides* (Lumn.) F.Schultz et Sch. Bip., *Tragopogon dubius* Scop., *Lactuca serriola* L., *Scorzonera ensifolia* Bieb., *Chondrilla latifolia* Bieb., *Ch. canescens* Kar. et Kit.) гаметофитный апомиксис описан впервые.

В подсемействе *Asteroideae* апомиксис обнаружен в популяциях 10 видов 7 родов. Впервые апомиктичный способ репродукции зарегистрирован в 4 родах (*Jurinea* Cass., *Inula* L., *Xeranthemum* L., *Galatella* Cass.) и у 9 видов (*Aster bessarabicus* Bernh. Ex Reichenb., *Bidens frondosa* L., *Xeranthemum anuum* L., *Inula britanica* L., *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb., *Ju. arachnoidea* Bunge, *Galatella linosyris* (L.) Reichenb., *Artemisia vulgaris* L., *A. salsoloides* Willd.). В пределах данного подсемейства апомиксис ранее отмечался крайне редко, и поэтому полученные результаты представляют особый интерес.

Частота апомиксиса в популяциях вышеперечисленных видов сложноцветных варьировала от 11,5 до 96,1%. Проведенный цитозембриологический анализ показал, что для растений этих популяций характерна высокая частота развития апоархеспорических инициалей в присутствии тетрады мегаспор или эуспорических зародышевых мешков, а также преждевременная эмбриония и (или) автономный эндоспермогенез.

Таблица 3

Доля исследованных родов и видов семейств *Asteraceae* и *Poaceae* от общего количества, произрастающих на территории Саратовской области

Семейство	Всего произрастающих на территории Саратовской обл.		Количество исследованных			
	родов	видов	родов		видов	
			абс.ч.	%	абс.ч.	%
<i>Asteraceae</i>	59	225	46	77,9	98	43,6
<i>Poaceae</i>	60	150	6	10,0	11	7,3

Таким образом, апомиктичный способ репродукции зарегистрирован у 6 из 11 исследованных видов злаков и 24 из 98 проанализированных видов сложноцветных. В Саратовской области семейство *Asteraceae* представлено 225 видами 59 родов, а семейство *Poaceae* – 150 видами 60 родов (табл. 3) (Конспект..., 1983а,б; Еленевский и др., 2001). Нами было изучено менее половины (43%) видов и 80% родов сложноцветных, произрастающих на территории области. Выборка изученных популяций злаков включала по сравнению со сложноцветными гораздо меньшее количество видов (около 1% видов 4% родов, встречающихся во флоре Саратовской области). Тем не менее, случайный характер составления выборок растений позволяет говорить о том, что полученные данные достаточно достоверно отражают вклад апомиктичных видов сложноцветных и злаков в формирование флористического состава Саратовской области. Судя по результатам проведенного анализа, вклад этот весьма существенный, поскольку почти половина изученных видов злаков и около четверти видов сложноцветных показали склонность к апомиксису.

Особого внимания, на наш взгляд, заслуживает тот факт, что локальное исследование популяций лишь небольшой части видов двух семейств позволило впервые установить гаметофитный апомиксис у 18 видов и

7 родов. Только для семейства *Astersceae* полученные данные расширяют список апомиктичных родов J. Carman (1995, 1997) на 25%, а список видов – более чем на 10%. Среди покрытосеменных семейство *Asteraceae* – одно из крупнейших по числу видов и родов. Оно насчитывает в своём составе 1250–1300 родов и порядка 20000–25000 видов (Тахтаджян, 1987). Нами исследованы популяции лишь около 1% видов менее 5% родов семейства.

Таким образом, полученные результаты показывают, что в настоящее время нельзя говорить о какой-либо полноте наших представлений о степени распространения апомиктичных форм не только в семействах *Asteraceae* и *Poacea*, но, видимо, и у покрытосеменных растений вообще.

Литература

- Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.
- Кашин А.С., Березуцкий М.А., Кочанова И.С., Добрыничева Н.В., Полянская М.В. 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.
- Конспект флоры Саратовской области. Ч. 3. Саратов, 1983. 108 с.
- Конспект флоры Саратовской области. Ч. 4. Саратов, 1983б. 64 с.
- Кордюм Е.Л. Апомиксис в роде *Poa L.* // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 141–149.
- Куприянов П.Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков // Бюл. изобр., 1982, А.с. № 919636, С. 7–14.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 45 с.
- Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. М., 1976. 508 с.
- Сравнительная эмбриология цветковых. Т. 1–5. Л., 1981–1990.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.
- Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39–53.
- Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspory, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51–94.
- Fryxell P.A. Mode of reproduction in higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. P. 135–233.
- Hanna W.W., Bachaw E.C. Apomixis: its identification and use plant breeding // Crop. Sci. 1987. Vol. 27. № 6. P. 1136–1139.
- 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.

ФАКТОРЫ ПРОРАСТАНИЯ И РОСТА *IN VITRO* МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА ПЕТУНИИ

Ковалёва Л.В., Тимофеева Г.В., Воронков А.С., Захарова Е.В.* , Андреев И.М.

Москва, Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН

*Кафедра генетики РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева

К настоящему времени получены данные, свидетельствующие об участии фитогормонов (этилена, АБК, гиббереллинов и цитокининов) в межклеточных взаимодействиях в системе пыльца-рыльце в прогамной фазе оплодотворения (Kovaleva & Zakharova, 2003). В частности, прорастание пыльцевых зерен петунии на поверхности рыльца и рост пыльцевых трубок в тканях столбика после самосовместимого и самонесовместимого опыления протекают в условиях, которые характеризуются различным уровнем эндогенных фитогормонов в спорофитных тканях пестика и сопровождаются сложными перестройками в гормональной системе двух его частей, рыльца и столбика.

Возможность изучения функций и механизмов действия отдельных фитогормонов в регуляции гаметофитно – спорофитных взаимодействий *in vivo* сильно ограничена из-за сложности самой системы пыльца-пестик и предусматривает использование более простых, модельных систем. С этой целью мы исследовали динамику эндогенного содержания фитогормонов в *in vitro* прорастающих пыльцевых зернах петунии (*Petunia hybrida* L.) и влияние экзогенных гормональных препаратов на рост пыльцевых трубок.

Для прорастания пыльцевых зерен и роста пыльцевых трубок их культивировали в термостатируемых условиях при 25–26°C на среде, содержащей 15% сахарозы и 0,01% борной кислоты. Содержание свободных форм эндогенных фитогормонов (ИУК, АБК) и цитокининов (сумма зеатина, зеатинрибозид и дигидрозеатина) в прорастающих *in vitro* пыльцевых трубках петунии определяли методом ВЭЖХ в течение 8 ч их культивирования. В экспериментах по тестированию действия экзогенных аналогов фитогормонов (ИУК, ГКЗ, АБК и 6-БАП) на прорастание и рост мужского гаметофита *in vitro* указанные соединения вносили в среду культивирования пыльцевых трубок перед началом опыта.

Пыльцевые зерна содержат большую часть классических фитогормонов и, как было установлено, их прорастание в условиях *in vitro* сопровождается изменением эндогенного уровня таких соединений и чувствительно к действию экзогенных гормонов (Ковалева и др., 2005).

Таблица 1

Содержание фитогормонов в прорастающей *in vitro* пыльце петунии, нг/г сырой массы.

Фитогормон	Время культивирования, ч				
	0	2	4	6	8
АБК	1000±58,6	0	0	0	0
ГК	48±3,5	98±12,7	147±14,5	196±21,6	124±12,8
ИУК	35±2,1	44±3,7	11±1,5	10±0,5	12±2,2
Цитокинины	28±2,6	51±6,8	38±2,3	30±2,7	43±2,7

Данные таблицы 1 свидетельствуют о том, что динамика содержания каждого из фитогормонов, присутствующих в зрелом и прорастающем мужском гаметофите, характеризуется индивидуальной специфичностью.

Прорастающие *in vitro* пыльцевые трубки проявляли различную чувствительность к экзогенным фитогормонам в концентрациях от 10^{-12} М до 10^{-3} М. Из полученных нами данных следует, что АБК и ГК₃ в заметной степени стимулировали *in vitro* прорастание мужского гаметофита, причём наиболее выраженное действие гормонов наблюдали при их относительно низких концентрациях. Стимуляцию прорастания пыльцевых трубок в присутствии ИУК наблюдали только при использовании достаточно низкой концентрации гормона, тогда как высокое её концентрация ингибировала этот процесс. 6-БАП, напротив, вызывал только подавление исследуемого процесса, причём характер его действия не зависел от концентрации препарата в среде культивирования. Данные, демонстрирующие эффект экзогенных синтетических аналогов фитогормонов на рост пыльцевых трубок в течение 6 ч, приведены в таблице 2.

Таблица 2

Эффекты экзогенных препаратов с гормональной активностью на рост *in vitro* пыльцевых трубок петунии (µм)

Концентрация, М	АБК	ГК ₃	ИУК	6-БАП
0 (контроль)	205,5±9,4	205,5±9,4	205,5±9,4	205,5±9,4
10^{-12}	312,5±11,3	450,0±17,5	290,0±3,1	160,8±16,9
10^{-10}	264,4±5,0	366,7±12,7	216,3±8,0	154,1±16,9
10^{-8}	250,8±3,0	356,3±16,9	205,6±0,6	146,9±18,9
10^{-6}	245,8±3,0	277,3±8,67	200,0±16,3	140,3±12,8
10^{-4}	230,6±4,6	241,8±8,34	195,0±4,4	105,6±5,0
10^{-3}	200,0±3,0	204,3±0,29	0	0

К настоящему времени установлено, что прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок в значительной степени регулируется транспортом ионов K^+ и Ca^{2+} через их плазматическую мембрану (Taylor, Hepler, 1997; Geitmann, Cresti, 1998; Fan et al., 1999; Franklin-Tong, 1999; Lord, Russell, 2002). Интерес исследователей направлен на изучение механизмов, контролирующих трансмембранную транслокацию указанных катионов (Deamaley et al., 1997; Fan et al., 1999; 2001; Feijo et al., 1995, 2001). Результаты, полученные в ходе таких исследований, демонстрируют важную роль транспорта основных физиологически важных ионов через плазмалемму клеток пыльцевого зерна в регуляции прорастания мужского гаметофита. Кроме того, они дают основание полагать, что механизмы трансдукции сигналов в такой системе могут базироваться на транзиторных сдвигах тех или иных параметров ионного гомеостаза клеток пыльцевого зерна, таких как, например, их цитозольный рСа или рН.

Процессы, определяющие включение Ca^{2+} в рост пыльцевых трубок, уже детально исследованы, природа событий, вовлеченных в трансдукцию сигналов, инициирующих прорастание пыльцевых зерен при их попадании на рыльце пестика, остается неясной. Хотя механизмы, обуславливающие генерацию кальциевого сигнала, могут быть различными, ионы Ca^{2+} способны поступать в цитозоль как из внутриклеточных запасующих органелл, так и из внеклеточной среды (Sanders et al., 1999). В последнем случае за поглощение Ca^{2+} ответственны, как правило, кальциевые каналы, открывание которых может быть инициировано различными факторами, в том числе и деполаризацией их плазматической мембраны (Miedema et al., 2001). Такое изменение ее электрохимического состояния может быть вызвано действием на клетки фитогормонов (Roelfsema et al., 2004). Эксперименты, проведенные нами с использованием арсената III –известного Ca^{2+} -индикатора, не проникающего через клеточные мембраны, показали, что эффект снижения уровня данного катиона во внеклеточной среде действительно наблюдается и инициируется при деполаризации плазмалеммы пыльцевых зерен. В исследуемой системе действие блокаторов Ca^{2+} -каналов (нифедипина или верапамила) приводило к гиперполяризации плазмалеммы пыльцевых зерен, причем наблюдаемый эффект не связан с закрыванием в ней К-каналов. Эти данные дают основание для вывода о том, что

поглощение Ca^{2+} пыльцевыми зернами, запускаемое K^{+} -индуцируемой деполяризацией плазматической мембраны, обуславливает генерацию в них кальциевого сигнала.

Мы исследовали влияние ряда экзогенных фитогормонов на рН цитозоля пыльцевых зерен петунии, гидратированных в соответствующей буферной среде и находящихся на стадии прорастания. Цель работы заключалась в выяснении вопроса о том, способны ли экзогенные фитогормоны вызывать временное нарушение ионного гомеостаза пыльцевых зерен, а именно гомеостатической регуляции их цитоплазматического рН. При этом мы исходили из того, что гормон-индуцированный сдвиг внутриклеточного рН в принципе может быть вовлечен в каскад событий, обуславливающих трансдукцию гормональных сигналов в системе пыльца-пестик как *in vivo*, так и *in vitro*. Индикатором рН_c служили флуоресцеин диацетат и бис-карбоксифлуоресцеин диацетат. Как липид-растворимые эфиры эти соединения способны проникать через плазматическую мембрану внутрь клеток и превращаться в цитозоле в результате отщепления от них ацильных групп под действием цитозольной эстеразы соответственно во флуоресцеин и бис-карбоксифлуоресцеин. Как заряженные флуорофоры они остаются локализованными в цитозоле и характеризуются выраженной рН-зависимостью спектров возбуждения и флуоресценции. На основании измерений интенсивности флуоресценции образцов при 530 нм, возбуждаемой при 440 (F₄₄₀) и 490 (F₄₉₀) нм, рассчитывали величину F₄₉₀/F₄₄₀ как меру рН_c. Пыльцевые зерна инкубировали в течение 15 мин в среде загрузки, содержащей 0,3 М сахарозу, 25 мМ MES-Трис (рН 6,9) и 5 мкМ рН-индикатора, отмывали их от нее и помещали в 1 мл буферной среды того же состава. Измерения флуоресценции образцов проводили на спектрофотометре Hitachi-850 (Япония) в стандартных 1 см-куветах и без перемешивания суспензии пыльцевых зерен в ходе экспериментов.

рН_c гидратированных пыльцевых зерен относительно быстро снижался под действием всех выбранных соединений, а затем постепенно возвращался к своему исходному значению. Прорастающие пыльцевые зерна в присутствии ИУК и АБК претерпевали относительно быстрое защелачивание цитозоля, которое в испытанном временном интервале практически не обращалось со временем. Вместе с тем ГК₃ вызывал закисление цитозоля, то есть эффект, подобный тому, что наблюдался в гидратированных пыльцевых зернах. Гормон-индуцированный щелочной сдвиг рН_c прорастающих пыльцевых зерен полностью подавлялся в присутствии ванадата, тогда как в отсутствие фитогормонов этот ингибитор не влиял на величину рН_c. Ванадат также заметно замедлял кинетику восстановления рН_c гидратированных пыльцевых зерен после гормон-индуцированного закисления цитозоля, приводил к значительному снижению рН_c тех же пыльцевых зерен в контроле и сильно ослаблял в них эффекты всех испытанных фитогормонов. На основании этих результатов предполагается, что физиологическое действие фитогормонов в данной системе включает в себя модуляцию рН_c, то есть временное нарушение гомеостатической регуляции рН цитозоля клеток пыльцевого зерна, которое может играть сигнальную роль в инициации дальнейших клеточных ответных реакций, запускаемых фитогормонами. Полученные данные позволяют заключить, что гормон-индуцированный щелочной сдвиг рН_c пыльцевых зерен опосредован активностью H^{+} -АТФазы на их плазматической мембране и что действие этого протонного насоса включается в регуляцию рН_c клеток пыльцевого зерна, находящегося как на стадии гидратации, так и прорастания.

В целом, полученные в работе результаты позволяют заключить, что внутриклеточный рН_c клеток пыльцевого зерна петунии чувствителен к действию на них ряда классических фитогормонов, причем характер их влияния на рН_c существенным образом зависит как от их природы, так и от физиологического состояния этих растительных объектов. Представленные здесь данные дают основание предполагать, что гормон-индуцированный сдвиг рН_c пыльцевых зерен вовлекается в каскад событий, запускающих и обуславливающих процессы прогамной фазы оплодотворения с участием фитогормонов.

Литература

Ковалева Л.В., Захарова Е.В., Минкина Ю.В., Тимофеева Г.В., Андреев И.М. Прорастание и рост *in vitro* мужского гаметофита петунии чувствительны к действию экзогенных гормонов и сопровождаются изменением эндогенного уровня фитогормонов // Физиол. раст. 2005. Т.52. С.584–590.

Dearnaley J.D., Levina N.N., Lew R.R., Heath I.B., Göring D.R. Interrelationships between cytoplasmic Ca^{2+} peaks, pollen hydration and plasma membrane conductance during compatible and incompatible pollination of *Brassica napus* papillae // Plant Cell Physiol. 1997. Vol. 38. P. 985–999.

Fan L.-M., Wang Y.-F., Wang H., Wu W.-H. *In Vitro Arabidopsis* pollen germination and characterization of the inward potassium current in *Arabidopsis* pollen grain protoplast // J. Exp. Bot. 2001. Vol. 52. P. 1603–1614.

Fan L.-M., Wu W.H., Yang H.Y. Identification and characterization of the K^{+} channel in the plasma membrane of *Brassica* pollen protoplasts // Plant and Cell Physiology. 1999. Vol. 40. P. 859–865.

Feijo J.A., Malho R., Obermeyer G. Ion dynamics and its possible role during *in vitro* pollen germination and tube growth // Protoplasma. 1995. Vol. 187. P. 155–167.

Feijo J.A., Sainhas J., Holdaway-Clarke T., Cordeiro M.S., Kunkel J.G., Hepler P.K. Cellular oscillations and the regulation of growth: the pollen tube paradigm // Bioessays. 2001. Vol. 23. P. 86–94.

Franklin-Tong V.E. Signalling and the modulation of pollen tube growth // Plant Cell. 1999. Vol. 11. P. 727–738.

Geitmann A., Cresti M. Ca^{2+} channels control the rapid expansion in pulsating growth of *Petunia hybrida* pollen tube // J. Plant Physiol. 1998. Vol. 152. P. 439–447.

Kovaleva L., Zakharova E. Hormonal status of the pollen-pistil system at the progamic phase of fertilization after compatible and incompatible pollination in *Petunia hybrida* L. // Sex. Plant Reprod. 2003. Vol. 16. P. 191–196.

Lord E.M., Russell S.D. The mechanism of pollination and fertilization in plant // Annu. Rev. Cell Dev. Biol. 2002 Vol. 18. P. 81–105.

Miedema H., Bothwell J.H.F., Brownlee C., Davies J.M. Calcium uptake by plant cells – channels and pumps acting in concert // Trends in Plant Science. 2001. Vol. 6. P. 514–519.

Roelfsema M.R., Levchenko V., Hedrich R. ABA depolarize guard cells in intact plants, through a transient activation of R- and S-type anion channels // Plant J. 2004. Vol. 37 P. 578–588.

Sanders D., Brownlee C., Harper J.F. Communicating with calcium // Plant Cell. 1999. Vol. P. 691–706.

Taylor L.P., Hepler P.K. Pollen germination and tube growth // Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol. 1997. Vol. 48. P. 461–491.

ПРОЦЕССЫ СТЕРИЛИЗАЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ВЕГЕТАТИВНО ПОДВИЖНЫХ РАСТЕНИЙ

Кутлунина Н.А., Зимницкая С.А., Жеребцова М.И.

Екатеринбург, Уральский государственный университет им. А.М. Горького

Большинство травянистых растений обладают способностью сочетать семенное и вегетативное размножение. Соотношение этих двух типов размножения для каждого вида широко варьирует в зависимости от экологических и (или) генетических факторов. Известно, что в некоторых популяциях вегетативно подвижных видов происходят процессы, приводящие к различным нарушениям семенной репродукции, а затем и полной стерилизации. По-видимому, эти процессы усиливаются на границе ареалов клональных видов. Так, известно формирование стерильных популяций *Decodon verticillatus* (L.) Ell. (*Lythraceae*) в северной части ареала (Dorken, Eckert, 2001; Dorken et al., 2004), наличие стерильных триплоидных популяций заносного *Butomus umbellatus* L. (*Butomaceae*) в районе Великих озер (Lui et al., 2005). Южные периферические популяции *Saxifraga cernua* L. (*Saxifragaceae*) в Колорадо характеризуются как мужской, так и женской стерильностью (Wehrmeister, Bonde, 1977), периферические популяции на о-ве Хонсю отличаются мужской стерильностью (Funamoto, Nacamura, 1996). Несмотря на имеющиеся данные, существует много вопросов, связанных с утратой семенного размножения клональными видами. Какова генетическая природа стерильности? Какое влияние на генетическое разнообразие оказывает утрата семенного размножения? Каковы эволюционные последствия частичной или полной стерилизации популяций? Для ответа на эти вопросы мы начали многолетние исследования. На первом этапе нашей задачей было выявление популяций клональных видов, анализ репродуктивной сферы и определение уровня стерилизации, предварительное выявление причин и возможных последствий.

Мы исследовали состояние мужской и женской репродуктивной сферы в популяциях: камнеломки поникающей – *Saxifraga cernua* L. (*Saxifragaceae*), сердечника трехнадрезного – *Cardamine trifida* (Lam. ex. Poiret) B.M.Jones (*Brassicaceae*) и тюльпана приречного – *Tulipa riparia* Knjasev, Kulikov et Philippov (*Liliaceae*).

Tulipa riparia встречается в пойме р. Белой и ее притоков, стекающих с западного макросклона Уральского хребта. П.В. Куликов (2005) рассматривает *T. riparia* как триплоидную расу *Tulipa biebersteiniana* Shult. et Shult. fil. и относит его к неморальным эндемикам Южного Урала. Наши кариологические исследования показали аллотриплоидную природу этого вида (Кутлунина, Коцеруба, 2007). Тюльпан приречный размножается вегетативно путем образования подземных столонов с дочерней луковицей на конце в результате чего формируются рыхлые, взаимопроникающие клоны. Мы исследовали две популяции *T. riparia*: в пойме р. Сим и ее притока – р. Куряк (Челябинская обл.). Основные типы местообитаний, в которых произрастает вид – пойменные луга и черемухо-ольховые уремы. В уремных зарослях тюльпаны практически не цветут, на лугах количество генеративных побегов составляет не более 5%. Ухудшение условий, например, антропогенное воздействие, приводит к резкому снижению доли генеративных побегов. Более чем в половине цветков наблюдаются нарушения в развитии семязачатков, приводящие к их стерилизации, завязь в таких цветках уже в момент зацветания начинает засыхать, рыльце не образуется. В фертильных семязачатках развитие зародышевых мешков соответствует Eriostemones-типу. Средняя фертильность пыльцы, определенная ацетокарминовым методом в популяции на р. Куряк составила 42,6%, на р. Сим – 46,1%. Несмотря на наличие фертильной пыльцы и семязачатков, плодonoшение у *T. riparia* ни в природе, ни в культуре не обнаружено. Безусловно, основным фактором стерилизации является триплоидность, хотя известны факты, когда нечетные полиплоиды, в том числе, триплоиды формируют семена (Eckert et al., 2000; Ragon, 2001). Кроме генетических, существуют экологические причины стерильности: отсутствие опылителей во время цветения *T. riparia*, невозможность вызревания семян в густом травостое заливного луга. По-видимому, трудно выявить, какой фактор (триплоидность, гибридная природа или стерильность) оказывает влияние на экологическую адаптацию *T. riparia*, но именно этот вид имеет самый северный ареал из тюльпанов, встречающихся на Урале. На примере триплоидной расы *Paris quadrifolia* L. показано,

что триплоидные расы способны захватывать нетипичные для вида местообитания, распространяясь далеко на север и поднимаясь высоко в горы (Козлова, Карташева, 1979).

Saxifraga cernua – арктоальпийское растение с циркумполярным ареалом. Вегетативное размножение *S. cernua* происходит при помощи пропагул, образующихся в пазухе листа (вивипария). Источником материала по камнеломке являлись растения, произрастающие в лабораторных условиях (при $t = 18^{\circ}\text{C}$ и круглосуточном освещении). Экспериментальные растения были выращены из пропагул, собранных в природных популяциях. Мы исследовали популяции *S. cernua* в основной части ареала (Полярный Урал) и в периферической части (Северный Урал). Если в полярноуральских популяциях фертильность была достаточно высокой, то в североуральских, средняя фертильность составляла менее 44% (Капралов, Кутлунина, 2005; Кутлунина и др., 2006). Дальнейшие исследования североуральских популяций показали, что в популяции с горы Денежкин Камень (Свердловская обл.) встречаются растения с функционально женскими цветками, функционально мужскими и полностью стерильные. Одной из аномалий мужской репродуктивной сферы является сокращение длины тычиночных нитей и уменьшение размеров пыльника в 2–3 раза, по сравнению с нормой. Мелкие пыльники не вскрывались, и вся пыльца в них была стерильной. В другой североуральской популяции с р. Сосьва (Свердловская обл.) наблюдается практически полная женская стерильность – семязачатки формируются, но со значительными нарушениями, которые приводят к ранней дегенерации. Таким образом, не только регулярное, но даже спорадическое семенное размножение становится практически невозможным. Одной из возможных причин стерилизации является гексаплоидный уровень растений североуральских популяций (Капралов, 2004), или анеуплоидия. Угнетение семенного размножения проявляется не только в мужской и женской стерильности, но и в снижении количества цветков (Капралов, Кутлунина, 2005). Число пропагул, наоборот, пропорционально возрастает.

Для *Cardamine trifida* характерно вегетативное размножение при помощи подземных клубеньков листового происхождения. Материал для исследования был собран в популяциях по рекам: Берда (Челябинская обл.), Белая (Республика Башкортостан) и Чусовая (Свердловская обл.). Для всех популяций характерно отсутствие семенного размножения. Как показало проведенное исследование, причинами, вызывающими лимитирование семенной репродукции, являются сниженная активность цветения и явление мужской стерильности. Во всех популяциях отмечено небольшое количество цветущих особей, их доля составляет 1–2%, в культуре этот показатель несколько возрастает, но не выше 5% (личное сообщение М. С. Князева). Причинами являются наличие глубоких морфогенетических нарушений, которые приводят к абортации значительной части бутонов на ранних стадиях развития. В изученных популяциях сердечника имеются как особи с обоеполюми цветками, так и функционально женскими (с развитым андроцеом, но полной мужской стерильностью). Андроцей обоеполюх цветков типичен для крестоцветных. Функционально женские цветки представлены несколькими формами с различной степенью редукции андроцея, которая выражается в длине тычиночных нитей. Укорочение тычиночных нитей происходит у большинства тычинок, в разных вариантах, в том числе появляются сидячие тычинки. Стерилизация пыльников происходит до микроспорогенеза. Большая часть пыльников имеет нормально развитую стенку с фиброзным эндотецием, 1–2 средними слоями и тапетумом. Стерилизация происходит на стадии спорогенной ткани или при дифференциации единичных материнских клеток микроспор. В зрелых цветках пыльники заполнены темноокрашенной недифференцированной клеточной массой.

Таким образом, в популяциях исследованных клональных видов мы обнаружили полную или практически полную стерилизацию, вызванную, по-видимому, целым комплексом мутаций. Мутации, связанные с нарушением репродуктивной сферы постоянно происходят в популяциях с любыми типами размножения, но их частота может значительно увеличиться, когда семенное размножение становится редким (Eckert et al., 1999). Причем в разных популяциях одного вида стерилизация может происходить независимо (Dorken, Eckert, 2001). Были предложены гипотезы для объяснения того, как стерильные генотипы увеличивают частоту и становятся в популяциях, особенно маргинальных, преобладающими. Согласно гипотезе «нейтральных мутаций», мутации, вызывающие нарушение определенных репродуктивных функций, фиксируются и увеличивают численность за счет генетического дрейфа и ослабления отбора. Хотя фиксация отдельных мутаций через дрейф может быть медленным процессом, сложные признаки (как пол), управляемые многими локусами могут дегенерировать быстро, потому что они представляют крупную мишень для мутаций и дрейфа (Eckert, 2002). Несмотря на то, что этот механизм доказывается молекулярной эволюции псевдогенов и некодирующей ДНК, случайная фиксация мутаций является медленным процессом и не объясняет случаи, когда редукция и утрата признаков пола происходит быстро (Porter, Crandall, 2003). «Селективная» гипотеза подчеркивает роль прямого и непрямого отбора. Так, фиксация мутаций, ведущих к стерильности, будет облегчаться, если в ходе редукции нефункциональных признаков освобождаются ресурсы, используемые для увеличения приспособленности и повышения жизнеспособности. Непрямой отбор может играть ключевую роль если мутации, приводящие к редукции нефункциональных признаков, имеют положительный плейотропный эффект или генетически коррелируют с функциональными признаками, вносящими вклад в жизнеспособность (Dorken et al., 2004). В исследованных нами популяциях, по-видимому, реализуется «селективная» гипотеза. Подтверждением этого является увеличение числа пропагул у *S. cernua* пропорционально уменьшению числа

цветков на побег; более активное вегетативное размножение *T. riparia*, по сравнению с близкородственным *T. biebersteinia*; расселение стерильных генотипов *S. trifida* практически по всему Южному и Среднему Уралу; успешное существование популяций *T. riparia* на северной границе распространения рода.

Авторы благодарят Российский фонд фундаментальных исследований (№ 07-04-00768-а) за финансовую поддержку и лично М.С. Князева за собранный материал *S. trifida*.

Литература

- Капралов М.В. Популяционная структура комплекса *Saxifraga cernua* L. – *S. sibirica* L. на Урале и факторы ее определяющие: Автореф. дис... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 24 с.
- Капралов М.В., Кутлунина Н.А. Репродуктивная биология вивипарной *Saxifraga cernua* (*Saxifragaceae*) на Урале // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 2. С. 227–233.
- Козлова А.А., Карташова Н.Н. Адаптивная роль структурного полиморфизма триплоидов *Paris quadrifolia* L. // Популяции растений (генетическая и цитогенетическая структура): Межвуз. сб. Л., 1979. С. 132–145.
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург, 2005. 537 с.
- Кутлунина Н.А., Жеребцова М.И., Зимницкая С.А. Размер и качество пыльцевых зерен видов *Tulipa* (*Liliaceae*) и *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) разной плоидности // Бот. журн. 2006. Т. 91. №11. С. 1695–1704.
- Кутлунина Н.А., Коцера В.В. Дифференциальное окрашивание хромосом тюльпанов секции *Eriostemon* (*Liliaceae*), произрастающих на Южном Урале, в связи с проблемами эволюции группы // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М., 2007. С. 115–117.
- Dorken M.E., Eckert C.G. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant *Decodon verticillatus* (*Lythraceae*) // J. Ecol. 2001. Vol. 89. P. 339–350.
- Dorken M.E., Neville K.L., Eckert C.G. Evolutionary vestigialization of sex in clonal plant: selection versus neutral mutation in geographically peripheral populations // Proc. R. Soc. Lond. B. 2004.
- Eckert C.G. The loss of sex in clonal plants // Evol. Ecol. 2002. Vol. 15. P. 501–520.
- Eckert C.G., Dorken M.E., Mitchell S.A. 1999. Loss of sex in clonal populations of a flowering plant, *Decodon verticillatus* (*Lythraceae*) // Evolution. Vol. 53. 1079–1092.
- Eckert C.G., Massonnet B., Thomas J.J. Variation in sexual and clonal reproduction among introduced populations of flowering rush, *Butomus umbellatus* (*Butomaceae*) // Can. J. Bot. 2000. Vol. 78. P. 437–446.
- Funamoto T., Nacamura T. Notes on somatic chromosome numbers in Japanese *Saxifraga*. (3) Karyotypes and pollen grains of three species // La Kromosomo. 1996. 2. P. 2792–2798.
- Lui K., Thompson F.L., Eckert C.G. Causes and consequences of extreme variation in reproductive strategy and vegetative growth among invasive populations of a clonal aquatic plant, *Butomus umbellatus* L. (*Butomaceae*) // Biological Invasions. 2005. № 7. P. 427–444.
- Porter M.L., Crandall K.A. Lost along the way: the significance of evolution in reverse // Trend. Ecol. Evol. 2003. Vol. 18. P. 541–547.
- Ragon D. Chromosome number and pollen stainability of three species of Pacific Island breadfruit (*Artocarpus*, *Moraceae*) // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. № 4. P. 693–696.
- Wehrmeister R.R., Bonde E.K. Comparative aspects of growth and reproductive biology in arctic and alpine population of *Saxifraga cernua* L. // Arc. Alp. Res. 1977. Vol. 9. P. 401–406.

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ КУПЕНЫ МНОГОЦВЕТКОВОЙ В УСЛОВИЯХ
МОРДОВИИ

Лабутина М. В., Пузырькина М. В., Смертина Н. А.

Саранск, Мордовский государственный педагогический институт имени М. Е. Евсевьева

Вследствие нарушения естественных мест обитания и возрастающей популярности, как красивоцветущее растение купены многоцветковая (*Polygonatum multiflorum* L.) интенсивно истребляется, особенно в лесопарковых зонах городов, поэтому существует реальная угроза сокращения численности этого вида.

Для купены характерны симподиальные узловатые корневища с круглыми вдавленными рубцами на местах отмерших годичных побегов – отсюда второе народное название рода – «соломонова печать» (Фёдоров, 1974). Это растение имеет стебель высотой 30–120 см, цилиндрический, голый, дугообразно изогнутый. Листья очередные, продолговато-яйцевидные или эллиптические, до 11 см длиной, до 4,5 см шириной, на коротких черешках, голые с редкими дуговидными жилками, сверху зеленые, снизу серо-зеленые. Цветки правильные, белые, повислые, по 3–5 на цветоножках, выходящих из пазух листьев. Околоцветник трубчатый, шестизубчатый. Плод – шаровидная ягода с 1–2 семенами. Семена с эндоспермом и недифференцированным зародышем.

P. multiflorum вегетирует с апреля по сентябрь. Цветет с конца мая больше двух недель. Семена созревают в августе–сентябре. Встречается в дубравно – липовых, реже смешанных лесах. Предпочитает щелочные рыхлые суглинистые почвы с высоким содержанием гумуса (Грау, 2003).

Размножается *Polygonatum multiflorum*, главным образом, семенами, однако способность корневища к ветвлению не исключает и вегетативного размножения. Зацветают купены на 10–15 год жизни (Баландин, Баландина, 1995).

Исследования проводились в течение трех лет (2004–2006 гг.) в широколиственном лесу около п. Николаевка вблизи г. Саранска и г. Краснослободска Республики Мордовия. Если г. Саранск – столица республики, крупный промышленный центр, то г. Краснослободск – административный центр Краснослободского района РМ (Мордовия, 2004). В лесных фитоценозах сделаны стандартные геоботанические описания по общепринятой методике. Для определения возрастной структуры ценопопуляции использовалась методика Т. А. Работнова (1975). Семенная продуктивность определялась по методике И. В. Вайнагий (1974). Экологическая стратегия купены определялась по методике Грайма (Пьянков, Иванов, 2000), в ходе которой был проведен сравнительный анализ структуры биомассы и количественного вклада основных органов у растений данного вида, обитающего в естественных условиях. Математическая обработка данных исследований проводилась по методике Б. А. Доспехова (1985).

В годы исследования период вегетации годичных побегов у купены многоцветковой составил 156–165 дней.

В николаевской популяции купена не образует сплошного покрова, встречается единично или группами от 3 до 34 растений. Плотность растений, в среднем, по данным 2004 г. – $2,6 \pm 0,83$ особей на 1 м^2 , по данным 2005 года – $3,7 \pm 0,69$ особей на 1 м^2 . Соотношение генеративных побегов к общему числу растений в популяции в годы исследования составило 68–74%. Таким образом, популяция купены многоцветковой характеризуется как нормальная, полночленная, но с признаками регрессивности.

Высота генеративных (цветущих) побегов составила у купены в 2004 г. 68–87 см, в 2005 году – 55–87 см. В то время как высота не цветущих побегов составляла от 23 до 40 см.

На генеративном побеге закладывается 20–23 цветка, из них в плоды развивается не более 4–8. Плодообразование у купены многоцветковой по данным 2004 г. составило, в среднем, $34 \pm 5,63\%$, в 2005 году – $24,5 \pm 6,24\%$.

В краснослободской популяции на всех исследованных площадках *P. multiflorum* была представлена либо фоном, либо обильно и произрастала совместно с характерными для травянистого яруса смешанного леса видами растений. Численность купены на площадках составила от 5 до 47 особей. Плотность растений в среднем в 2005 г. составила $34,0 \pm 6,01$ особей на 1 м^2 , по данным 2006 г. – $37,4 \pm 10,32$ особей на 1 м^2 .

Популяция купены многоцветковой в данном лесу является нормальной, полночленной с преобладанием молодых, вегетирующих растений. В среднем на площадках количество генеративных растений купены составило 39%.

В данной ценопопуляции на генеративном побеге закладывается 15–26 цветков, а плодов образуется не более 3–8 шт. Плодообразование в 2005 г. составило $36,4 \pm 8,10\%$, по данным 2006 г. – $29,4 \pm 13,0\%$. Отмечено, что наиболее часто сохранялись на побеге плоды, образовавшиеся из цветков средних узлов.

Таким образом, в обеих ценопопуляциях купена многоцветковая характеризуется невысокой семенной продуктивностью. Одним из факторов, ведущим к снижению семенной продуктивности, является повреждение плодов купены некоторыми насекомыми.

При наблюдении отмечено, что плоды купены имели как наружные, так и внутренние повреждения. На растениях купены многоцветковой были найдены личинки щитника зеленого (*Palomena prasina* L.), а также взрослые особи мохнатки обыкновенной (*Lagria hirta* L.), которые наносят наружные повреждения плодам. При изучении состояния плодов купены внутри них были найдены личинки ореховертки (*Pediaspis aceris*) которые, образуя многочисленные ходы, несомненно, приводят к повреждению семян и высыханию плодов. В большей степени повреждения плодов купены насекомыми отмечались в николаевской популяции.

У купены многоцветковой доля подземных органов в общей массе растения наибольшая и составила в годы исследования 54–76%, в то же время индекс генеративных органов всего лишь – 1,4–3,8%. Стеблевой и листовой индексы отличаются незначительно и составляют, соответственно, 16–20% и 18–22%. Таким образом, изучение структуры биомассы купены и вклада отдельных органов позволяет определить *P. multiflorum* как вид, характеризующийся вторичным переходным типом жизненной стратегии – стрессотолерант-конкурент-рудерал (SCR).

Изучение некоторых аспектов репродуктивной биологии и выявление жизненной стратегии *Polygonatum multiflorum* характеризует данный вид как легко уязвимый, способный к обитанию в довольно узких экологических условиях.

В связи с биологическими особенностями семенного размножения воспроизведение *P. multiflorum* в природе происходит достаточно медленно, что требует особого внимания к сохранению этого вида.

Литература

- Баландин С. А., Баландина Т. П. Купена лекарственная // Биол. флора Москов. области. М., 1995. С. 108–116.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенных растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–832.
- Грау Ю. и др. Дикорастущие лекарственные растения. М., 2003. С. 52.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., 1985. С. 269–290.
- Мордовия: энциклопедия в 2-х томах. Саранск, 2004. Т. 2. С. 286–289.
- Пьянков В. И. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. №1. С. 3–10.
- Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975. Т. 80. С. 5–16.
- Федоров А. А. Жизнь растений. М., 1974. С. 34–54.

**ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И СТРУКТУРЫ ПЫЛЬНИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА
*HAPLOPHYLLUM (RUTACEAE)***

Матюнина Т. Е., Рахимова Н. К.

Ташкент, НПЦ «Ботаника» АН РУз

В Узбекистане произрастают 16 видов рода *Haplophyllum* Yuss. (цельнолистник). Их экологическим оптимумом является адыры и предгорья. В пустынной зоне встречаются 7 видов, некоторые из них отмечены только в ограниченных районах (Введенский 1949; Холмурадов, 1971). Виды данного рода являются перспективными кормовыми, жиромасличными, эфиромасличными, алкалоидоносными и лекарственными, растениями.

По числу выделенных алкалоидов и их структурному многообразию виды рода *Haplophyllum* являются уникальными, поскольку в них содержатся новые представители почти всех известных разновидностей хинолиновых алкалоидов, которыми богаты растения семейства *Rutaceae*, а также своеобразные хинолиновые алкалоиды, не встречающиеся в растениях других родов этого семейства (Бессонова, 1993; Короткова, Хамидходжаев, 1981).

До настоящего времени исследований по генеративной сфере ценных дикорастущих видов этого рода, многие из которых являются эндемиками, не проводилось. Описаны лишь зрелые пыльцевые зерна *Haplophyllum suaveolens* (DC.) G. Don. (Куприянова, Алешина, 1978).

Нами изучены морфологические особенности и структура развивающегося пыльника у 3 представителей рода *Haplophyllum*: *H. ramosissimum* Vved. (эндем, полукустарник), *H. bungei* Trautv. (эндем) и *H. acutifolium* (DC.) G. Don (многолетние травы). Материал по *H. ramosissimum* и *H. bungei* собран на песках в Юго-Западном Кызылкуме, по *H. acutifolium* на лессовых наносах в Джизакской и на сухих галечниках в русле реки Ангрен Ташкентской областях.

Цветение исследованных видов наблюдается в ксеротермический период (май-июнь). Цветок обоеполый, 5-членный, резко протерандричный, венчик желтый. Тычинок десять, свободные, подпестичные, расположены в двух кругах, диплостемонные, тычиночная нить прямая, длиннее пыльника, в нижней половине расширенная, уплощенная, пыльник эллиптический, четырехгнездный, на верхушке с придатком, который представляет собой секреторное вместилище, хорошо развит нектарный диск, в виде гинофора

У *H. ramosissimum* и *H. bungei* бутоны плотно сомкнуты до дня цветения. Пыльники внутреннего круга вскрываются интрорзно продольной щелью во 2-ой день цветения. Отмечено движение тычинок сначала в стороны, а затем вверх, после чего они разрушаются.

У *H. acutifolium*, в отличие от двух выше рассмотренных видов, только у очень мелких бутонов лепестки сомкнуты. Расхождение лепестков начинается, когда пыльники еще мелкие, а тычиночная нить очень короткая. На соцветии можно одновременно наблюдать бутоны разного размера с расходящимися лепестками. Пыльники в таких полукрытых бутонах расположены ниже рыльца. Тычинки отогнуты к лепесткам и не соприкасаются с завязью и рыльцем. При достижении максимального размера цветка тычиночные нити слегка удлиняются, пыльники поднимаются вверх и растрескиваются. Прорастание пыльцы на рыльце наблюдается при пустых пыльниках на 2–3 день после растрескивания пыльников.

Вид *H. acutifolium*, произрастающий в более мезофильных условиях, в отличие от пустынных видов *H. ramosissimum* и *H. bungei*, имеет более мелкие цветки и пыльники, короткие тычиночные нити, но очень крупный придаток на верхушке пыльника. Наиболее крупный цветок и пыльцевые зерна у пустынного вида *H. ramosissimum* (таблица).

Количественные показатели размеров тычинок видов рода *Haplophyllum*, мм

№	Исследуемые признаки	<i>H. ramosissimum</i>		<i>H. bungei</i>		<i>H. acutifolium</i>		
		М	± m	М	± m	М	± m	
1	Длина узкой части тычиночной нити	внутр. круга	1,64	0,02	1,37	0,03	0,93	0,009
2		наруж. круга	1,25	0,02	1,04	0,04	0,80	0,01
3	Длина широкой части тычиночной нити	внутр. круга	0,91	0,02	1,21	0,03	0,58	0,01
4		наруж. круга	0,98	0,02	0,94	0,03	0,56	0,01
5	Длина пыльника	внутр. круга	1,68	0,02	1,65	0,03	1	0,03
6		наруж. круга	1,51	0,02	1,58	0,03	1,08	0,03
7	Ширина пыльника	внутр. круга	0,57	0,009	0,44	0,01	0,45	0,008
8		наруж. круга	0,45	0,02	0,43	0,01	0,44	0,01
9	Длина СВ на верхушке пыльника	внутр. круга	0,28	0,003	0,43	0,01	0,44	0,01
10		наруж. круга	0,33	0,007	0,41	0,02	0,46	0,01
11	Ширина СВ на верхушке пыльника	внутр. круга	0,21	0,003	0,25	0,01	0,40	0,01
12		наруж. круга	0,24	0,002	0,29	0,01	0,41	0,008
13	Размер пыльцы, мкм	экват. диаметр	34,8	0,31	32,3	0,32	32,6	0,45
		полярная ось	42,0	0,41	37,8	0,41	38,0	0,48

У всех изученных видов пыльники 4-гнездные. Стенка сформированного пыльника 5–6-слойная, состоит из эпидермиса, эндотеция, 2 средних слоев и одно-, местами двухслойного тапетума. Тапетум клеточный, секреторный, одно-, иногда двуядерный, длительно существующий. На стадии тетрад микроспор он представлен крупными клетками с густой цитоплазмой. Лизис содержимого его клеток начинается со стадии изолированной микроспоры. Сразу же после образования 2-клеточной пыльцы еще присутствуют остатки клеток тапетума. Полностью он исчезает ко времени вскрывания пыльников со сформированной пыльцой. Средние слои эфемерные. На стадии тетрад микроспор начинается постепенный лизис содержимого клеток средних слоев, на стадии образования 2-клеточной пыльцы еще видны его остатки в виде сильно сплюснутых клеток. Ко времени вскрывания пыльников средние слои исчезают, на наружных стенках клеток эпидермы становится заметным слой зубчатой кутикулы. Перед вскрыванием пыльников продольными щелями, в результате разрушения перегородки, гнезда в теках сливаются.

На стадии формирования 2-клеточной пыльцы в сильно увеличенных клетках эндотеция появляются фиброзные утолщения, которые достигают наибольшего развития при растрескивании пыльников. В созревающем и зрелом пыльнике клетки эндотеция с утолщенными стенками и массивными фиброзными поясками, почти без содержимого. Фиброзные пояски ориентированы перпендикулярно эпидермальному слою, на продольных срезах видны сильно утолщенные внутренние стенки, а на поперечных срезах фиброзные пояски. Фиброзный слой окружает каждую теку пыльника как по периферии, так со стороны связника.

Стенка зрелого пыльника состоит из эпидермиса, и фиброзного эндотеция, под которым сохраняется темная линия из остатков средних слоев. Фиброзный слой дифференцируется не только в стенке гнезд пыльника, но и в 2–4 рядах субэпидермального слоя связника, окружая пыльник по периметру. В средней части пыльника у *H. bungei* мы наблюдали двуслойный эндотеций.

Спорогенная ткань располагается 2–3 продольными рядами. Микроспорогенез проходит по симультанному типу, образовавшиеся тетрады микроспор тетраэдральные и изобилатеральные. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные. У *H. bungei* в отдельных пыльниках наряду с 2-клеточными были отмечены 3-клеточные пыльцевые зерна. Как отмечает Т.Н. Наумова (1985), для семейства *Rutaceae* характерны 2- и 3-клеточные пыльцевые зерна, причем этот признак может варьировать даже в пределах одного рода. Зрелые пыльцевые зерна одиночные, крупные, 3-бороздно-оровые, широкоэллипсоидальные: в очертании с полюса треугольные, борозды расположены по краям треугольника, с экватора широкоэллиптические или округло-ромбические. Выполненность пыльцы у всех видов высокая (96–98%). Изученный вид *H. bungei* по размеру и морфологии пыльцы сходен с описанным Л.А. Куприяновой и Л.А. Алешиной (1978) видом *H. suaveolens*.

Аномалии в развитии пыльцевых зерен были отмечены в незначительном количестве случаев у всех видов. Чаще всего наблюдалась дегенерация микроспор при сохранении тапетума. У *H. bungei* имелись случаи отсутствия мейоза, при этом стенка пыльника была нормально развита, а тапетум не обнаруживал признаков дегенерации.

Указывается, что ценные алкалоиды видов *Haplophyllum* содержатся, главным образом, в листьях и в незначительном количестве в стеблях, а также накапливаются в завязях и локализируются в семенах (Холмуратов, 1971). В литературе мы не обнаружили данных о наличии и характере расположения секреторных вместилищ (СВ) у видов семейства *Rutaceae* в элементах цветка, и в частности в пыльниках. Имеются сведения о расположении СВ в листе, коре побега и перикарпии зрелого плода *R. graveolens* и их структуре (Андон, Денисова, 1974; Никитина, Панкова, 1982).

У изученных видов *Haplophyllum* СВ в пыльнике обнаруживаются уже на стадии мейотического деления материнских клеток микроспор, наибольшего размера они достигают к моменту вскрывания гнезд.

Для всех видов характерно образование на верхушке пыльника на продолжении связника очень крупного булавовидного СВ, отграниченного снаружи толстостенной эпидермой, наружные стенки которой покрыты слоем кутикулы. СВ присутствуют во внутренних тканях связника: у *H. ramosissimum* они представляют собой мелкие округлые единичные образования, которые отделены от гнезд с пыльцевыми зернами 2–3-мя слоями клеток аналогичных эндотелию, с сильно утолщенными внутренними стенками и фиброзными поясками; у *H. bungei* – 7–8 удлинённых крупных СВ, расположенных по всей длине связника примыкают к внутренней стенке пыльника. У последнего вида отмечено 2–3 крупных и 3–4 мелких лизигенных вместилищ на расширенной части тычиночной нити. У *H. acutifolium* – на верхушке каждого из 10 пыльников имеется крупное, шарообразное СВ. Ввиду того, что у этого вида развитие цветка происходит при несомкнутых лепестках, СВ выступают из бутона задолго до растрескивания пыльника. На расширенной нижней части тычиночной нити расположены два крупных и 3–4 мелких лизигенных вместилищ. Во внутренних тканях связника пыльника имеются единичные СВ.

Таким образом, изученные виды имеют сходный тип строения сформированной и зрелой стенки пыльника характерный для семейства *Rutaceae*. У *H. bungei*, наряду с 1-слойным, отмечен 2-слойный фиброзный эндотелий и одновременное присутствие в одном и том же пыльнике 2- и 3-клеточных пыльцевых зерен. Виды незначительно различаются по размеру пыльцевых зерен: наиболее крупные они у пустынного вида *H. ramosissimum*. Присутствие СВ в пыльниках на всех этапах формирования цветка, вероятно, имеет для изученных растений биологическое значение. Выявленные особенности локализации СВ в пыльниках видоспецифичны и могут использоваться как дополнительные диагностические признаки для идентификации видов и растительного сырья.

Литература

- Андон Т. М., Денисова Г. А. Локализация кумариновых соединений в секреторных вместилищах *Ruta graveolens* L. // Раст. ресурсы. 1974. Т.10. Вып. 4. С. 528–540.
- Введенский А. И. Семейство *Rutaceae* // Флора Узбекистана. Ташкент, 1959. Т. 4. С. 65–74.
- Бессонова И. А. Хинолиновые алкалоиды родов *Dictamnus*, *Haplophyllum* // Итоги исследования алкалоидоносных растений. Ташкент, 1993. С. 62–91.
- Короткова Е. Е., Хамидходжаев С. А. Род *Haplophyllum* Yuss. в Средней Азии и его алкалоидоносность // Биологические особенности и распространение перспективных лекарственных растений. Ташкент, 1981. С. 110–115.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры растений Европейской части СССР. Л., 1978. С. 118–157.
- Наумова Т. Н. Семейство *Rutaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1985. С. 131–137.
- Никитин А. А., Панкова И. А. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. Л., 1982. 165 с.
- Холмурадов А. Семейство *Rutaceae* Yuss. в растительном покрове Узбекистана: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ташкент, 1971. 33 с.

МУТАЦИЯ ТОМАТА *LANCEOLATA*: ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ, ЭФФЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С ДРУГИМИ ГЕНАМИ, КОНТРОЛИРУЮЩИМИ ТИП ЛИСТА

Милукова Н. А.

Москва, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева

Наследственная основа каждого признака исключительно сложна. Формирование каждого отдельного признака начинается на ранних этапах онтогенеза и определяется, как правило, взаимодействием генов разных групп. Зная характер проявления генов в онтогенезе, можно создать модель управления растительным организмом на генном уровне. Проблемам генетики развития растений в настоящее время уделяется много внимания, но большинство исследований посвящено изучению развития цветка и корня, а процессы, происходящие при формировании и развитии листа, требуют глубокого изучения. Требуется установить, насколько сходны программы развития сложных рассеченных и простых листьев, каков механизм действия отдельных генов и т.д.

Развитие листа и детерминация его формы – процесс, тесно связанный с деятельностью побеговых апикальных меристем (ПАМ). ПАМ – небольшая группа клеток, формирующаяся из верхнего слоя апикальной клетки в эмбриогенезе при переходе от стадии глобулы к стадечковидной стадии. ПАМ состоит из 3 зон: центральной, периферической и подстилающей. Внутри этих зон существуют различия по скорости и направлению деления клеток (параллельно и перпендикулярно). Тип клеточного деления в ПАМ определяет форму органа, а число клеточных делений – его размер. Различные сочетания направления, скорости и числа делений обеспечивает формирование органов растений, различающихся по морфологии и размеру [4].

На примере арабидопсиса выделены группы генов, действующие в разные периоды развития меристемы. Существуют гены, действующие в течение всего периода развития, например, *shoot meristemless* и *wuschell*. Гены могут работать только при формировании меристемы (*zwil*). Примером генов, ответственных за поддержание меристем, служат аллели гена *clavata* [3].

По-видимому, данные гены экспрессируются только в период закладки меристем, но в процессе формирования листа не участвуют.

Известный у томата ген *Lanceolata*, по нашим данным, обладает плейотропным действием, формируя на растении нерассеченный ланцетный лист, оказывает влияние на заложение меристем и развитие семядолей.

Так, при самоопылении исходной формы Мо 319, несущей мутацию *Lanceolata* (*La* (8, 48)), а также гибридов с участием этой формы, были выделены образцы с морфологическими отклонениями формирования ПАМ; наряду с растениями с ланцетным листом появляются растения с диким типом листа, растения с нарушением функций апикальных меристем – со сросшимися семядолями и без семядолей.

Была выдвинута гипотеза о том, что все формы с аномалиями в развитии – доминантные гомозиготы *LaLa* (по литературным данным – нежизнеспособные) [1,2], но в нашем случае жизнеспособность проявлялась по-разному, и растения при тщательном уходе выживали. Таким образом, эти данные свидетельствуют, что ген *La* не просто определяет развитие ланцетного листа у томата, но и оказывает влияние на заложение меристем и развитие семядолей. То есть по своему действию ген *La* подобен генам *shoot meristemless* и *wuschell*, выявленным у арабидопсиса. Действие гена может наблюдаться на разных этапах эмбриогенеза. Если ген начинает работать на стадии глобулы, то развиваются проростки без семядолей; если во время дифференциации – проростки со сросшимися семядолями.

Для выяснения того, как будет работать ген в присутствии других генов, определяющих рассеченный тип листа, скрестили форму Мо 319 с формой LA 0715 (ген *Mouse ears* – сильнорассеченный лист со множеством булавовидных сегментов (11,48)). Гибриды F₁ имели отличную от родительских форму листьев – менее рассеченный лист с крупной центральной долей и 2–4-мя крупными булавовидными сегментами. В поколении F₂ выделены 10 фенотипических классов, различающиеся по степени проявления признаков родительских форм, временем появления дополнительных долей, количеством и размером этих долей. Анализируя результаты скрещиваний, можно предположить, что гены *Lanceolata* и *Mouse ears*, определяющие разную степень рассеченности, при формировании листа начинают работать, «включаясь» на разных стадиях развития листа. Так, например, в случае F₁ сначала начинает работать ген *Lanceolata*, контролируя формирование центральной крупной доли листа, на более поздних этапах ген *Mouse ears* влияет на образование сегментов.

Аналогичное действие генов наблюдаем и в другом случае – при скрещивании формы Мо 319 с формой LA 2065 (мутация *wiry* определяет формирование слабо развитой листовой пластинки, сегменты листа редуцированы до нитевидных (4,20)). Фенотип F₁, как и в первом скрещивании, промежуточный – лист округлый, нерассеченный, что также указывает на совместное действие данных генов при формировании листа.

Гипотезу о последовательном «включении» генов *La* и *Me* подтвердило исследование эндогенного содержания гормонов (ИУК и ГК) у форм Мо 319, LA 0715 и их гибрида F₁. Чтобы смоделировать этапы органогенеза, листья отбирали из верхней части растения (формирующиеся), из средней (сформированные, типичной для генотипа формы) и зрелые листья нижней части растения.

Сравнение мутаций *La* – с нерассеченным листом, и *Me* – с сильнорассеченным листом свидетельствует о разном гормональном статусе этих генотипов. Для мутации *Mouse ears* характерно высокое содержание гиббереллинов, для мутации *Lanceolata* наоборот – пониженное. В среднем и верхнем ярусах у растений с нерассеченным листом содержание гиббереллинов значительно возрастает, что вполне закономерно, т.к. продолжается равномерный рост клеток и формирование характерной ланцетной формы листа. У растений с сильнорассеченным листом в среднем ярусе происходит некоторое снижение уровня гиббереллинов, поскольку идет формирование сегментов, а возрастание содержания гормона на более поздних этапах развития можно объяснить продолжающимся активным ростом зрелого листа. Динамика содержания гиббереллинов в листьях гибридных растений в целом отлична от таковой у форм *La* и *Me*. Возрастание содержания этого гормона в среднем ярусе может быть связано с образованием центральной крупной доли листа и образованием сегментов на более поздних этапах.

Начальное содержание цитокининов у формы с ланцетным листом выше, чем гибридов F₁ и у растений с сильнорассеченным листом, но снижение их содержания происходит в большей степени, чем у гибридов, что опять же связано с отсутствием боковых долей, тогда как у гибридов F₁ в среднем ярусе содержание цитокининов остается на достаточно высоком уровне, предполагая возможность образования сегментов. Для растений с сильнорассеченным листом характерно некоторое повышение уровня цитокининов в нижней части растения. В данном случае образование сегментов листа происходит с самых ранних этапов органогенеза и до конца развития.

Таким образом, ген *Lanceolata*, формируя на растении нерассеченный ланцетный лист, участвует в процессе закладки листа на ранних этапах органогенеза. Его действие по детерминации формы листа сохраняется до конца его развития и в случае присутствия в генотипе других генов формы листа.

Литература

- Бочарникова Н.И. Мутантные формы томата / Бочарникова Н.И., Козлова В.М. – Кишинев, 1992. 63 с.
 Жученко А.А. Генетика томатов / Жученко А.А. Кишинев, 1973. 663 с.
 Генетика развития растений / Лутова Л.А. [и др.]. СПб, 2000. 539 с.
 Sinha N. Leaf development in Angiosperms / Sinha N.// Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1999. Vol. 50. P. 419–446.

ИССЛЕДОВАНИЯ МИКРО- И МЕГАГАМЕТОФИТА У НЕКОТОРЫХ СОРТО- И ВИДООБРАЗЦОВ
FESTUCA RUBRA, *F. PRATENSIS* И *F. ARUNOLINACEA*

Миндубаева А. Х., Шакина Т.Н., Кашин А. С.

Саратов, Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского

Объектом цитоэмбриологического исследования данной работы являются *Festuca rubra* L., *F. pratensis* Huds. и *F. arunolinacea* Schreb. Овсяницы важны как в хозяйственном, так и в ботанико-географическом отношении. Некоторые виды рода давно введены в культуру как кормовые и газонные растения. Другие виды могут быть использованы для закрепления подвижных субстратов и восстановления на них растительного покрова. Немало видов является эдификаторами степных, высокогорных и многих других растительных группировок. Поэтому знание способа семенного размножения растений данного рода необходимо для правильного планирования и ведения селекционно-генетических работ. По некоторым сведениям для овсяниц характерна значительная внутривидовая вариабельность цитологических и эмбриологических показателей (Magianu et al, 2000) и эмбриологические признаки апомиксиса, свидетельствующие о склонности растений данного рода к апомиксису (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004).

Целью настоящего исследования было выявление по состоянию мужской и женской генеративной сферы склонности к гаметофитному апомиксису у растений *F. rubra*, *F. pratensis* и *F. arunolinacea*.

Материал и методика

В качестве материала использовали растения популяций *Festuca pratensis* и *F. arunolinacea*, а также сортов и популяций *F. rubra*: 1) сортов ssp. *rubra* Areta, Выдубецкая славная, ГБС 202, Salaspils, Tamara, Frida, Свердловская, ГБС-202, Franklin, Jasper, Киевлянка, Vitori II, ГБС-116, 2) популяции ssp. *arenaria*, 3) сорта ssp. *commutata* Bargreen, 4) популяции ssp. *rubra*. Число исследованных растений каждой формы варьировало от 20 до 30. Соцветия фиксировали в период массового цветения ацетоалкоголем (1 : 3) на стадии зрелого бутона.

Для анализа пыльцы готовили временные глицерин–желатиновые препараты, для изучения зародышевых мешков использовали методику ускоренного приготовления препаратов после мацерации (Куприянов, 1982) или просветления семязачатков (Негг, 1971). Для анализа брали пыльники нижних цветков из колосков, расположенных в центральной части соцветия. Анализ препаратов проводили под микроскопом Axiostar-plus (Karl Zeiss).

Результаты и обсуждение

Для исследования состояния женской генеративной сферы были выбраны растения популяций *F. pratensis*, *F. arunolinacea* и шести сорто- и видообразцов *F. rubra*, контрастных по признаку качества пыльцы. Из 1675 выделенных и исследованных зародышевых мешков около половины (836 ЗМ) оказались зрелыми, дифференцированными. Но лишь около 1/3 из них (270 ЗМ) имели типичное строение, соответствующее Polygonum- типу.

Небольшой процент у четырех сортообразцов *F. rubra* (Tamara – 1,6%, Salaspils – 0,8%, Ирбитская – 6,5%, Свердловская – 8,4%), а также у *F. arunolinacea* (4,0%) и *F. pratensis* (7,4%), составляли дегенерирующие зародышевые мешки. Несколько выше доля дегенерирующих зародышевых мешков отмечена у растений *F. rubra* сорта Areta (18,0%) и популяции ssp. *rubra* из Татищевского района (11,4%) (табл. 2).

Ранее (Куприянов, 1989) экспериментально было установлено, что пороговым уровнем степени дефектности пыльцы (СДП), косвенно указывающим на возможность у образца апомиксиса, является СДП выше 11,7%. В пределах исследованных нами 18 сорто- и видообразцов *F. rubra*, *F. pratensis* и *F. arunolinacea* СДП варьировала в широких пределах (4,0–69,7%). При этом СДП, ниже пороговой величины 11,7%, отмечена у растений популяции *F. arunolinacea* и 6 сорто- и видообразцов *F. rubra*: сорта Salaspils, Выдубецкая славная, Areta, Jasper, Frida и видообразец ssp. *arenaria*. СДП, незначительно превышающая пороговую величину 11,7%, была обнаружена у 3 сортов *F. rubra*: ГБС 116, ГБС 202 и Vitori II. Средний уровень СДП (23,5–39,2%) отмечен у растений *F. pratensis* и у 4 сортов *F. rubra*: Киевлянка, Tamara, Bargreen и Franklin. Наконец, высокая СДП (48,3–69,7%) обнаружена у растений *F. rubra* сортов Ирбитская и Свердловская, а также популяции ssp. *rubra* (табл. 1).

Таким образом, в результате проведенного исследования пыльцы *F. rubra*, *F. pratensis*, *F. arunolinacea* выявлено внутрипопуляционное разнообразие растений в отношении СДП. Самыми «высокодефектными» оказались растения *F. rubra* сорта Свердловская и популяции ssp. *rubra*. Усредненные показатели дефектности пыльцы для каждого сорта и вида, представленные в таблице 1, могут служить их популяционными характеристиками.

Таблица 1

Качество пыльцы в сортопопуляциях и видеобразцах *Festuca rubra*, *F. pratensis* и *F. arunolinacea*

№ п/п	Сортопопуляция или видеобразец		Дефектные пыльцевые зерна, %				
			всего	остановив-шиеся в развитии	плазмолитизированные	дегенерирующие	пустые
1	<i>F. rubra</i>	Salaspils	9,00 ± 0,96	2,38 ± 0,33	0,37 ± 0,07	4,35 ± 0,57	1,90 ± 0,30
2		Tamara	27,63 ± 2,74	3,58 ± 0,46	1,49 ± 0,25	20,60 ± 2,18	1,85 ± 0,21
3		ГБС 116	14,34 ± 1,85	1,9 ± 0,38	0,28 ± 0,09	10,97 ± 1,63	1,09 ± 0,21
4		ГБС 202	17,52 ± 2,52	2,18 ± 0,37	0,02 ± 0,02	14,69 ± 2,23	0,62 ± 0,10
5		Выдубецкая славная	4,19 ± 0,76	0,43 ± 0,10	0	3,38 ± 0,64	0,38 ± 0,08
6		Areta	4,03 ± 0,45	0,91 ± 0,15	0,09 ± 0,04	2,06 ± 0,30	0,98 ± 0,17
7		Vitori II	13,81 ± 1,18	3,97 ± 0,42	1,61 ± 0,28	6,77 ± 0,68	1,44 ± 0,14
8		ssp. arenaria	7,35 ± 0,76	2,02 ± 0,20	0,37 ± 0,07	3,06 ± 0,33	1,96 ± 0,39
9		Свердловская	69,74 ± 2,65	14,90 ± 0,94	2,32 ± 0,28	51,62 ± 1,89	0,90 ± 0,12
10		Jasper	8,32 ± 0,67	1,80 ± 0,23	0,71 ± 0,11	4,85 ± 0,41	0,95 ± 0,37
11		ssp. rubra	65,93 ± 3,07	11,33 ± 0,90	1,00 ± 0,19	53,25 ± 2,49	0,37 ± 0,08
12		Bargreen	33,60 ± 2,65	4,61 ± 0,34	0,74 ± 0,13	27,87 ± 2,37	0,96 ± 0,16
13		Franklin	39,21 ± 3,69	5,24 ± 0,62	1,30 ± 0,23	31,85 ± 3,16	1,34 ± 0,22
14		Киевлянка	23,48 ± 2,97	4,17 ± 0,67	0,74 ± 0,16	16,25 ± 2,36	2,30 ± 0,45
15		Ирбитская	48,34 ± 4,34	7,91 ± 0,94	2,03 ± 0,37	37,24 ± 3,63	1,17 ± 0,17
16		Frida	11,45 ± 1,24	2,58 ± 0,25	1,92 ± 0,37	6,98 ± 0,84	0,00 ± 0,00
17	<i>F. pratensis</i>	21,94 ± 2,00	1,57 ± 0,32	0,92 ± 0,14	8,65 ± 1,05	10,78 ± 2,08	
18	<i>F. arunolinacea</i>	4,42 ± 0,31	0,24 ± 0,07	0,07 ± 0,02	3,56 ± 0,29	0,53 ± 0,11	

Таблица 2

Состояние мегagamетофита у растений исследованных сорто- и видеобразцов *Festuca rubra*, *F. pratensis* и *F. arunolinacea*

Состояние ЗМ	Доля у сорто- или видеобразца, %								
	<i>F. rubra</i>						<i>F. pratensis</i>	<i>F. arunolinacea</i>	
	Tamara	Salaspils	Areta	ssp. rubra	Ирбитская	Свердловская			
Зрелые	51,3	66,4	89,0	65,3	59,0	72,5	28,1	4,0	
Типичного строения	16,3	13,6	4,0	28,8	21,1	38,1	10,2	–	
Дегенерирующие	1,6	0,8	18,0	11,4	6,5	8,4	7,4	4,0	
Нетипичного строения	яйцеклетка с двумя и более ядрами	–	–	–	4,2	9,2	9,5	2,8	–
	яйцеклетка с двумя и более ядрышками	13,9	27,2	32,7	13,5	13,4	13,2	6,5	–
	яйцеклетка зиготоподобная	9,0	12,0	30,3	1,6	3,1	1,1	–	–
	с двумя яйцеклетками	–	–	–	1,6	–	–	–	–
С развитием	с тремя и более полярными ядрами	2,4	2,4	0,8	1,6	2,3	–	0,3	–
	яйцеклетки центральной клетки (эндосперм)	4,9	8,8	2,4	–	–	–	0,3	–
	обеих структур	–	1,6	–	–	–	–	–	–
Апоспорические	оба ЗМ в 1 семязачатке	3,2	–	0,8	–	–	–	0,6	–
	два ЗМ в 1 семязачатке	–	–	–	0,4	3,8	1,1	–	–
	инициаль + зрелый ЗМ	–	–	–	3,8	1,9	1,1	0,3	–
	инициаль + одноядерный ЗМ	–	–	–	–	8,1	1,1	2,1	0,3
инициаль + мегаспоры	–	–	–	–	–	–	0,6	0,3	

У растений *F. rubra* двух сортов (Ирбитская – 26,9%, Свердловская – 23,8%) и популяции *ssp. rubra* (19,5%) существенную долю составили зародышевые мешки с признаками, косвенно указывающими на возможность у них апомиксиса. Более низкий процент подобных зародышевых мешков выявлен у растений популяции *F. pratensis* (9,2%). В мегagamетофите таких растений отмечались различные отклонения от типичного строения: наличие двух яйцеклеток, двуядерной яйцеклетки, яйцеклетки с двумя и более ядрышками в ядре или нарушение полярности зародышевого мешка на ранних стадиях развития.

У растений трёх сортов *F. rubra* было отмечены мегагаметофиты с признаками апомиктического развития мегагамет. При этом наблюдалось преждевременное развитие без оплодотворения яйцеклетки (Tamara – 4,9%, Salaspils – 8,8%, Areta – 2,4%), центральной клетки (Salaspils – 1,6%) или обеих структур (Tamara – 3,2%, Areta – 0,8%) (табл. 2).

Семязачатки с развитием апоспорических инициалей отмечены у растений *F. rubra* сортов Ирбитская (13,8%) и Свердловская (3,1%), популяции *ssp. rubra* (4,2%), а также у растений *F. pratensis* (3,1%) и *F. arunolinacea* (1,3%). При этом наблюдали: а) одновременное развитие двух зародышевых мешков, один из которых имел эуспорическую, а второй – апоспорическую природу; б) наличие апоспорической инициальной клетки в присутствии материнской клеткой мегаспор, тетрады мегаспор, одно-, дву- или четырёхядерного зародышевого мешка эуспорической природы; в) наличие апоспорических инициальных клеток в присутствии зрелых, дифференцированных зародышевых мешков.

Таким образом, из 8 исследованных сорто- и видообразцов трёх видов *Festuca* наибольшую склонность к гаметофитному апомиксису проявляют растения *F. rubra* сортов Ирбитская, Salaspils и Tamara, более слабую – растения *F. rubra* сортов Свердловская, Salaspils, Areta, популяции *ssp. rubra*, *F. pratensis* и *F. arunolinacea*. В целом у исследованных сорто- и видообразцов наблюдается положительная корреляция между степенью дефектности пыльцы и склонностью к гаметофитному апомиксису.

Литература

- Куприянов П.Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков // Бюл. изобр. 1982. А.с. №919636. С. 7–14.
 Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.
 Хохлов С.С. Апомиксис: Классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. М., 1967. Вып. 1. С. 43–105.
 Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов, 2004. 148 с.
 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.
 Mariani A., Roscini C., Basili F., et al. Cytogenetic study of forage grasses and legumes // Legumes for Mediterranean forage crops, pastures and alternative uses = Légumineuses pour cultures fourragères, pâturages et autres usages en région méditerranéenne. Zaragoza, 2000. P. 79–83.

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЕЕ АДАПТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНИВШЕГОСЯ КЛИМАТА СИБИРИ

Носкова Н.Е., Третьякова И.Н.

Красноярск, Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН

Хвойные леса – одно из главных богатств Сибири. Интенсивная эксплуатация лесов, рост городов, развитие техногенных производств неизменно ведет к сокращению лесных массивов и снижению видового разнообразия. Изучению влияния техногенного загрязнения на процессы жизнедеятельности основных видов-лесообразователей в Сибири, как и в других регионах России, уделяется большое внимание (Лесные экосистемы..., 1990; Аникеев и др., 2000; Фомин и др., 2001 и др.).

Пристальное внимание в последнее время обращает на себя другое следствие антропогенного воздействия на окружающую среду – увеличение углекислоты в атмосфере Земли и установление парникового эффекта, уже вызвавшего заметные изменения климата, в том числе и в Сибирском регионе (Павлов, Миронов, 2003). Известны сообщения об интенсивном таянии ледников, увеличении длительности весеннего и осеннего сезонов, особенно в западном полушарии и связанные с этими процессами, продвижение зональной растительности в северном направлении и выше в горы, увеличение массы зеленого покрова (Симченко, 2001; Чебакова и др., 2002). Многолетние наблюдения и современные методы анализа позволили выявить основные тенденции и разработать перспективы развития растительного покрова Сибири при развертывании различных сценариев исторических событий, а также, судьбу отдельных видов-образователей Сибирских лесов (сосна обыкновенная, лиственница сибирская, пихта сибирская). Следует отметить, что основное внимание при этом акцентировалось на изучении особенностей роста, показателей вегетативной сферы (Rehfeldt, Tchebakova, 2003). В данной работе проводилось исследование реакции сосны обыкновенной на погодноклиматические изменения в условиях Красноярской лесостепи со стороны репродуктивной сферы. Была предпринята попытка выявить возможные пути адаптации вида на уровне репродуктивного процесса при продолжительном характере климатических изменений в Красноярском регионе.

Репродуктивный цикл у сосны обыкновенной адаптирован к температурным условиям места произрастания и от заложения и дифференциации генеративных почек до полного созревания шишек занимает 25–26

месяцев. Семенная продуктивность невысокая и в условиях Красноярской лесостепи составляет в среднем 19–21% (Третьякова, 1990). Заложение мужских генеративных органов происходит в июле, а дифференциация спорогенной ткани (археспория) – в августе–сентябре предшествующего пылению года, затем на время зимы наступает пауза (Некрасова, 1976). Процессы микроспорогенеза и развития пыльцы протекают следующей весной, в год пыления. Пыление и опыление в условиях Красноярской лесостепи проходит в конце первой – во второй декаде июня при сумме эффективных температур 224–253,6 град.–дней (Третьякова, 1990).

В результате погодно-климатических изменений, главным образом, за счет увеличения теплого периода в осеннее время в окрестностях г. Красноярска у сосны обыкновенной (2001–2007) произошло смещение сроков протекания репродуктивных процессов. В эти годы микроспорогенез начинался не весной, в год пыления, а осенью предшествующего пылению года. Микроспороциты приступали к редукционному делению и зимовали в состоянии профазы I (конец октября–ноябрь), что не характерно для этого вида. Смена программы запуска микроспорогенеза у сосны обыкновенной в окрестностях г. Красноярска вызвало многочисленные нарушения в ходе редукционного деления и в развитии клеток тапетума, что сопровождалось формированием большого количества аномальных и нежизнеспособных пыльцевых зерен. Основная причина стерильности пыльцы состояла в незавершенности гаметофитогенеза: клетка микроспоры не приступала к митотическим делениям или же процесс развития пыльцы блокировался на первом или втором делении. Большая доля пыльцевых зерен, таким образом, оставалась в одноклеточном состоянии или с одной-двумя проталлиальными клетками. В отсутствие характерной двухклеточной структуры, представленной вегетативной и генеративной клетками, пыльца не прорастала на питательных средах и не формировала пыльцевые трубки.

Вступление сосны обыкновенной в мейоз осенью явилось причиной прохождения делений и формирования пыльцы в более ранние сроки при минимальном накоплении эффективных температур (табл.). Анализ данных многолетних исследований показал, что в отдельные годы протекание микроспорогенеза у данного вида при низких суммах эффективных температур имело место и раньше (1979, 1980, табл.). Однако температурные характеристики весеннего периода в эти годы (особенно в 1980 г.) отличались неустойчивой погодой с низкими значениями среднесуточных температур, поздним переходом через порог +5⁰С, заморозками в мае, что могло препятствовать быстрому накоплению эффективных температур. С другой стороны, в предшествующие (1978, 1979) годы уже в конце августа – начале сентября отмечались кратковременные ночные заморозки, с начала октября отрицательные температуры перемежались кратковременными периодами низких положительных температур, а в ноябре устанавливались стабильные отрицательные температуры.

Динамика мейоза и пыления сосны обыкновенной

Год	Мейоз	Пыление		Сумма эффективных температур, град-дни (мейоз/пыление)
	май	май	июнь	
1977 (Третьякова, 1990)	15–22		10–14	72/232,9
1978 (—'—)	22–27		10–15	60,8/224,0
1979 (—'—)	14–20		8–12	48,8/253,6
1980 (—'—)	17–21		11–15	16,3/226,4
1981 (—'—)	14–17	27–30		69,6/233,1
1982 (—'—)	–		5–9	/231,0
1983 (—'—)	23–28		15–20	76,7/233,0
1988 (—'—)	17–25		11–17	–
1999	–		2–9	/316,5
2000	–		10–14	/300,3
2001	10–11	25–31		48,5/158,8
2002	10–11	25–31		52,6/203,6
2003	10–15	30–	–6	55,0/316,5
2004	15–16	29–	–1	44,8/187,6
2005	16–17	30–	–9	18,4/137,2

В последние годы, когда проводилось настоящее исследование, весенний период характеризовался бóльшим количеством тепла и продолжительных оттепелей в марте – начале апреля, ранним установлением положительных температур и осенью с положительными температурами до конца октября – начала ноября. Лишь в 1999 и 2000 гг. период осенних положительных температур оказалась менее продолжительным: устойчивые отрицательные температуры наступали уже в начале ноября. Следует отметить, однако, что 2000 г. характеризовался на редкость ранней и теплой весной. Последние годы выделяются отсутствием ночных заморозков в августе–сентябре, а в отдельные годы (2001, 2004, 2005) и в октябре.

Тот факт, что микроспорогенез по сценарию «осеннего запуска» имел место у всех представителей вида одновременно, свидетельствует о том, что эта программа запуска мейоза для сосны обыкновенной более древняя. В дальнейшем, с похолоданием и усилением континентальности климата на Земле, мужские структуры не успевали завершить свое развитие до наступления неблагоприятного периода. В этих условиях выра-

батывались необходимые приспособления, обеспечившие функционирование мужских репродуктивных органов, предусматривающие запуск и прохождение мейоза весной. Теперь, когда «старая» программа развития вновь задействована, эти приспособления могли негативно повлиять на процесс формирования мужского гаметофита.

О существовании в природе двух альтернативных программ прохождения мейоза, свидетельствуют наблюдения финских ученых, впервые обнаруживших материнские клетки пыльцы в почках мужских побегов сосны в период осеннее – зимнего покоя (Kupila-Ahvenniemi S., Pihakaski S., 1966). При наличии теплое осеннего сезона достаточно продолжительного для продолжения процессов дифференциации мужских половых структур, процессы развития последних идут до образования микроспороцитов и запуска программы редукционного деления. Так, например, в образцах микростробилов сосны обыкновенной, взятых в г. Пушино во время прохождения IV съезда Общества биотехнологов России им. Ю.А. Овчинникова в начале декабря в 2006 г. (погода на тот момент отличалась нехарактерно высокими положительными дневными температурами 4–7⁰ С и отсутствием ночных заморозков), были также обнаружены материнские клетки пыльцы на стадии профазы I. Однако дальнейшее развитие мейоза в микроспороцитах сосны обыкновенной требует более высоких температур (пороговое значение среднесуточных температур для начала первого деления находится в диапазоне 10–12⁰ С).

Вероятно, случаи начала развития микроспорогенеза осенью у сосны обыкновенной имело место в некоторых регионах России и раньше, если тому способствовали метеорологические условия, и могли явиться причиной противоречивости данных, полученных исследователями, изучающими жизнеспособность пыльцы и семенную продуктивность сосны обыкновенной (Федорков, 1999).

Проблема в том, что утрачены адаптации сосны обыкновенной к развитию мужских структур в условиях «осеннего запуска мейоза». В результате чего формируется пыльца с высоким содержанием пыльцевых зерен, не завершивших гаметофитогенез, и, следовательно, не способных формировать пыльцевые трубки. Из-за недостаточного количества жизнеспособной пыльцы существенно снижается урожай шишек и семян (приблизительно, на 20%).

Если климатические изменения примут продолжительный характер, то на территории Красноярского региона можно ожидать сокращение ареала и миграции вида в северном направлении. Однако, возможны и другие пути решения проблемы выживания вида в сложившейся ситуации. Например, адаптационные механизмы приведут в соответствие генеративные процессы в микроспорангиях сосны или созревание пыльцевого зерна будет происходить на нуцеллусе семяпочки, как у *Juniperus* и *Taxus baccata* (Склонная, 1985; Ругузов, Склонная, 1992). Тем более что такие тенденции в изменении порядка формирования мужского гаметофита при изменении условий произрастания существуют. Например, у кедра гималайского, интродуцированного в Крыму, в микроспорангии проходят только два митотических деления, а остальные три – на нуцеллусе семяпочки, тогда как в условиях естественного произрастания на нуцеллусе семяпочки проходит только одно, последнее, предшествующее оплодотворению, деление (Склонная, 1985; Ругузов, Склонная, 1992).

Каким образом будет проходить адаптация сосны обыкновенной в условиях изменившегося климата, покажет время. В любом случае, «стратегия выживания» вида будет зависеть от времени для адаптивной реакции, отпущенного историей.

Литература

- Федорков А.Л. Адаптация хвойных к стрессовым условиям Крайнего Севера. Екатеринбург, 1999. 97с.
- Kupila-Ahvenniemi S., Pihakaski S. Qualitative study on the nucleic acid in the microsporangiate strobilus primordia and the spur shoot primordia of the dormant scotch pine // Ann. Bot. fenn., 1966. Vol. 3. N 1. P. 141–147.
- Склонная Л.У. Особенности формирования семян у можжевельника высокого и кедрового гималайского в Крыму // Тез. докл. II Всесоюзного симпозиума «Половое размножение хвойных растений» 10–12 сентября 1985. Новосибирск. 1985. С. 34–35.
- Ругузов И.А., Склонная Л.У. Формирование мужского гаметофита у некоторых представителей сосновых, кипарисовых и тисовых // Cytology – Embryological studies of higher plants: collected scientific works. Yalta. 1992. Vol. 113. P. 62–73.
- Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных. Новосибирск, 1990.
- Некрасова Т.П. Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных древесных пород // Лесоведение, 1976. № 6. С. 37–43
- Симченко А. Земля зеленеет // <http://nature.web.ru/db/msg.html?mid=1170166&cs=110300050> [Научная Сеть. 2001]
- Rehfeldt G. E., Tchebakova N. M., Milyutin L. I., Parfenova E. I., Wykoff W. R. and Kouzmina N. A. Assessing population responses to climate in *Pinus sylvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with climate-transfer models // Eurasian J. For. Res. 6-2: 83-98, 2003.
- WMO statement of the status of the global climate in 2000 // WMO. 2000. № 657. P. 12.
- Чебакова Н.М., Парфенова Е.И., Монсеруд П.А. Прогноз изменения фитомассы лесов в широтных и высотных зонах при потеплении климата // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск, 2002. С. 252–264.

Павлов И.Н., Миронов А.Г. Динамика посевных качеств семян *Larix sibirica* Ledeb. В насаждениях юга Сибири с 1936 по 2000 г.г. // Хвойные бореальной зоны. 2003. Выпуск 1. С. 14–21.

Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение / Под. ред. В.А.Алексеева Л., 1990. 200 с.

Барахтенова, Николаевский В.С. Фотохимическая активность и фосфорелирование растений под влиянием сернистого газа // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1983. №1.

Аникеев Д.Р., Бабушкина Л.Г., Зуева Г.В. Состояние репродуктивной системы сосны обыкновенной при аэрогенном загрязнении // Екатеринбург, 2000. 81 с.

Фомин В.В. Шавнин С.А., Марина Н.В., Новоселова Г.Н. Неспецифическая реакция фотосинтетического аппарата хвои сосны на действие аэропромышленных загрязнений и затенения // Физиол. растений. 2001. Т.48. №5. С. 760–765.

МЕРИСТЕМ-СПЕЦИФИЧНЫЕ ГЕНЫ В РАЗВИТИИ КЛУБЕНЬКА ГОРОХА

Осипова М.А.^{1,2}, Долгих Е.А.², Лутова Л.А.¹

¹ Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский Государственный Университет

² Санкт-Петербург, ВНИИ Сельскохозяйственной Микробиологии

Работа посвящена изучению роли генов, регулирующих активность апикальных меристем, в развитии меристемы клубенька, формирующегося при симбиозе бобовых растений и почвенных бактерий ризобий. Известно, что гены семейств *WOX* и *KNOX* играют ключевую роль в поддержании активности апикальных меристем растений. В частности, у арабидопсиса ген *SHOOTMERISTEMLESS (STM)*, относящийся к семейству *KNOX*, и ген *WUSCHEL (WUS)* из семейства генов *WOX* необходимы для поддержания активности апикальной меристемы побега (Lenhard et al., 2002; Veit, 2004). Эти гены кодируют транскрипционные факторы, содержащие ДНК-связывающий гомеодомен. Ген *STM* экспрессируется в клетках меристемы побега и препятствует их дифференцировке (Bowman, Yuval, 2000). Активность гена *WUS*, как считается, необходима для поддержания запаса стволовых клеток в меристеме побега (Maier et al., 1998). Известно, что в корнях экспрессируются гомологи генов *STM* и *WUS*, представители семейств *WOX* и *KNOX*, соответственно. Так, гены *KNOX* семейства *KNAT1*, *KNAT3*, *KNAT5* экспрессируются при развитии примордия бокового корня арабидопсиса (Truernit, 2006). В покоящемся центре меристемы корня обнаружена активность гена *WOX5*, гомолога гена *WUS* (Haescker et al., 2004). Было показано, что эктопическая экспрессия гена *WOX5* под промотором гена *WUS* восстанавливает мутантный фенотип у мутантов *wus*, обеспечивая нормальное функционирование и развитие меристемы побега, и наоборот, экспрессия гена *WUS* под промотором гена *WOX5* у мутантов *wox5* приводит к восстановлению нормального функционирования меристемы корня (Sarkar et al., 2007). Таким образом, продукты генов *WUS* и *WOX5* выполняют аналогичные функции в побеговой и корневой апикальных меристемах арабидопсиса. Такие данные позволяют предположить существование универсальных механизмов, регулирующих активность побеговой и корневой меристем растений.

Помимо меристем, функционирующих на протяжении всего периода онтогенеза, у растений имеются так называемые «нерегулярные» меристемы, формирующиеся при определенных условиях. В частности, к таким «нерегулярным» меристемам относятся клубеньковые меристемы, формирующиеся при симбиозе бобовых растений с бактериями ризобиями. На настоящий момент вопрос о существовании общих механизмов регуляции клубеньковой меристемы и апикальных меристем растений малоизучен. В связи с этим, целью нашей работы является изучение роли генов семейств *WOX* и *KNOX* в развитии меристемы клубеньков гороха.

На основании взятых из базы данных GenBank нуклеотидных последовательностей гена *WOX5 Arabidopsis thaliana* и *Medicago truncatula* были подобраны праймеры к консервативным участкам, которые использовали для изучения экспрессии этого гена у гороха. Анализ последовательностей, амплифицированных с помощью данных примеров матрице кДНК гороха, клонированных в векторе pAL-TA («Евроген»), выявил сходство данных фрагментов с соответствующими последовательностями арабидопсиса и люцерны. Мы проанализировали экспрессию гена *PsWOX5* в тканях гороха методом ОТ-ПЦР. Наибольшую активность этого гена наблюдали в кончиках корней, также этот ген экспрессировался в сегментах инокулированных и неинокулированных корней, в клубеньках гороха, тогда как в надземных органах растений экспрессия этого гена не была выявлена. Мы провели предварительный анализ экспрессии гена *PsWOX5* в сегментах инокулированных корней гороха, в зоне формирования примордиев клубеньков. В анализ были взяты растения дикого типа и суперклубенькообразующие мутанты гороха *sym28* и *sym29* (*Sym29* кодирует CLV1-подобный белок у гороха), характеризующиеся нарушением системы ауторегуляции клубенькообразования и формирующие большее число клубеньков, по сравнению с растениями дикого типа. Экспрессию гена *PsWOX5* анализировали на различных стадиях развития симбиоза: на 5, 7 и 9 дни после инокуляции, в качестве референсного гена использовали убиквитин. Был показан различный характер экспрессии гена *PsWOX5* у мутантов и растений дикого типа с использованием ОТ-ПЦР в реальном времени: у суперклубенькообразующих мутантов *sym28* и *sym29* наблюдался более высокий уровень экспрессии гена в сегментах инокули-

рованных корней, по сравнению с растениями дикого типа. Полученные данные являются предварительными, и требуется более детальное изучение экспрессии *PsWOX5* гена в тканях гороха с привлечением цитологических методов для выявления роли этого гена в регуляции функционирования меристемы клубенька гороха. В дальнейшем мы планируем более подробно изучить экспрессию этого гена у гороха на разных этапах развития клубенька. Интересным представляется изучение взаимосвязи экспрессии *PsWOX5* с нарушениями в системе авторегуляции клубенькообразования, контролируемой *CLV1*-подобным геном *Sym29* у гороха, поскольку известно, что в меристеме побега гены системы *CLV* негативно регулируют экспрессию гена *WUS* (Shoof *et al.*, 2000). Кроме того, в ближайшее время мы планируем изучить возможное участие генов семейства *KNOX* в развитии клубеньковой меристемы.

Работа поддержана грантами РФФИ 07-08-00700a и CRDF RUXO-ST-012-00.

Литература

- Bowman J., Yuval E. Formation and maintenance of the shoot apical meristem // Trends in Plant Science. 2000. Vol. 5. № 3. P.110–115.
- Haecker A., Gross-Hardt R., Geiges B., *et al.* Expression dynamics of *WOX* genes mark cell fate decisions during early embryonic patterning in *Arabidopsis thaliana* // Development. 2004. Vol. 131. P. 657–668.
- Lenhard M., Jürgens G., Laux T. The *WUSCHEL* and *SHOOTMERISTEMLESS* genes fulfill complementary roles in *Arabidopsis* shoot meristem regulation // Development. 2002. Vol.129. P. 3195–3206.
- Mayer K., Schoof H., Haecker A., *et al.* Role of *WUSCHEL* in regulating stem cell fate in the *Arabidopsis* shoot meristem // Cell. 1998. Vol. 95. P. 805–815.
- Sarkar A.K., Luijten M., Miyashima S., *et al.* Conserved factors regulate signalling in *Arabidopsis thaliana* shoot and root stem cell organizers // Nature. 2007. Vol. 446. P. 811–814.
- Schoof H., Lenhard M., Haecker A., *et al.* The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes // Cell. 2000. Vol. 100. P. 635–644.
- Truemit E. A map of *KNAT* gene expression in the *Arabidopsis* root // Plant Molecular Biology. 2006. Vol.60. P.1–20.
- Veit B. Determination of cell fate in apical meristems // Current Opinion in Plant Biology. 2004. Vol.7. P. 57–64.

**ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
*ARTEMISIA (ASTERACEAE)***

Полянская М.В., Кашин А.С.

Саратов, Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Род *Artemisia* L. насчитывает в своем составе около 400 видов (Леонов, 1994), т.е. является политипическим. Это означает, что он относится к группе родов с высокой вероятностью наличия в пределах их регулярных форм апомиксиса и его элементов (Хохлов, 1970). В списках С.С. Хохлова с соавт. (1978) и J.G. Carman (1995, 1997) род *Artemisia* действительно указан как апомиктичный. Но наличие гаметофитного апомиксиса на основе апо- и диплоспории отмечено лишь у *Artemisia nitida* Bertol. и *A. tridentate* (Chiarugi, 1926; Хохлов и др., 1978; Carman, 1995).

Литературные данные по эмбриологии полыней весьма ограничены. Более или менее полно в этом отношении изучено лишь 4 вида рода (Сравнительная..., 1987). Фрагментарные данные о формировании зародышевого мешка получены ещё для пяти видов среднеазиатских полыней: *A. macrocephala* Jacq., *A. annua* L., *A. absinthium* L., *A. herba alba* Asso и *A. turanica* Krasch. (Руми, 1947). В.А. Коннычева (1966) в своей работе наряду с описанием структуры мегагаметофита *A. turanica* приводит ещё и описание структуры мегагаметофита *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. При этом во всех случаях при изучении мегагаметофита авторы использовали метод приготовления микроскопических препаратов на основе микротомных срезов и по каждому виду эмбриологически ими изучены единичные растения. Методики ускоренного приготовления микроскопических препаратов путём просветления семязачатков (Нейт, 1971) или вычленения зародышевых мешков после мацерации (Куприянов, 1982) для цитоэмбриологического изучения видов данного рода не использовали, что связано, вероятно, с относительно малыми, даже по сравнению со многими представителями семейства *Asteraceae*, размерами зародышевого мешка.

Соответственно и целенаправленных исследований по выявлению апомиктичных форм среди видов *Artemisia* фактически не проводилось. Учитывая вышеизложенное, любые дополнительные исследования системы семенного размножения видов этого рода заслуживают внимания.

Целью данного исследования было изучение особенностей семенного размножения некоторых видов *Artemisia* из различных районов Саратовской области по цитоэмбриологическим признакам.

Материал и методика

Исследованы популяции 4 видов *Artemisia*: *A. vulgaris* L., *A. salsaloides* Willd., *A. lerchiana* Web. et Stechm., *A. dracuncululus*. Материал для исследования собран в Саратовском, Хвалынском и Озинском районах области.

Мегагаметофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием методики про-

светления семязачтков (Негг, 1971), модифицированную нами. Соцветия фиксировали на нескольких стадиях в фиксаторе Кларка (Паушева, 1980).

Материал подкрашивали 2%-ным ацетокармином в течение 24 часов. Анализ препаратов осуществляли под микроскопом “Axiostar-plus” (Zeiss) при увеличении 10 x 40.

По каждой популяции в среднем исследовано около 100 семязачтков.

Результаты и обсуждение

У растений исследованных популяций всех четырёх видов в большинстве случаев отмечены либо тетрады мегаспор, либо эуспорические зародышевые мешки, развивающиеся по Polygonum-типу. При этом зрелые зародышевые мешки были нормального, типичного для представителей *Asteraceae*, строения без признаков партеногенетического развития мегagamет. Яйцевой аппарат был трёхклеточным, состоящим из крупной яйцеклетки и двух небольших, часто плохо различимых синергид. Центральная клетка чаще имела одно вторичное ядро, как результат слияния двух полярных ядер. Неслившиеся полярные ядра отмечены редко. Размеры, число ядер и место расположения, а так же форма антипод были не постоянными. Чаще всего антипод было три с непостоянным числом ядер, в большинстве случаев находящихся на различных стадиях дегенерации.

Как следует из таблицы, в популяции 268 *A. vulgaris* из Озинского р-на более чем в 30% случаев наряду с эуспорическими зародышевыми мешками в семязачтке среди клеток интегументального тапетума наблюдали апоспорические инициальные клетки или апоспорические зародышевые мешки, находящиеся на различной стадии развития.

В популяции *A. dracunculus* (528), произрастающей в окрестностях г. Саратова, доля семязачтков с апоспорическими инициалами и продуктами их развития составляла более 20% от числа исследованных. При этом в большинстве случаев (около 75% от числа семязачтков с клетками апоспорической природы) отмечена дегенерация эуспорических зародышевых мешков (табл.). Следовательно, в таких семязачтках было возможно дальнейшее развитие только зародышевых мешков апоспорической природы.

У растений популяции *A. salsaloides* (496) из Хвалынского р-на признаки апоспорического развития клеток в присутствии эуспорических зародышевых мешков были отмечены, также как и у растений предыдущего вида, более чем в 20% исследованных семязачтков. Кроме того, у растений данного вида с частотой более 8% в семязачтках наблюдали зародышевые мешки с развитием эндосперма без оплодотворения (табл.). Эндосперм при этом чаще всего был двуядерным, или двух-, трехклеточным. Таким образом, доля семязачтков с признаками апомиктического развития генеративных структур у растений *A. salsaloides* была около 30%.

Результаты цитозембриологического исследования семязачтков растений некоторых видов *Artemisia*

Вид, № популяции и место обитания	Год исследования	Норма, %	Дегенерация эуспорических ЗМ, %	С признаками апомиктического развития, %			
				всего	из них		
					эндосперм без оплодотворения	эуспорический ЗМ и апоспорические инициалы	апоспория при дегенерации эуспорического ЗМ
<i>A. vulgaris</i> 268 (Оз)	2005	69,44	0	30,55	0	30,55	0
<i>A. salsaloides</i> 496 (Хв)	2007	70,93	0	29,06	8,33	20,73	0
<i>A. lerchiana</i> 407 (Сар)	2007	87,69	12,31	0	0	0	0
<i>A. dracunculus</i> 528 (Сар)	2007	76,23	2,28	21,47	0	6,01	15,46

Чаще всего апоспорические образования в семязачтках представляли собой одноклеточные одно-, или двуядерные инициалы. Единично встречались многоядерные инициальные клетки или двуклеточные апоспорические зародышевые мешки. Апоспорических образований в одном семязачтке в большинстве случаев было несколько. В семязачтках растений *A. dracunculus* апоспорические инициальные клетки отличались крупными, хорошо прокрашиваемыми ядрами.

Из четырёх исследованных видов лишь в популяции *A. lerchiana* не было отмечено семязачтков с признаками апомиктического развития. Исследованную популяцию данного вида следует считать размножающуюся облигатно амфимиктично.

У растений популяций *A. lerchiana* и *A. dracunculus* примерно в половине исследованных семязачтков наблюдали необычную структуру клеток интегументального тапетума: зачастую часть из них были аномально крупными с большим, хорошо окрашивающимся ядром, что, на наш взгляд, указывает на их склонность развития по пути апоспорических инициалей.

Таким образом, популяции трёх из четырёх исследованных видов (*A. vulgaris*, *A. salsaloides*, *A. dracunculus*) характеризуются высокой (не менее 20 – 30%) частотой гаметофитного апомиксиса у растений.

Учитывая, что изучены семязачатки на ранних стадиях развития мегagamетофита, следует полагать, что частота проявления гаметофитного апомиксиса у растений этих трех видов существенно выше установленной эмбриологически. Высокая доля дегенерирующих эуспорических мешков в присутствии апоспорических инициалей или продуктов их развития указывает на то, что именно зародышевые мешки апоспорической, а не эуспорической, природы часто достигают стадии зрелости и на их основе формируются апомиктические семена. У всех трёх указанных видов способность к апомиктическому способу репродукции обнаружена впервые.

Особенности развития клеток интегументального тапетума в семязачатках растений *A. lerchiana* указывают на возможность обнаружения при более обширных исследованиях способности к гаметофитному апомиксису и у данного вида.

Полученные результаты показывают, что род *Artemisia* должен быть отнесен к числу высоко апомиктических и чрезвычайно слабо изученных в отношении способа семенного размножения. О потенциальных масштабах распространения способности к апомиксису среди видов рода можно судить из следующего факта. Если ранее при изучении единичных растений примерно десяти видов рода способность к гаметофитному апомиксису была обнаружена у двух видов, то при популяционном уровне исследований лишь четырех видов эта способность отмечена для растений трёх видов рода. Не исключено, что при повторном более пространном изучении популяций и тех десяти ранее исследованных видов гаметофитный апомиксис будет установлен у гораздо большего их числа. А доля исследованных в отношении способа семенного размножения видов на сегодняшний день составляет не более 4% от общего числа их в роде.

Литература

- Конычева В.И. О цветении полыней *Artemisia turanica* Krasch. и *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 4. С.567–570.
- Леонов Т. Г. Род *Artemisia* // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. VII. С. 150–161.
- Куприянов П.Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков // Бюл. изобр.. 1982. № 14. А.с. № 919636. С. 7.
- Паушева А.Г. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.
- Руми В.А. Развитие зародышевого мешка у некоторых среднеазиатских полыней // Бюл. Акад. Наук УзССР. 1947. № 2. С. 20–22.
- Сравнительная эмбриология цветковых. *Davidiaceae – Asteraceae* / Отв. ред Т.Б. Батыгина, М.С. Яковлев. Л., 1987. 392 с.
- Хохлов С.С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 7—21.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов., 1978. 224 с.
- Chiarugi A. Aposporia e apogamia in *Artemisia nitida* Bertol. // Nuovo Giorn. Bot. Ital, Nuova Ser. 1926. Vol. 33. P. 501–626.
- Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39–53.
- 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.
- 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.

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ СЕМЕЙСТВ *BRASSICACEAE* И *CAPPARACEAE* В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ

Родионова Г. Б.

Москва, Московский городской педагогический университет

В составе порядка *Capparales* семейство *Brassicaceae* принимается как производное от *Capparaceae*. Из каперцовых наиболее родственны крестоцветным представители подсемейства *Cleomoideae*. По Янхену (Janchen, 1942) североамериканский род *Stanleya* (*Brassicaceae*) особенно близок к *Cleomoideae*.

В различных вариантах системы Тахтаджяна неизменно подтверждается, что *Brassicaceae* тесно связано с *Capparaceae – Cleomoideae* (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997).

Согласно Кронквисту (Cronquist, 1988) *Brassicaceae* связаны родством с *Capparaceae*, однако природа этой связи спорна, как и возможность тесного родства между *Stanleya* и *Cleome*.

В системе Хатчинсона (Hutchinson, 1973) *Cleomaceae* в ранге самостоятельного семейства выделено из *Capparaceae* и отнесено к порядку *Brassicales*, вопреки общепринятому признанию их более тесного родства с *Capparaceae*, чем с *Brassicaceae*.

Выполненное исследование по сравнительной эмбриологии и анатомии семян более 40 видов из названных семейств позволило установить черты различия и сходства обсуждаемых таксонов и высказать заключение по их систематическому положению (Родионова, 1992, 1993, 1997).

Семязачатки битегмальные, ана-кампилотропные и ана-амфитропные после оплодотворения. Семенная кожура формируется обоими интегументами. По строению семенной кожуры у каперцовых можно выделить 2 основных группы семян, различия между которыми связаны с характером преобразования интегументов в семенную кожуру и степенью развития в ней механической ткани. В массивных семенах *Capparis* в тегмене развивается от 4 до 10 слоёв механической ткани, как производное наружной эпидермы внутреннего интегумента. В другой группе мелких семян *Gynandropsis* – *Cleome* тегмен всегда с единственным механическим слоем экзотегмена. У видов *Cleome*, *Gynandropsis*, *Polanisia* наружный интегумент трансформируется в семенную кожуру без увеличения числа слоёв, и теста всегда двуслойная. Из двух слоёв наружного интегумента у большинства видов, кроме *C. viscosa* и *Polanisia*, клетки наружной эпидермы более крупные, вытянутые тангенциально, тогда как клетки внутренней эпидермы более мелкие (кроме области микропиле, где клетки могут разрастаться радиально). Клетки экзотесты толстостенные у *C. chelidonii*, *C. monophylla*, тонкостенные у *Gynandropsis*, *Polanisia*, с устьицами у *Isomeris* или без устьиц. У *C. iberica* и *C. lipskyi* клетки экзотесты крупные выпуклые, благодаря выгибанию наружной периклиальной стенки, покрытой кутикулой. Все клеточные стенки утолщены и лигнифицированы. Наиболее утолщена наружная выпуклая периклиальная стенка. Характерная бугорчатость поверхности семенных покровов *C. iberica* и *C. lipskyi* обусловлена куполообразной формой периклиальных стенок клеток экзотесты (Родионова, 1992).

Эндотеста не специализирована и состоит из мелких тонкостенных (*Gynandropsis*) или толстостенных (*C. chelidonii*) клеток, из очень крупных тангенциально вытянутых клеток, превосходящих во много раз по размерам клетки экзотесты у *C. viscosa* и *Polanisia graveolens* (Corner, 1976).

Тегмен обычно многослойный, образующий у видов *Cleomoideae* единственный слой механической ткани в наружной части, 3–7 слоёв мезофилла и эндотегмен различного строения. В семенах видов *Cleome*, *Gynandropsis* с трёхслойным внутренним интегументом увеличение слоёв клеток семенной кожуры связано с делением среднего слоя, тогда как клетки наружной эпидермы, не делясь периклиально, значительно разрастаются и формируют единственный характерный слой – экзотегмен. У *C. iberica* и *C. lipskyi* разрастание клеток этого слоя после оплодотворения и впоследствии их одревеснение начинается с микропиллярной части и распространяется затем на всю поверхность семени. На стадии позднего шаровидного зародыша экзотегмен в микропиллярной части представлен крупными склереидами с толстыми лигнифицированными стенками, пронизанными множеством узких поровых каналов. Клетки экзотегмена вытянуты радиально и содержат крупные призматические кристаллы щавелево-кислого кальция. На дорсальной стороне семени клетки эти вытянуты тангенциально вдоль продольной оси семени. На поперечной разрезе семени экзотегмен имеет вид палисадного слоя. У *C. lipskyi* и *C. iberica* клетки экзотегмена на продольном разрезе семени по внешнему виду напоминают сетчато-пористые трахеиды, и возможно, слой этот участвует в водном обмене семени, проводя воду, поступающую через микропиле. Подобный лигнифицированный слой экзотегмена, содержащий кристаллы, по нашим наблюдениям, имеется у *C. viscosa* и *Gynandropsis speciosa*. Сходное строение экзотегмена имеют также *Polanisia* и *Gynandropsis*, у которых кристаллы по данным Корнера (Corner, 1976) не обнаружены. Клетки среднего слоя внутреннего интегумента в процессе развития семени могут не делиться, либо делятся, образуя тонкостенные паренхимные клетки. При созревании семени клетки мезофилла разрушаются.

Клетки внутренней эпидермы формируют эндотегмен. Неспециализированный эндотегмен с мелкими тонкостенными клетками имеют виды *Gynandropsis*, *Polanisia* и *Isomeris*. Лигнифицированный эндотегмен у видов *Cleome*. При этом у *C. chelidonii* клетки крупные, кубовидные с точечно-пористыми стенками, у *C. viscosa* клетки в плане таблитчатые с тонкопористой внутренней стенкой. У *C. lipskyi* клетки эндотегмена кубовидные, и слой этот одревесневает, начиная с микропиле, на ранних этапах развития, то есть раньше, чем лигнифицируется экзотегмен, сохраняется в зрелом семени и входит в состав семенной кожуры. Клетки эндотегмена у *C. iberica* вначале кубовидные, впоследствии уплощённые тангенциально, развивают при лигнификации фиброзные пояски и в плане имеют форму таблитчатых клеток с частой полосатостью. Они плотно соединены с остатками эндоспермы семени, окружающего крупный зародыш, и остаются сросшимися с ними при отслаивании экзотегмена в сухих семенах. Семена видов *Cleome*, *Gynandropsis*, *Polanisia graveolens* являются в основном экзотегминальными. Семена *C. iberica* и *C. lipskyi* следует отнести к экзотегминальному и эндотегминальному типу одновременно.

У *Brassicaceae* семенная кожура формируется, главным образом, как производное наружного интегумента. Теста немногослойная; она включает: эпидермальный слой, один или несколько слоёв мезотесты и эндотесту – характерный механический – палисадный слой. Иногда средние слои тесты отсутствуют. Из производных внутреннего интегумента в состав семенной кожуры обычно входит пигментный слой. Семена эндотестального типа.

Строение эпидермы тесты сильно варьирует: описано до 15 различных структурных вариаций (Vaughan et al., 1976). Наиболее часто встречается эпидерма со слизесодержащими клетками одинаковых (*Eruca*) или разных размеров (*Aethionema*), вытянутыми радиально, как у *Heliophila*, или тангенциально (*Brassica nigra*), с утолщениями внутренних или наружных тангенциальных и радиальных стенок, как у *Barbarea vulgaris*, или одинаково тонкостенных. При смачивании водой слизь, заполняющая клетки экзотесты, разбухает, разрывая верхние и часто даже боковые стенки и выходя наружу. Ослизнение семян не всегда сопровождается разрывом клеточных стенок; по-видимому, иногда слизь может просачиваться через стенки. У ряда видов в клетках слизистого слоя, поднимаясь от внутренних тангенциальных стенок, формируются бесцветные столбики или колонки, форма и величина которых разнообразна (Vaughan et al., 1976). Наличие столбиков в клетках эпидермы характерно для таких родов как *Alyssum*, *Erysimum* (Алявдина, 1931), а также, по нашим данным, у *Matthiola* и *Syrenia*, виды которых отличаются по форме столбиков. Столбики в клетках эпидермы образуют характерную ультраструктуру поверхности тесты у *Matthiola* и *Syrenia* (Родионова, 1992). Эпидерма тесты может быть образована клетками, не содержащими слизи, с утолщенными или не утолщенными стенками (*Nasturtium*, *Hesperis*). В ультраструктуре поверхности тесты *Succowia* различаются очертания крупных тонкостенных слизистых клеток, а также мелко складчато переплетённая структура кутикулы. То же проявляется и в сетчатой или сетчато-ячеистой структуре поверхности тесты видов *Brassica* и других видов, где очертания ячеек соответствует обычно очертаниям клеток эпидермы.

Мезотеста может быть дифференцирована по-разному: 1) в виде паренхимы, включающей 1–2 слоя сплюснутых клеток (*Eruca*, *Brassica juncea*) или одного слоя очень крупных клеток (*B. nigra*, *Heliophila*); 2) колленхимы (*Sinapis alba*); 3) каменистых клеток (Vaughan et al., 1976).

Механический слой (эндотеста) представлен у разных видов кубическими или чаще радиально вытянутыми клетками с одревесневшими утолщенными клеточными стенками. Отмечено 8 типов вариаций утолщений этих стенок (Vaughan et al., 1976). Для большинства видов характерны утолщения боковых радиальных и внутренних тангенциальных стенок. Утолщения радиальных стенок соседних клеток представлены в виде столбиков, вследствие чего весь слой клеток называют столбчатым. Радиальные стенки могут быть утолщены полностью (*Brassica juncea*, *B. campestris*, *Raphanus raphanistrum*) или только на половину высоты (*Eruca sativa*, *Sinapis alba*), утолщения могут быть более или менее равномерными по всей высоте или бочонковидными. Отсутствием утолщений в механическом слое характеризуются такие роды, как *Alyssum* и *Erysimum*, виды *Iberis amara*, *Teesdalia nudicaulis* и др. Клетки механического слоя могут быть пигментированы (*Brassica campestris*, *B. nigra*) и у отдельных видов содержат кристаллы (*Barbarea*, *Malcolmia*). Таким образом, строение тесты в семействе разнообразно и структура её имеет таксономическое значение. При этом наиболее постоянной для рода является структура клеток механического эндотестального слоя, в то время как структура экзотесты может изменяться в пределах рода, характеризуя отдельные виды.

В процессе развития семени внутренний интегумент сначала разрастается, а затем почти полностью вытесняется развивающимся зародышем. В зрелом семени его производным в составе семенной кожуры является пигментный слой. Вместе с тем, по нашим наблюдениям, степень разрастания внутреннего интегумента у разных видов, как и характер и степень его облитерации, различны, что и определяет различное происхождение пигментного слоя. У многих родов внутренняя эпидерма дифференцируется как эндотелий (*Hesperis*, *Erysimum*, *Aubrieta*, *Arabis*, *Sinapis*, *Brassica*). Клетки эндотелия содержат дубильные вещества, флавоноиды, а внутренние тангенциальные стенки его клеток кутинизируются. У этих видов происходит облитерация слоёв интегументальной паренхимы, а также наружной эпидермы внутреннего интегумента; все эти клеточные слои между эндотестой (палисадным слоем) и эндотелием оказываются сжатыми и деформированными. При таком развитии семени пигментный слой формируется из эндотелия. Иное происхождение имеет пигментный слой у видов *Heliophila* и *Succowia*, внутренний интегумент которых развивается на базе многоядерных ценоцитных клеток (Родионова, 1992). В процессе развития семени многоядерные клетки вытесняются и пигментный слой формируется из наружной эпидермы внутреннего интегумента (экзотегмена).

Таким образом, семенная кожура *Brassicaceae* формируется как производное наружного интегумента и семена, как правило, эндотестального типа с характерной механической эндотестой в виде палисадного, или столбчатого, слоя.

Семенная кожура представителей *Cleomoideae* образуется как производное внутреннего интегумента и семена относится к экзотегминальному типу с лигнифицированным экзотегменом. Для *Brassicaceae* неизвестны семена экзотегминального типа. Данные сравнительной анатомии семян противоречат представлениям о возможности объединения *Cleomaceae* и *Brassicaceae* в один общий порядок *Brassicales* (Hutchinson, 1973).

Наличие характерного трахеидального экзотегмена у видов *Cleome*, не встречающегося у представителей *Brassicaceae*, резкие различия ультраструктуры поверхности тесты *Stanleya* и *Cleome*, выявленные нами

(Родионова, 1992), противоречат представлениям ряда систематиков (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1996) о возможности тесного родства *Cleomioideae* и *Brassicaceae*, и согласуются с мнением Кронквиста (Cronquist, 1988) о спорности подобного родства.

Литература

- Алявдина А.А. Значение анатомии плодов и семян для систематики семейства *Cruciferae* // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т.16. №1.
- Родионова Г.Б. Порядок *Capparales*. Семейство *Capparaceae*. Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1992. Т.4. С. 183–201.
- Родионова Г.Б. Сравнительная эмбриология семейств порядка *Capparales* Hutch. в связи с их систематическим положением: Автореф... дис. д-ра биол. наук. СПб, 1993. 55 с.
- Родионова Г.Б. Основные направления эволюции семейств порядка *Capparales* по эмбриологическим признакам // Бюл. Гл. бот. сада. 1997. Вып. 175. С. 142–145.
- Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Corner E.J.H. The seeds of dicotyledons. London. 1976. Vol. 1–2.
- Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. London, 1988.
- Hutchinson J. The families of flowering plants arranged according to a new system based their probable phylogeny. 3rd ed. Oxford, 1973.
- Janchen E. Das System der Cruciferen // Oesterr. bot. Z. 1942. Bd. 91. S. 1–28.
- Vaughan J.G., Macleod A.J., Jones B.M.G. The biology and chemistry of the *Cruciferae*. London, 1976.
- Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997.

ОСОБЕННОСТИ СЕМЯОБРАЗОВАНИЯ У РАЗНЫХ МОРФОГЕНОТИПОВ *PISUM SATIVUM*

Толубеева В.И., Амелин А.В.

Орел, Орловский государственный аграрный университет

Генотипы *P. sativum* L. обладают высоким потенциалом семяобразования. По данным О.С. Водяновой (1967; 1968), в условиях средней Азии у сорта Укосный в среднем за три года приходилось на одно растение 227,3 семязачатков, а у зимующего сорта Никольсона – 607,5. Между числом семязачатков и числом завязывающихся семян была выявлена положительная корреляция ($r=0,75$). По результатам же полевых опытов Н.М. Вербицкого (1992), величина этого показателя в условиях Северного Кавказа колебалась у изученных сортообразцов коллекции ВИР от 12,3 (к – 4374) до 117,9 (к – 5555), а связь с продуктивностью была опосредована через семяобразующую способность бобов ($r=+0,593$).

Однако современные сорта культуры реализуют свой потенциал семяобразования всего на 30–40%, что существенно сдерживает рост её урожайности (Амелин, 1999). Поэтому, необходим поиск эффективных путей изменения сложившейся ситуации. В связи с этим, нами были проведены полевые и лабораторные опыты по изучению физиологических, физических и анатомических особенностей формирования семян у современных морфогенотипов гороха.

Объектами исследований служили 21 современный генотип культуры, различающихся типом роста стебля и формой листа: усатый тип – индетерминанты (3), физиологически ограниченный рост стебля (5), детерминанты (3); листочковый тип: индетерминант (2), физиологически ограниченный рост стебля (3), детерминант (1); хамелионы (3); люпиноиды (1).

Опытный материал выращивался на делянках площадью 10 м² в 5-кратной повторности, в условиях селекционного севооборота Всероссийского научно-исследовательского института зернобобовых и крупяных культур и анализировался в отделе Проблемных исследований сельского хозяйства Орел ГАУ. Продуктивность семяобразования находили отношением числа семян к числу семязачатков, выраженное в % (Ахундова, 1979).

Полученные экспериментальные данные показали, что современные сортообразцы гороха обладают относительно не высоким потенциалом семяобразования. В годы исследований число семязачатков у них находилось в диапазоне 16,7...54,4 и существенно зависело как от генотипа растений, так и от погодных условий вегетации. Больше всего (25,4–54,4 шт.) их формировалось в теплую солнечную погоду с умеренным увлажнением во время вегетации (2006 г.), особенно у усатых морфотипов с индетерминантным типом роста стебля (54,4 шт.), а меньше (16,7–25,2 шт.) – в засушливых условиях у листочковых индетерминантов (16,7 шт.).

Причем у тех и других только 50,1% семязачатков достигали физиологической зрелости семян, а 49,9% их отмирало (табл. 1). Наибольшее количество семязачатков abortировалось у листочковых морфотипов с детерминантным типом роста стебля – 37,2%, вследствие чего у их растений образовывалось всего 8,5 штук физиологически зрелых семян. Лучшими показателями семяобразования характеризовались листочковые индетерминанты (62,6%) и хамелеоны (57,7%).

Таблица 1

Продуктивность семяобразования у современных морфогенотипов гороха, среднее за 2006...200 7гг.

Показатели	Усатый тип			Листочковый тип			Хамелеоны	Люпиноиды
	индетерминант	физиологически ограниченный рост стебля	детерминант	индетерминант	физиологически ограниченный рост стебля	детерминант		
Количество бобов с растения, шт.	5,5	4,2	3,6	4,0	5,0	3,1	3,8	3,3
Количество семязачатков, шт: в бобе	6,8	6,7	6,2	6,0	6,1	6,3	6,4	7,4
с растения	39,8	30,4	23,5	41,8	34,8	25,7	24,9	25,3
Количество семян, шт: в бобе	2,9	3,1	3,3	3,6	3,4	3,2	3,6	3,4
с растения	17,3	14,2	13,9	16,1	18,7	8,5	14,1	11,0
Продуктивность семяобразования,%	43,0	46,0	57,4	62,6	53,2	37,2	57,7	43,6

Таблица 2

Физические и физиологические показатели семян у современных морфогенотипов гороха

Масса 1000 семян, г.	Плотность семян, г/см ³	Диаметр семян, мм	Площадь поверхности, мм ²	Интенсивность поглощения воды в первые 6ч., мг/час*семя
Усатый тип: индетерминанты				
243,4	1,32	7,00	153,9	30,2
физиологически ограниченный рост стебля				
222,7	1,46	7,03	155,2	28,0
детерминанты				
251,1	1,63	7,06	156,5	31,2
Листочковый тип: индетерминанты				
222,2	1,32	6,63	138,0	30,5
физиологически ограниченный рост стебля				
229,6	1,38	6,98	153,0	25,7
детерминанты				
262,1	1,32	7,15	160,5	36,9
Хамелеоны:				
234,3	1,29	7,54	178,5	32,8
Люпиноиды:				
269,4	1,26	6,84	146,9	26,1
НСР ₀₁	2,73	0,13	—	—

Таблица 3

Анатомические параметры семян у современных морфогенотипов гороха

Зародыш		Доля в сухой массе семени,%		
длина, мм	сухая масса, мг	семенных оболочек	семядолей	зародыша
Усатый тип:				
индетерминанты				
5,46	5,75	8,64	90,06	1,31
физиологически ограниченный рост стебля				
5,15	6,21	9,28	89,08	1,64
детерминанты				
5,38	5,88	8,65	90,01	1,34
Листочковый тип:				
индетерминанты				
4,64	5,48	8,97	89,77	1,27
физиологически ограниченный рост стебля				
4,99	5,35	8,11	90,58	1,31
детерминанты				
5,43	5,98	9,04	89,66	1,31
Хамелеоны:				
5,16	5,55	8,65	90,16	1,20
Люпиноиды:				
5,19	6,62	11,91	86,51	1,58
НСР ₀₁	0,50	0,80	—	—

Изученные морфогенотипы *P. sativum* L. существенно отличались и по физическо-физиологическим показателям самих семян. Генотипический интервал варьирования массы 1000 семян составлял 222,2...269,4 г., плотности семян – 1,26...1,63 г/см³, диаметра – 6,63...7,54 мм, площади поверхности – 138...178,5 мм², интенсивности поглощения воды – 25,7...36,9 мг/час. При этом отмечено, что наиболее крупные семена формировались у детерминантных форм, имеющих, как правило, низкую семяобразующую способность (табл. 2). Связь других признаков семян с семяобразованием растений была менее выражена и не имела существенного значения.

Во многом схожие результаты получены и по анатомическим параметрам семян, основная часть сухого вещества которых приходилась на семядоли (в среднем 89,5%), затем на оболочку – 9,5% и зародыш – 1,4% (табл. 3). Линейный размер зародыша у замоченных семян современных морфогенотипов гороха варьировал в диапазоне от 4,64 до 5,46 мм. Наиболее мощное развитие зародыша имели семена сортов, как правило, с низкой продуктивностью семяобразования (усатые индетерминанты, люпиноиды и листочковые детерминанты). И наоборот листочковые индетерминанты, с физиологически ограниченным типом роста стебля и хамелеоны обладали высокой продуктивностью семяобразования (62,6%, 53,2% и 57,7%, соответственно), но имели низкую массу зародыша (5,48 мг, 5,35 мг и 5,55 мг). Тем не менее, устойчивой связи с семяобразующей способностью выявлено не было.

Согласно В.А. Ахундовой и др. (1979), причины гибели генеративных почек, цветков, плодов и семязачатков у растений гороха на каждом этапе органогенеза различны. Они могут иметь как экзогенную (минеральное питание, свет, влага, густота посева), так и эндогенную (особенности морфогенотипа, обеспеченность ассимилянтами) природу.

По нашему мнению, абортивность семязачатков у современных морфогенотипов *P. sativum* в значительной степени может быть связана с дисбалансом физиологически активных веществ (фитогормонов) в репродуктивный период развития растений. Данная гипотеза базируется на том, что в процессе селекции у растений данной культуры произошло резкое ограничение линейного роста вегетативных органов. В результате современные сорта стали на 66–79 см иметь более короткий стебель и ускоренное на 3–5 дней развитие (Амелин, 2001). Безусловно, это не могло произойти без кардинальной перестройки их гормональной программы развития. По экспериментальным данным Чайлахяна М.Х. и др. (1983), рост обычных высокорослых форм гороха обуславливается определенным, генетически закодированным соотношением фитогормонов и ингибиторов. При возникновении мутантов, обладающих одним или несколькими генами карликовости, происходит значимое нарушение в соотношении фитогормонов и ингибиторов роста у их растений.

Литература

- Амелин А.В. Биологический потенциал гороха и его реализация на разных этапах развития культуры // Селекция и семеноводство. 1999. №2–3. С. 15–21.
- Амелин А.В. Морфофизиологические основы повышения эффективности селекции гороха: Автореф. дис. ...д-ра. с/х наук. Орел, 2001. 46 с.
- Ахундова В.А. Морфогенез и особенности потенциальной и реальной продуктивности однолетних бобовых растений. М., 1979. 62 с.
- Вербичкий Н.М. Селекция гороха в условиях Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1992. 258 с.
- Водянова О.С. Некоторые вопросы биологии развития гороха: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Алма-Ата, 1967. 26 с.
- Водянова О.С. К вопросу плодоношения у гороха // Биология и география. 1968. Вып.4. С.73.
- Чайлахян М.Х., Ложникова В.Н., Хлопенкова Л.П., Сидорова К.К., Кефели В.И. Реакция карликовых мутантов гороха на действие гиббереллина и природных ингибиторов // Изв. АН СССР, сер. Биол. 1977. №4. С. 485–494.

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У *DIOSCOREA NIPPONICA* (*DIOSCOREACEAE*)

Торшилова А.А.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Dioscorea nipponica Makino – двудомная лиана, ценный ресурсный вид растений, источник стероидных соединений (диосгенина) (Турова и др., 1987; Яковлев, Блинова, 1999). Интенсивные заготовки корневищ растений в местах их естественного произрастания привели к сокращению численности вида в природе (Куренцова, 1973; Костюченко, 1994; Денисов, 2005). В настоящее время вид является редким и занесен в Красную книгу.

Тычиночный цветок чашечковидный, маленький, 3–4 мм длины и такой же ширины, трёхчленный, актиноморфный, на короткой цветоножке. Околоцветник простой, состоит из 6 сегментов в двух кругах. По раз-

меру листочки околоцветника равны, с одной жилкой, желто-зелёного цвета. Андроцей свободный, состоит из шести тычинок, расположенных в двух кругах по три и равных по длине. Тычинки короткие, прикреплены выше основания листочков околоцветника. Каждая тычинка состоит из пыльника со связником и тычиночной нити. Пыльник четырехгнездный, двухтековый, по два гнезда в каждой теке. Гнезда (микроспорангии) расположены на адаксиальной стороне пыльника и обращены внутрь цветка. Связник эллиптической формы с рельефной бугристой поверхностью, на которой в центральной части отмечается скопление узких длинных кристаллов, вероятно оксалата кальция. Связник плавно переходит в тычиночную нить, которая к моменту раскрытия цветка изогнута таким образом, что пыльники оказываются склоненными к центру цветка, при этом массивные связники выставлены наружу.

Тычиночный цветок *D. nipponica* характеризуется наличием недоразвитого гинецея, в связи с чем является функционально мужским.

В развитии пыльника выделяют три периода: премейотический, мейотический и постмейотический (Резникова, 1984).

Премейотический период. На ранних этапах развития тычинки пыльник возникает в виде четырех примордиев, состоящих из меристематических клеток, окруженных эпидермисом. В субэпидермальном слое каждого меристематического бугорка закладывается группа инициальных клеток, центральная из которых начинает делиться периклинально. В результате образуются две клетки: одна откладывается к наружной стороне гнезда и является археспориальной, а другая, отделившаяся ко внутренней стороне, является инициальной клеткой стенки пыльника со стороны связника. Дальнейшее развитие примордия каждого гнезда сопровождается делением археспориальной клетки с образованием спорогенной и париетальной клеток. Развитие микроспорангиев приводит к росту пыльника, что сопровождается увеличением количества спорогенных клеток в каждом микроспорангии. Клетки исходного тяжа спорогенных клеток делятся вначале антиклинально, затем в направлении продольной оси пыльника. В результате они оказываются расположенными в два ряда вдоль гнезда. После прекращения делений спорогенные клетки увеличиваются в размерах, ядро также становится более крупным, происходит уплотнение цитоплазмы. Формируются микроспороциты.

Мейотический период. Установлено, что микроспорогенез у *D. nipponica* осуществляется, большей частью, симультанно (по типу двудольных) – заложение перегородок происходит по окончании мейоза микроспороцитов, что подтверждает литературные данные (Юрцев, Юрцева, 1970) и одинаково для родственных видов *D. balcanica*, *D. caucasica*, *D. oppositifolia* (Rao, 1953; Юрцев, Юрцева, 1973, 1982). Однако, несмотря на то, что преобладающее число микроспороцитов после окончания мейоза I характеризовалось отсутствием заложения фрагмопласта между ядрами, в отдельных редких случаях заложение фрагмопласта все-таки наблюдалось, но имело, вероятно, временный характер. Это свидетельствует о возможном промежуточном типе формирования тетрад микроспор. Кроме того, наряду с доминирующим тетраэдральным или изобилатеральным типом тетрад, в гнездах присутствовали тетрады Т-образного типа, но в очень небольшом количестве. Все это, вероятно, свидетельствует о неустойчивом характере микроспорогенеза.

Постмейотический период характеризуется развитием микроспор и образованием пыльцевых зерен. В развитии микроспор выделяются стадии невакуолизированной, слабовакуолизированной и сильновакуолизированной микроспоры. Митотическое деление ядра происходит на максимальном удалении от борозды, при этом отмечается быстрое сокращение вакуоли и синтез цитоплазмы, которая становится плотной. В результате деления образуются две клетки разных размеров: меньшая – генеративная, и большая – вегетативная. Генеративная клетка линзовидной формы, в ней имеется ядро с одним ядрышком. Вокруг ядра имеется небольшой слой цитоплазмы. Генеративная клетка одной стороной плотно прилегает к оболочке пыльцевого зерна и расположена на максимальном удалении от борозды. Вегетативная клетка округлая, с более крупным ядром, занимает большую часть объема пыльцевого зерна.

В ходе развития пыльцевого зерна, генеративная клетка отделяется от оболочки зерна и перемещается в цитоплазму вегетативной клетки. С началом перемещения генеративной клетки внутри вегетативной, происходит накопление запасных веществ (сначала крахмала, а затем белков) в цитоплазме последней, а также окончательное формирование и дифференциация оболочки пыльцевого зерна.

Зрелое пыльцевое зерно округлое, размером около 22 мкм, однобороздное, двуклеточное. Оболочка пыльцевого зерна неравномерная, как у большинства видов рода (Schols et al., 2003), состоит из одинаково толстой экзины с морщинистой скульптурой, и интины, толщина которой со стороны борозды максимальна, с противоположной стороны – минимальна. Зрелые пыльцевые зерна содержат запасные вещества – крахмал и белки.

Литература

Денисов Н.И. Сохранение биологического разнообразия деревянистых лиан российского Дальнего Востока // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. Материа-

лы межд. конф., посвященной 60-летию Главного Ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (Москва, 5–7 июля 2005 г.). Москва. 2005. С. 154.

Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск, 1973. С. 230.

Костюченко О.И. Лекарственные препараты растительного происхождения, исключенные из номенклатуры лекарственных средств // Растит. ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 4. С. 121–126.

Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М., 1984. 226. С.

Турова А.Д., Сапожникова Э.Н., Вьен Дыок Ли. Лекарственные растения СССР и Вьетнама. М., 1987. С. 495.

Юрцев В.Н. Юрцева Н.С. Мужской гаметофит диоскореи nipпонской // Сб. научн. работ ВНИИ лекарственных растений. 1970. Вып. 1. С. 4649.

Юрцев В.Н. Юрцева Н.С. Цитоэмбриологическое изучение диоскореи кавказской (*Dioscorea caucasica* Lipsky) // Докл. ТСХА. 1973. Вып. 195. С. 187–193.

Юрцев В.Н. Юрцева Н.С. Цитоэмбриологические особенности диоскореи балканской // Биология, селекция и семеноводство лекарственных культур. М., 1982. С. 31–33.

Яковлев Г.П., Блинова К.Ф. Энциклопедический словарь лекарственных растений и продуктов животного происхождения. СПб., 1999. С. 405.

Rao N.A. Embryology of *Dioscorea oppositifolia* L // Phytomorphology. 1953. Vol. 3. P. 121–126.

Schols P., Furness C.A., Wilkin P., Smets E., Cielien V., Huysmans S. Pollen morphology of *Dioscorea* (*Dioscoreaceae*) and its relation to systematics // Bot. J. Lin. Soc. 2003. Vol. 143. P. 375–390.

СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЯ ЗИГОТИЧЕСКОГО И СОМАТИЧЕСКОГО ЭМБРИОГЕНЕЗА СИБИРСКИХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ

Третьякова И.Н.

Красноярск, Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

У представителей хвойных растений возможны множественные пути реализации их репродуктивного потенциала: асексуальное возникновение зародыша, полиархегониальность, полиэмбриония и кливаж. Оплодотворение двух и более яйцеклеток в пределах семязачатки хвойных и последующий кливаж клеток зиготического зародыша приводит к возникновению многозародышевости, полученных от разных опылителей в одном мегагаметофите (иногда до 16 зародышей) (Третьякова, 1990).

Согласно классификации типов зародышей голосеменных растений (Singh, 1978), у видов семейства *Pinaceae* проэмбриогенез включает все стадии до удлинения суспензора, ранний эмбриогенез начинается после удлинения суспензора и идет до заложения меристемы корня, поздний эмбриогенез характеризуется интенсивным гистогенезом, в том числе заложением меристем корня и побега. У зиготических зародышей сосновых проэмбриогенез *in vivo* начинается со свободноядерной стадии развития. Образующийся 16-клеточный проэмбрио состоит из одинаковых клеток, отличающихся местом их расположения в системе проэмбрио. Однако способностью к растяжению обладают лишь клетки предпоследнего яруса, которые берут на себя функцию первичного суспензора и выталкивают эмбриональные инициалы в ткань женского гаметофита. Рост первичных суспензоров (эмбриональных трубок) у *Pinus* идет с неодинаковой скоростью и уже на уровне инициалей начинается кливаж зиготического зародыша на четыре самостоятельные единицы. Эмбриональные инициалы подвергаются многократному делению и формируют четыре эмбриональных глобулы зародыша. Идет ранний эмбриогенез. Продвижение эмбриональных глобул в ткань мегагаметофита происходит за счет деления и отмирания эмбриональных трубок, сосредоточенных на базальном конце эмбриональной глобулы. При этом старая эмбриональная трубка дегенерирует, и на ее месте появляется новая. Далее в клетках, прилегающих к суспензору, появляются первые признаки гистогенеза – зародыш переходит к стадии позднего эмбриогенеза. В эмбриональной массе закладываются клетки полярных меристем корня и побега. Дальнейшее развитие зародыша связано с гистогенезом и накоплением в клетках запасных питательных веществ. У лиственницы типичный кливаж не наблюдается. Для представителей этого рода характерно проявление замедленного кливажа, проявляющегося на более поздней стадии эмбрионального развития (стадия раннего «торпедо»)

Множественные пути реализация репродуктивного потенциала у представителей семейства сосновых ярко проявляются в экспериментальных условиях культуры *in vitro*, и, прежде всего, через соматический эмбриогенез.

Соматический эмбриогенез был индуцирован у родов *Pinus*, *Picea*, *Abies* и *Larix*, не только из зиготических зародышей и семядолей прорастающих семян (Lelu, 1994a; Klimaszewska, Cyr, 2002; Stasolla et al., 2002), а также однолетних побегов (Malabadi, Van Staden, 2005). К этому же явлению можно отнести и эмбриониды микроспорального происхождения у лиственницы сибирской (Иванова и др., 2006).

Экспериментальным путем было показано, что индукция и реализация соматического эмбриогенеза – процесс многоступенчатый, включающий применение разнообразных химических соединений и многочисленных различных предобработок. Он включает:

- индукцию эмбрионного каллуса;
- пролиферацию клеток эмбрионного каллуса и образование эмбрионально-суспензорной массы
- созревание соматических зародышей;
- прорастание зародышей и формирование растений-регенерантов.

Все эти процессы проходят у незрелых зиготических зародышей лиственницы сибирской (*L. sibirica*), лиственницы даурской (*L. daurica*), сосны обыкновенной (*P. sylvestris*), кедра сибирского (*P. sibirica*), кедрового стланика (*P. pumila*), и пихты сибирской (*Abies sibirica*) в культуре *in vitro* под действием гормональной обработки.

При инициации соматического эмбриогенеза под влиянием двух гормонов ауксиновой (2,4-Д) и цитокининовой (6-БАП) природы соматические клетки у незрелых зиготических зародышей у *Larix* в области зародышевого корешка (периколемна), а у *Pinus* по всей длине зародыша начинают интенсивно растягиваться и образовывать длинные клетки «эмбриональные трубки» длиной 200–300 мкм. Эмбриональные трубки ассиметрично делятся с отчленением эмбриональной клетки, из которой формируются глобулы будущего соматического зародыша. При переносе эксплантов на пролиферационную среду образуется эмбрионально-суспензорная масса, состоящая из эмбриональных глобул, окруженных эмбриональными трубками. При этом в пролиферирующей эмбрионально-суспензорной массе идет активный кливаж эмбриональных глобул и эмбриональных трубок.

Соматический эмбриогенез у хвойных видов повторяет путь развития половых зародышей: проэмбриогенез, ранний эмбриогенез и поздний эмбриогенез.

Однако в процессах образования соматических и зиготических зародышей имеются определенные различия. Если у зиготического зародыша образуются морфологически одинаковые клетки 16-клеточного проэмбрио, выполняющие разные функции, т.е. формирование будущих зиготических зародышей предопределено их положением в системе проэмбрио, то при соматическом эмбриогенезе все структуры соматических зародышей возникают из одной и той же клетки, путем ее удлинения, а затем неравного деления. Дальнейшее эмбриональное развитие клеток у соматических и зиготических зародышей идет одинаково. У тех и других формируются две группы клеток – эмбриональные клетки и эмбриональные трубки. Из эмбриональных клеток формируются эмбриональные глобулы, а из эмбриональных трубок дополнительные эмбриональные трубки и клетки суспензора. Пролиферации эмбрионного каллуса и активное нарастание эмбрионально-суспензорной массы при соматическом эмбриогенезе обусловлено проявлением кливажной активности, архивированной в клетках при зиготическом эмбриогенезе.

Выявлено, что у зиготических, так и соматических зародышей различается две структурные единицы, одна из которых образует зародыш, а другая эмбриональные трубки и, в последствии, клетки суспензора. При соматическом и зиготическом эмбриогенезе при увеличении эмбриональных глобул идет образование эмбриональных трубок, а затем их отмирание и образования новых. Однако при соматическом эмбриогенезе рост эмбриональных трубок происходит беспорядочно вокруг эмбриональных глобул, что вероятно связано с поглощением питательных веществ из эмбрионного каллуса. Формирование суспензора может происходить на любом конце эмбриональной трубки. При зиготическом эмбриогенезе образование клеток суспензора идет упорядоченно в области будущего зародышевого корешка.

Необходимо отметить, что активность образования эмбрионально-суспензорной массы у сибирских видов хвойных зависела от стадии введения зиготических зародышей в культуру *in vitro*. Соматический эмбриогенез наиболее успешно иницировался из незрелых зиготических зародышей введенных в культуру на стадии развития примордиев семядолей.

Таким образом, соматический эмбриогенез в культуре *in vitro* у представителей семейства *Pinaceae*, произрастающих в Сибири, так же как и зиготический эмбриогенез – процесс многоступенчатый, проходящий стадию проэмбрионального развития, раннего и позднего эмбриогенеза, заканчивающийся формированием биполярной структуры зародыша, несущего на одном конце гипокотила семядоли, а на другом – зародышевый корешок.

В заключении следует отметить и тот факт, что успешность соматического эмбриогенеза может быть связана с генотипом донорского растения. Экспланты, введенные в культуру с одних деревьев, более активно формируют эмбрионально-суспензорную массу и соматические зародыши, в то время как экспланты других деревьев не способны образовывать подобные структуры в культуре *in vitro*. Не исключено, что гетерозисные деревья, обладающие высоким репродуктивным потенциалом и проявляющие признаки апомиксиса, будут наиболее перспективными при введении в культуру *in vitro* с целью получения соматических зародышей, создания банка эмбрионного каллуса для проведения генетико-селекционных исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 06-04-08040 ОФИ; ККФН и РФФИ № 07-04-96810.

Литература

- Иванова А.Н., Третьякова И.Н., Вязовецкова А.С. Индукция андрогенных культур у лиственницы сибирской // Онтогенез. 2006. Т.37. №1. С.32–42.
- Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск, 1990. 157 с.
- Klimaszewska K., Cyr D.R. Conifer somatic embryogenesis: I. Development // Dendrobiology. 2002. Vol. 48. P. 31–39.
- Lelu M.A., Klimaszewska M.A., Charest P.J. Somatic embryogenesis from immature and mature zygotic embryos and from cotyledons and needles of somatic plantlets of *Larix* // Can. J. For. Res. 1994. Vol. 24. № 1. P. 100–106
- Malabadi R.B., Van Staden J. Somatic embryogenesis from vegetative shoot apices of mature trees of *Pinus patula*. // Tree Physiology. 2005. Vol. 25. P. 11–16
- Singh H. Embryology of gymnosperms. Berlin-Stuttgart. 1978. P. 18–241
- Stasolla C., Bozhrov P., Chu T., van Zyl L., Egertsdoffer U., Suarez M., Craig D., Volunger R. von Arnold S., Sederoff R. Variation in transcript abundance during somatic embryogenesis in gymnosperms // Tree physiology. 2004. Vol. 24. P. 1075–1085.

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ АРКТИКИ И ИХ РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ

Ходачек Е.А.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

В связи с активным промышленным освоением районов Крайнего Севера, а также с угрозой глобально-го потепления климата и его влияния на арктические регионы крайне важно изучение организации и функционирования экологических систем в условиях Арктики. Растительный покров в Арктике формируется в экстремальных условиях. В этих условиях устойчивость растительного покрова тесно связана с жизненными стратегиями его компонентов, которые определяют характер поведения вида в ценозе, влияют на формирование его ценопита. Арктические растения, чаще всего относят к крайним К-стратегам (ультра-патентам, по классификации Л.Г. Раменского, 1938) [Юрцев, 1986]. Репродуктивные стратегии – основа жизненной стратегии вида. Изучение репродукции цветковых растений Крайнего Севера позволяет определить генетический потенциал их репродуктивных систем и как он реализуется в конкретных эколого-ценопитических условиях. Репродуктивные стратегии – основные тенденции и направления процесса воспроизведения вида в ценозе, обусловленные совокупностью его генетического потенциала и адаптационных механизмов размножения в конкретных эколого-ценопитических условиях, влияющие на долгосрочное поведение видовой популяции – жизненную стратегию вида – (ЖС) [Ходачек, 1998].

Результаты по изучению репродукции цветковых растений в условиях Арктики получены автором в разных подзонах п-ва Таймыр (в южных, типичных и арктических тундрах) и в высокоарктических тундрах (=полярных пустынях) Северной Земли. В каждом районе в течение 2–3-х лет в зональных и интразональных сообществах у доминантов, содоминантов и наиболее распространенных видов изучались: сезонное развитие растений, биология цветения и плодоношения, способы опыления, семенная продуктивность, особенности прорастания семян, число всходов на единице площади, запас жизнеспособных семян в почве. Каждый этап репродукции и процесс в целом оценивался с помощью системы показателей. Особое внимание уделялось семенной продуктивности растений. Для оценки обилия семян использовались как традиционные показатели (**потенциальная семенная продуктивность** – число семязачатков на один генеративный побег и **реальная семенная продуктивность** – число зрелых полноценных семян на один генеративный побег), так и показатели предложенные автором: **условно-реальная семенная продуктивность** – общее количество семян на один генеративный побег, включая семена незрелые, щуплые и поврежденные грибами и насекомыми и ряд коэффициентов. Среди них: **коэффициент семяобразования (Cs)** – отношение условно-реальной семенной продуктивности к потенциальной показывает, какая часть семязачатков развивается в семена; **коэффициент созревания (Cr)** – отношение реальной семенной продуктивности к условно-реальной отражает долю созревших семян от общего их количества; **коэффициент жизнеспособности (Cv)** показывает жизнеспособную часть среди созревших семян (Khodachek, 1995, 1997). Каждый из показателей отражает результат определенного этапа репродукции.

На рис.1 приведены основные показатели семенной продуктивности (потенциальная, условно-реальная, реальная), а также вышеперечисленные коэффициенты для видов, распространенных в растительном покрове Западного Таймыра.

Для оценки семенной репродукции, как процесса в целом, автором предложен интегральный показатель – генеративная активность вида (**R**): $R = N_0/N \times d \times C_s \times C_r \times C_v$, где N – период наблюдений (в годах); N_0 – число плодоносящих лет в периоде; d – число генеративных побегов на м²; Cs, Cr, Cv – коэффициенты.

Этот показатель (выведен математически) включает все основные характеристики репродуктивного процесса. Отношение N_0/N характеризует регулярность процесса плодоношения; C_s – коэффициент семяобразования – отражает суммарный результат всех стадий формирования семени; выражение $d \times C_s$ – характеризует успех семеношения популяции; C_r и C_v – качественные характеристики семян (результат влияния биотических и абиотических факторов на семенную репродукцию). Показатель R отражает определенную тенденцию вида в отношении семенного размножения, показывает генетические возможности его репродукции и как они реализуются в определенных эколого-ценотических условиях. Он может быть использован для сравнения семенной репродукции разных видов, популяций, ценозов в пределах одной природной зоны, для сравнительной оценки репродуктивного процесса у видов с широким географическим ареалом в разных его частях, у растений разных природных зон; служить критерием для отнесения данного вида к какому либо типу жизненных стратегий. Среди изученных видов наиболее высокие показатели R (7–15) отмечены у *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Potentilla stipularis*, *Hierochloë pauciflora*, *Cerastium maximum*, *Papaver pulvinatum*, *Polemonium boreale*, *Myosotis asiatica*, *Arnica iljinii*, несколько ниже R (1–6) – у многих злаков (*Poa arctica*, *P. alpigena*, *Trisetum sibiricum subsp. litoralis*), видов родов *Carex*, *Salix*, *Oxytropis*. Низкую генеративную активность ($R < 1$) имеют *Juncus biglumis*, *Luzula nivalis*, *Salix pulchra*, *Minuartia arctica*, *Androsace septentrionalis*, *Parrya nudicaulis*, виды рода *Draba*.

На основе данных по генеративной активности видов и их вегетативной подвижности выделено три типа репродуктивных стратегий: **GL**, **VM** и **St**. Первая стратегия (**GL**) характерна для генеративно-лабильных (пластичных) видов с быстрой реакцией генеративных органов на изменение климатических условий, со специальными механизмами в репродуктивной сфере (автогамия, гейтоногамия, клейстогамия, апомиксис, партенокарпия, вторичное цветение, переход от дихогамии к гомогамии, к вивипарии и т. д.). Это вегетативно малоподвижные или неподвижные виды, размножаются, в основном, семенами (*Saxifraga hieracifolia*, *Salix arctica*, *Minuartia macrocarpa*, *Juncus biglumis*, *Draba micropetala*, *Pedicularis hirsuta*, *P. oederi*, виды рода *Luzula*). Второй тип репродуктивных стратегий (**VM**) имеют вегетативно-подвижные (мобильные) растения, которые размножаются, в основном, вегетативным путем (большинство злаков, осок, некоторые ивы и пушицы, ряд других видов: *Stellaria ciliatosepala*, *Ramischia obtusata*, *Pyrola grandiflora* и т.д.). **St** – стратегия, когда сочетаются оба типа размножения, отмечена у видов с заметным облием, часто встречающихся в растительном покрове, доминантов и содоминантов в их числе (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Betula nana*, *Salix reptans*, *Cerastium maximum*, *Carex ensifolia subsp. arctisibirica*, *C. stans*, *Hierochloë pauciflora*, *Draba pilosa*).

Наибольшей толерантностью в условиях Арктики обладают растения с высокой генеративной активностью, способные размножаться и вегетативным путем; они имеют в почве значительный запас семян, которые могут прорасти в широком диапазоне условий. Генеративная активность и вегетативная подвижность видов обеспечивают стабильность популяций, поскольку первая способствует обновлению генофонда, вторая – пространственному распространению вида и закреплению его в растительном покрове, тем самым влияя на биологическое разнообразие (БР) арктических экосистем.

Выявленные в процессе данного исследования особенности репродукции арктических растений (способность многих видов в благоприятные годы давать значительное количество зрелых семян с достаточно высокой всхожестью, которые долго сохраняют жизнеспособность и прорастают в широком диапазоне условий, а также способность формировать банки семян) свидетельствуют о важной роли их репродуктивных систем в сохранении биологического разнообразия (Ходачек, 1978, 1985, 1993). Небольшие размеры семян, способствующие их переносу на значительные расстояния разнообразными агентами; преобладание среди семян анемо-, гидро- и анемогидрохоров, обеспечивают приток в сообщество семян из других фитоценозов. Этот процесс, способствующий внедрению новых видов в сообщество, может рассматриваться как механизм поддержания его видового разнообразия (альфа-разнообразия). Наличие в ценозах баллистов и барохоров приводит к закреплению диаспор вблизи материнских растений. В сочетании с глубоким покоем семян многих арктических видов, это способствует их сохранению в сообществе. Большое значение для поддержания БР имеет запас живых семян в почве, который представляет собой, эмбриональную популяцию вида и богатый его генофонд. Из этого запаса пополняется семенной подрост и поддерживается оптимальная плотность популяции. Системы репродукции цветковых растений Арктики, могут обеспечивать не только сохранение и поддержание БР, но и его увеличение. Об этом свидетельствует их исключительная пластичность. Она проявляется: в способности цвести при низких температурах воздуха и почвы; в отсутствии у большинства видов узкой специализации опыления; в способности в неблагоприятных условиях переходить от дихогамии к гомогамии; от хазмогамии к клейстогамии; от аллофилии к автофилии, от энтомофилии к анемофилии; от ксеногамии к идиогамии, в способности к апомиксису, партенокарпии, вивипарии (Ходачек, 1980). Такая пластичность репродуктивных систем цветковых растений в условиях Арктики обеспечивая полиморфизм, создает предпосылки для образования гетерогенных популяций и возможности для сохранения, поддержания биологического разнообразия и его увеличения, так как расширяет возможности гибридизации и симпатрического видообразования, повышает толерантность арктических растений и возможность выживания на самом северном пределе

распространения цветковых растений (в арктических и высокоарктических тундрах). Разнообразие репродуктивных стратегий создает возможности для сохранения и поддержания альфа-, бета- и гамма-разнообразия.

Литература

- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. С.1–620.
- Ходачек Е.А. Семенная продуктивность арктических растений Западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.С. 166–197.
- Ходачек Е.А. К вопросу об опылении растений тундровой зоны (Западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.,1980.С.105–117.
- Ходачек Е. А. Запас семян в почвах тундр Таймыра и полярных пустынь Северной Земли // Бот.журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 896–908.
- Ходачек Е.А. Особенности прорастания семян арктических растений // Бот. журн. 1993. Т.78. № 2. С. 15–27.
- Ходачек Е.А. Роль репродукции в формировании устойчивого растительного покрова в Арктике // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков (тезисы докладов II(X) съезда Русского ботанического общества 26-29 мая 1998, Санкт-Петербург). СПб, 1998. Т. 1. С. 320–321.
- Юрцев, Б.А. Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений: Межвуз. сб. научн. тр. М.,1986. С. 9–23.
- Khodachek E.A. Reproductive strategies of plants in Arctic Environments // Ecosystems research report. 10. Global change and Arctic terrestrial ecosystems. ECSC-ES-EAE. Brussels; Luxembourg, 1995. P. 69–79.
- Khodachek, E.A. Seed reproduction in Arctic environments // Opera Botanica. 132. Copenhagen, 1997. P. 129–136.

ГЕНЕЗИС АНТИПОДАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА ПШЕНИЦЫ

Чабан И. А.

Москва, ВНИИСХБ РАСХН

Антиподальный комплекс (АК) является одной из хорошо развитых и активно функционирующих тканей зрелого зародышевого мешка представителей сем. *Poaceae* (Поддубная-Арнольди, 1976). В зародышевом мешке разных видов пшениц полностью сформированный АК состоит из 5 – 30 клеток с гаплоидным набором хромосом (Батыгина, 1974). Характерной особенностью клеток АК является особый тип дифференцировки, сопровождающийся эндоредупликацией генома и формированием в интерфазных ядрах гигантских («поли-тенных») хромосом (Zhimulev, 1996). Показано, что АК дегенерирует через несколько суток после оплодотворения.

Несмотря на длительную историю изучения, многие аспекты динамики структурно-функциональных преобразований клеток АК на различных стадиях эмбриогенеза остаются не известными. В частности, не определено время начала и конца эндоредупликации ДНК в ядрах клеток АК, детально не прослежены все этапы дифференцировки клеток АК, нет исчерпывающих данных о функциональном значении АК для эмбрионального развития растений.

В работе в качестве модели использовалась гексаплоидная пшеница *Triticum aestivum* L. ($2n=42$) озимого сорта Московская 39.

Были поставлены следующие задачи:

- установить время начала и конца эндоредупликации ДНК в ядрах клеток АК;
- подробно проследить, этапы дифференцировки клеток АК от окончания их пролиферации до включения программы апоптотической гибели;
- получить данные о функциональном значении АК для эмбрионального развития пшеницы.

Семязатки на разных фазах развития извлекали из колоса и фиксировали в 2,5% растворе глутарового альдегида, который максимально сохраняет состояние клеток, близкое к прижизненному. Из семязатков изолировали целые зародышевые мешки. Полученные образцы дегидратировали в этаноле, ацетоне и заключали в эпоксидную смолу (Эпон812) по стандартной методике.

Клетки АК анализировали на тотальных препаратах зародышевых мешков и на дорсовентральных, билатеральных и трансверсальных «полутонких» срезах семяпочек, ориентированных по отношению к бороздке (Батыгина, 1974). Срезы монтировали на предметных стеклах, окрашивали 0,1% водным раствором метиленового синего и заключали в Эпон812.

Детальный анализ полученных препаратов показал, что процесс формирования АК завершается до оплодотворения. После того, как в 8-ядерном зародышевом мешке на обоих его концах в результате цитокинеза поляризуется яйцеклетка, две синергиды и центральная клетка, три клетки халазального полюса (антиподы) располагаются Т-образно, иногда встречается их линейное расположение (рис. 1, а).

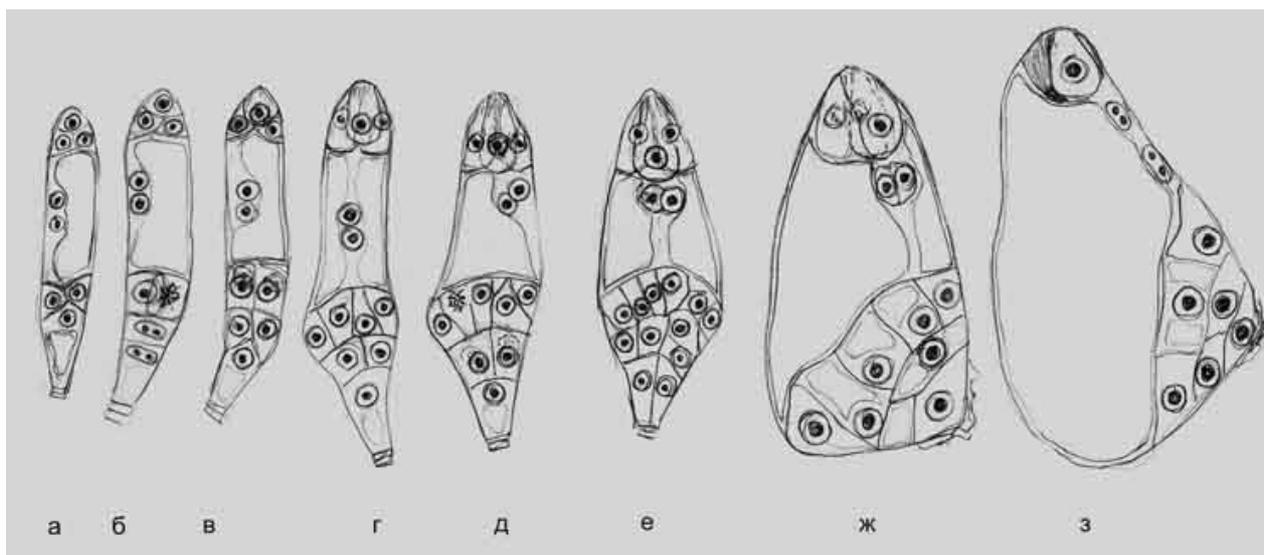


Рис. 1. Схема, иллюстрирующая развитие АК в зародышевом мешке

В это время на срезах, близких к дорсо-вентральным, удастся обнаружить делящиеся клетки антипод (рис. 2). Митозы обнаруживаются не во всех клетках, что свидетельствует об их асинхронном прохождении по циклу. Кроме того, на ранних стадиях формирования АК митозы встречаются в базальных и апикальных клетках, тогда как на более поздних стадиях делятся клетки только апикальной зоны. Этот факт может свидетельствовать о том, что клетки, обращенные к микропиллярному полюсу, претерпевают большее количество делений, чем клетки базальной части. В результате 3 – 4 циклов делений антиподальный комплекс приобретает форму конуса или веера (на дорсально-вентральном срезе), где клетки расположены в 3 яруса (рис. 1 б-г). Нижний базальный ярус граничит с халазальной зоной нуцеллуса и содержит 1 – 3 клетки, средний около 8. Ярус, граничащий с центральной клеткой, содержит не менее 16 клеток. Формирование антиподального комплекса заканчивается одновременно с завершением дифференцировки яйцевого аппарата. Окончательное количество клеток антиподального комплекса сформированного зародышевого мешка пшеницы не превышает 30 (чаще всего в составе АК содержится 25 – 27 клеток). На этом этапе клетки АК теряют способность к пролиферации.

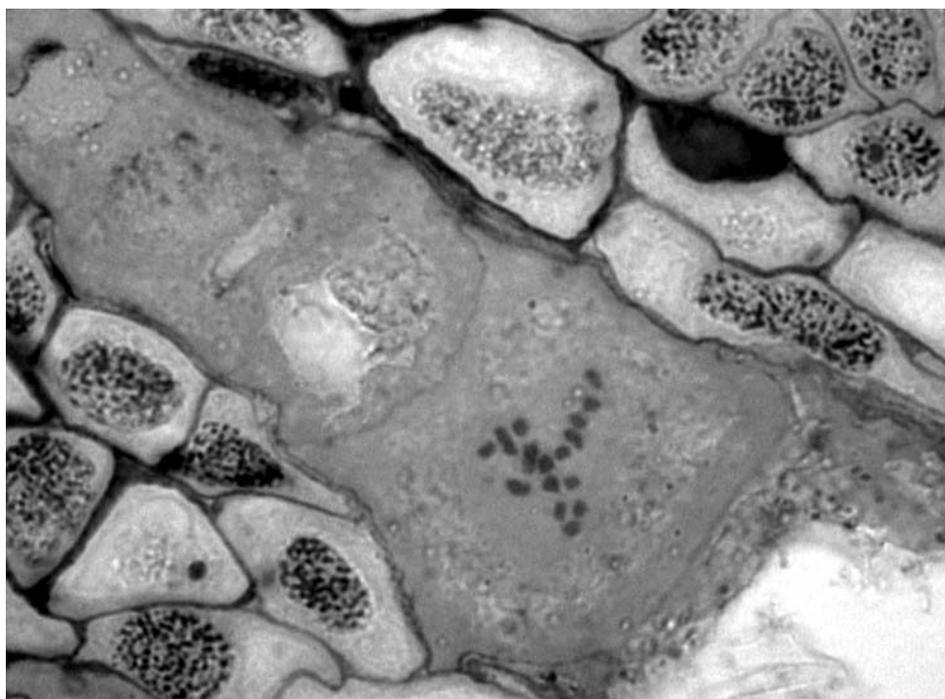


Рис. 2. Митоз в клетке АК

Дальнейшая дифференцировка клеток АК происходит после окончательного поворота семязачатка, одновременно с ростом и увеличением зародышевого мешка и всех составляющих его элементов (рис. 1, д, е). Антиподы при этом занимают боковое положение на границе с халазальной зоной нуцеллуса и параллельно бороздке. Антиподальные клетки в связи со значительным разрастанием зародышевого мешка из сжатых уплотненных, становятся округлыми и крупными, их ядра заметно увеличиваются в размерах. Это свидетельствует о том, что процесс эндоредупликации ДНК в ядрах антипод начинается практически сразу после окончания пролиферации. Зрелый, готовый к оплодотворению, зародышевый мешок в 3–4 раза превосходит только что сформированный, а АК в нем занимает примерно четвертую часть всего объема (рис. 1, ж). На продольном (дорсо-вентральном) и на поперечном (трансвентральном) срезах через семязачаток видно, что клетки основного яруса АК, контактирующего с центральной клеткой зародышевого мешка, являются наиболее крупными. В каждой из них содержатся вакуоли, обращенные в сторону центральной клетки зародышевого мешка и крупные ядра, более чем в 2 раза превышающие по диаметру диплоидные ядра клеток нуцеллуса.

Измерение количества ДНК методом цитофотометрии показало увеличение пloidности ядер примерно в 4 раза (по сравнению с гаплоидным набором хромосом).

После оплодотворения и образования эндосперма начинается сопряженный рост всех тканей семязачатка. Параллельно с быстрым разрастанием эндосперма происходит вытягивание в длину клеток антиподального комплекса. Увеличение размеров антипод и их ядер находится в непосредственной зависимости от дальнейшего развития эндоспермального ценоцита, степени его разрастания и скорости деления ядер.

В нормальных зародышевых мешках максимальная степень политенизации ядер антипод, как правило, коррелирует с завершением нуклеарной фазы эндосперма и началом процесса образования клеток. Как показывают данные цитофотометрии, пloidность ядер антипод на этой фазе развития составляет не менее 32 n. В то же время, ядра антиподального комплекса не одинаковы по размерам, а, следовательно, и по содержанию ДНК. В клетках двух ярусов, примыкающих к халазальной зоне нуцеллуса, ядра существенно мельче, чем ядра клеток основного, внутреннего яруса.

К началу формирования клеточной фазы эндосперма включается программа программируемой гибели антипод (рис. 3). Этот процесс сопровождается конденсацией хроматина, распадом ядрышек и выбросом его компонентов в цитоплазму самих антипод, а также в эндосперм (рис. 4). Первыми, как правило, начинают разрушаться антиподы, примыкающие к халазе. Полученные данные позволяют предположить, что продукты распада антиподальных клеток, могут использоваться пролиферирующими клетками эндосперма. Процесс апоптоза антипод обычно растянут по времени до тех пор, пока вся полость зародышевого мешка не заполнится клетками.

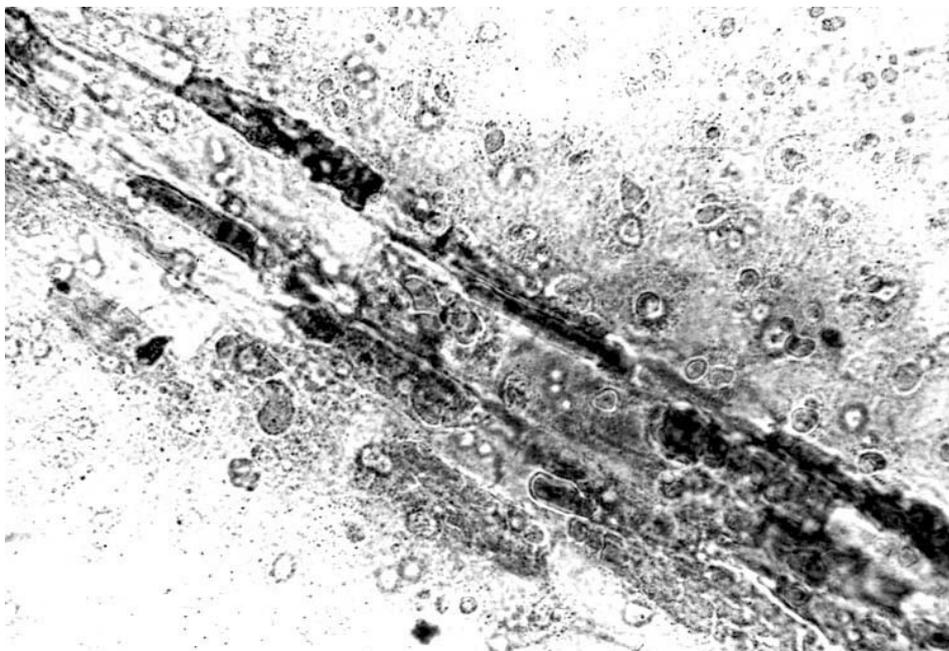


Рис. 3. Апоптоз в клетке АК

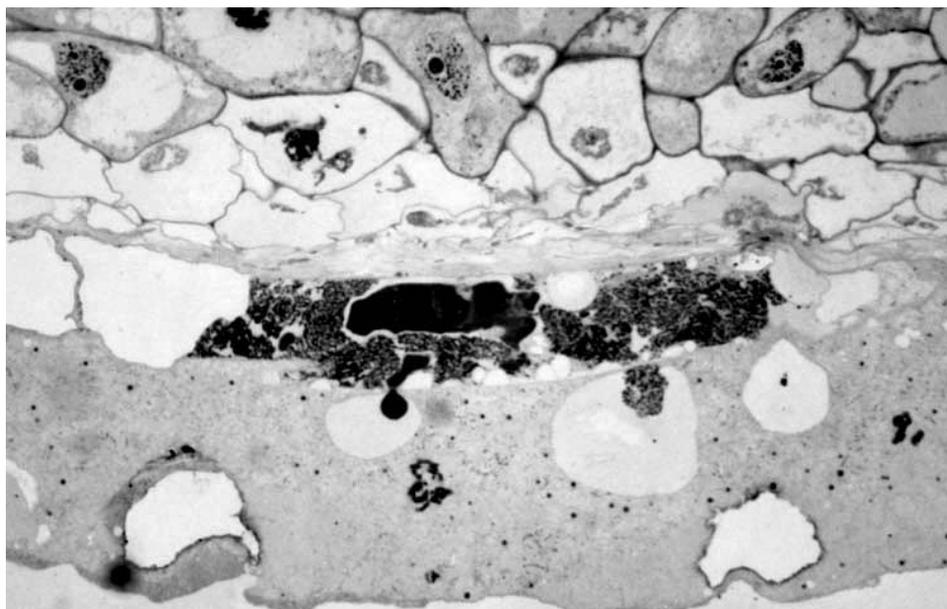


Рис. 4. Перемещение фрагментов хроматина и ядрышкового компонента из ядра клеток АК в клеткт эндосперма

В случаях, когда по какой-то причине не происходит оплодотворения, антиподы продолжают существовать длительное время, они не вытягиваются в длину, но увеличиваются в размерах, и в их ядрах формируются гигантские хромосомы (рис. 5). Это означает, что, по крайней мере, начальные этапы дифференцировки антипод индуцируются собственной программой, не зависимой от программы, контролирующей развитие зародыша. В то же время, программа терминальной дифференцировки антипод в неоплодотворенных зародышевых мешках, по-видимому, блокируются. В пользу этого свидетельствуют две группы данных. Во-первых, продукты жизнедеятельности таких антипод не выходят за пределы клеток, накапливаясь в многочисленных мелких вакуолях. Тем самым, нарушается секреторная активность антипод. Во-вторых, в антиподах неоплодотворенного зародышевого мешка не включается программа их апоптотической гибели. По предварительным наблюдениям в этих условиях клетки подвергаются некрозу.

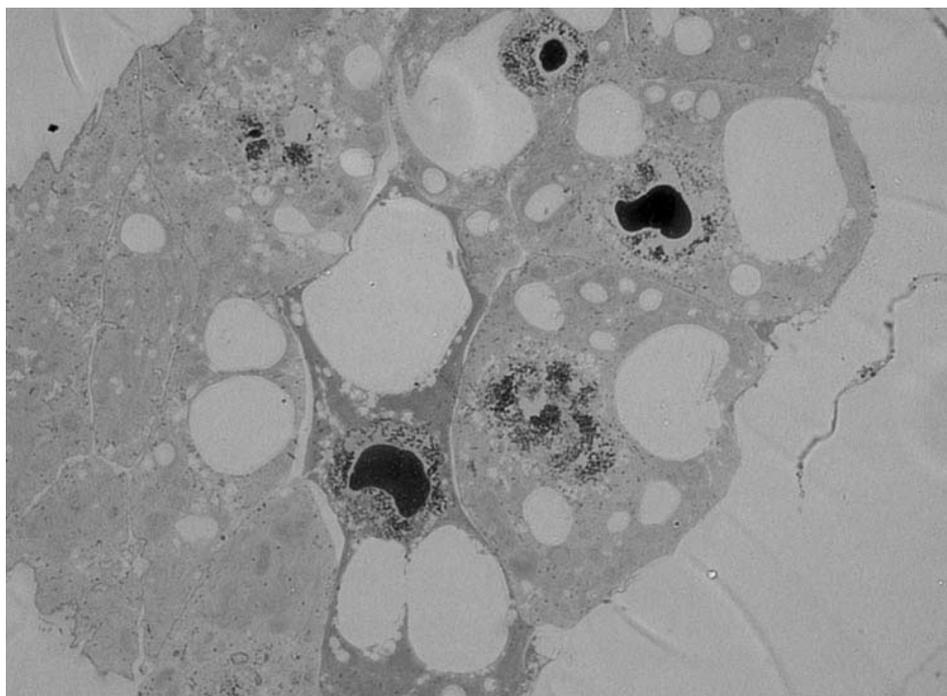


Рис. 5. Клетки АК в неоплодотворенном зародышевом мешке

В целом полученные данные позволяют высказать некоторые соображения о возможном функциональном значении антипод для нормального развития семени.

Поскольку антиподы расположены в непосредственной близости к проводящей системе и отделяют растущий эндосперм от плаценты-халазы, они могут играть роль буферной зоны, контролирующей избирательное поступление веществ из материнских тканей семяпочки и всего растения в зародышевый мешок, как это отмечалось многими исследователями. Наличие крупных вакуолей в клетках антипод на всем протяжении их существования может свидетельствовать о выполнении ими осморегулирующей функции.

Формирование в клетках АК гигантских (политенных) хромосом, несомненно, свидетельствует о высокой метаболической активности этой ткани, скорее всего, необходимой для быстрого и полноценного развития эндосперма, особенно его ценоцитной фазы, которая в значительной степени определяет дельнейшее развитие всей зерновки. Не случайно многие исследователи считают этот этап в развитии семени злаков наиболее критическим, поскольку неоднократно отмечалось, что при аномалиях в развитии антипод или их ранней деградации у гибридов наблюдались нарушения в формировании эндоспермальной ткани, что приводит к щуплости семян.

На наш взгляд, основным назначением антиподального комплекса клеток, характерного для зародышевых мешков пшеницы и других злаков, является обеспечение нормального развития именно нуклеарной фазы эндосперма. Быстро следующие друг за другом деления клеток эндосперма требуют интенсивного синтеза белков цитоплазмы и РНК, что, очевидно, трудно обеспечить ядрам самого эндосперма ввиду относительно коротких интерфазных промежутков. Когда в эндосперме достигается предельное количество ядер, наступает процесс клеткообразования, в результате которого формируется многоклеточная ткань. В ее клетках включается программа синтеза и накопления запасных веществ. В этот период в антиподах включается программа апоптической гибели.

Литература

- Поддубная – Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М., 1976, 507 с.
 Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.
 Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепция. Т. 1. СПб, 1994, 320 с.
 Ригин Б.В., Орлова И.Н. Пшенично-ржаные амфидиплоиды. Л., 1974, 206 с.
 Zhimulev I. F. Morphology and structure of polytene chromosomes // Advances in Genetics. 1996. Vol. 34. P. 1–359.

ЧЕРТЫ СХОДСТВА В РАННЕМ МОРФОГЕНЕЗЕ СПОРАНГИЕВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Шамров И.И.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

У высших растений формируются особые органы спороношения – **спорангии**. Они представлены одно- или многослойной стенкой и спорогенными клетками (материнскими клетками спор), из которых в результате мейоза образуются гаплоидные споры. Спорангии занимают относительно небольшую часть спорофита и располагаются на специализированных спорангиеносных структурах: спорофиллах либо спорангиофорах. Они сгруппированы в виде стробиллов (плауновидные, хвощевидные, голосеменные) или сорусов (папоротниковидные). У мхов спорофит сильно редуцирован и состоит из коробочки (спорангия) на ножке, переходящей в нижней части в «стопу», которая соединяет спорофит с тканями гаметофита. У многих голосеменных мега- и микроспорангии развиваются в женских и мужские шишках, или стробилах (собраниях мега- и микроспорофиллов). Мегаспорангием является нуцеллус у голо- и покрытосеменных, а микроспорангием – гнездо пыльника у покрытосеменных.

Формирование спорангиев может происходить в рамках двух типов (Goebel, 1881): **лептоспорангиатного** (лептоспорангиатные, или настоящие папоротники) и **эуспорангиатного** (большинство высших растений). Правомерность применения термина «эуспорангиатный» для голосеменных и покрытосеменных растений дискутируется (Warming, 1913; Schnarf, 1933; Bower, 1935; Тахтаджян, 1956). У **спорных растений** спорангии возникают на базе **эпидермальных** клеток. Различия между типами касаются числа инициалей и строения стенки сформированного спорангия: при лептоспорангиатном – из одной клетки; стенка спорангия представлена эпидермальным слоем; при эуспорангиатном – за счет нескольких клеток; стенка спорангия обычно многослойная. При лептоспорангиатном типе тапетум возникает из клеток археспория, тогда как при эуспорангиатном – может формироваться из клеток различного происхождения: самого внутреннего слоя стенки спорангия, спорогенной ткани и соматических клеток, прилегающих к ножке спорангия. У псилотовых тапетум как ткань вообще не обнаружена. По мнению L.Brunkener (1973), в спорангиях высших спорных растений обнаруживается стерилизация спорогенной ткани. У *Lycopodium* из клеток базальной соматиче-

ской зоны спорогенной ткани формируется ножка спорангия, а из остальной части – внутренний тапетум и материнские клетки спор. У *Selaginella* тапетум с дистальной стороны имеет спорогенное происхождение. У *Psilotum* и *Tmesipteris* наружная часть спорогенной ткани преобразуется в толстую обкладку из дегенерирующих клеток. У *Equisetum* и *Ophioglossum* из спорогенной ткани формируется как тапетум, так и прилегающие соматические клетки спорангия.

Анализ работ свидетельствует о неодинаковом вкладе клеток, включенных в группы инициалей, в построение областей стенки спорангия. Так, у *Pteris* (лептоспорангиатный тип – Smith, 1938), апикальная пирамидальная клетка, или материнская клетка спорангия, отделяет сначала клетки стенки спорангия с внутренней и латеральных сторон (терминальные дериваты ножки спорангия, по Haupt, 1953). Затем эта клетка делится с образованием периферической клетки, формирующей дистальную часть стенки спорангия, и археспория. Другой пример разного участия инициалей был отмечен при эуспорангиатном типе у *Equisetum*: центральная клетка образует дистальную часть, а латеральные клетки – оставшуюся часть стенки (Smith, 1938). Подобную трактовку можно дать и результатам, полученным Brunkener (1973). У *Psilotum triquetrum* уже с самых ранних стадий в основании делящихся в эпидермальном слое клеток формируются продольные ряды клеток, которые возникают раньше спорогенных клеток и оказываются на последующих стадиях апикальными в этих рядах лишь по положению, а не происхождению. У *Equisetum arvense* и *Ophioglossum vulgatum* хорошо прослеживается неодинаковый вклад инициалей в построение стенки спорангия в ее различных частях. Уже под делящимися инициалами, как центральными, так и латеральными, выделяются группы клеток, на базе которых в дальнейшем формируется стенка спорангия с проксимальной стороны. В результате периклиналильного деления центральной инициали наружу отделяется клетка, дающая дистальную часть стенки спорангия и спорогенную клетку. Латеральные инициали формируют стенку спорангия в латеральных частях.

Мега- и микроспорангии у ряда высших споровых растений на ранних стадиях (до образования материнских клеток спор) развиваются одинаково. Можно предположить, что и у семенных растений при резких существенных морфологических различиях начальные этапы формирования микро- и мегаспорангиев будут сходными.

Данные о генезисе **мегаспорангия голосеменных** растений противоречивы. Одни авторы (Smith, 1910; Schnarf, 1933) высказали предположение, что инициали спорангия и семязачатка в целом закладываются в субэпидермальном слое семенной чешуи. Они полагали, что одна или несколько субэпидермальных клеток делятся периклиналино. Дочерние клетки продолжают делиться как периклиналино, так и антиклиналино, в результате чего наружные производные образуют стенку спорангия, а внутренние – спорогенную ткань. В дальнейшем для ряда голосеменных были показаны разные способы инициации мегаспорангия: только за счет субэпидермальных либо эпидермальных, либо в результате их совместного деления (Fagerlind, 1961, 1971; Brunkener, 1973).

Исследователи, занимавшиеся топографией **мегаспорангия** (нуцеллуса) **покрытосеменных** растений, предлагали называть крассинуцеллятные семязачатки (с многослойным нуцеллусом) эуспорангиатными, а тенуцеллятные (с однослойным нуцеллусом) – лептоспорангиатными (Warming, 1913). Однако детальное изучение показало, что нуцеллус по своему развитию (формируется на базе нескольких инициальных клеток) и строению представляет мегаспорангий эуспорангиатного типа. Установлено, что наличие в семязачатке многослойного, долго существующего нуцеллуса является первичным, а возникновение семязачатка с однослойным эфемерным нуцеллусом – вторичным. E. Warming (1878) предложил 3 способа возникновения примордиев семязачатков: за счет периклиналильных делений клеток субэпидермы либо нижележащего слоя, либо одновременных делений клеток субэпидермального и третьего слоев плаценты. Исходя из основных положений теории туники-корпуса, Е.Л.Кордюм (1978) различала 2 группы примордиев семязачатков: в группе А они возникают на плаценте в результате преимущественно антиклиналильных делений клеток двух поверхностных слоев плаценты и периклиналильных и антиклиналильных делений клеток глубже лежащих слоев; в группе Б они формируются в результате антиклиналильных делений лишь наружного слоя и периклиналильных клеток второго слоя плаценты. В дальнейшем примордии семязачатков было предложено подразделять на 3- и 2-зонные (Bozhan, 1984), что соответствует примордиям семязачатков групп А и Б, по классификации Кордюм.

Во многих работах отмечаются лишь особенности делений клеток в различных слоях плаценты, предшествующие возникновению примордия семязачатка. По нашим данным (Шамров, 1994, 2002), при формировании семязачатков без халазальной зоны нуцеллуса периклиналильные деления клеток происходят в третьем слое плаценты. Лишь в этом случае можно говорить, что эпидермальный и субэпидермальный слои являются единичными для плаценты и примордия семязачатка. У значительного числа таксонов растений активная роль в формообразовательных процессах принадлежит периклиналильным делениям субэпидермального слоя плаценты, за счет которых образуется основная часть семязачатка (нуцеллус, наружная область халазы и фуникулула, иногда интегументы). За счет периклиналильных делений нижележащих слоев плаценты образуется центральная область гипостазы и проводящий пучок, обеспечивающий контакт семязачатка с плацентой. Таким

образом, в результате периклинальных делений клеток субэпидермального и нижележащего слоев плаценты происходит «сдвиг» слоев примордия семязачатка по отношению к исходным слоям плаценты.

По вопросу возникновения **микроспорангия** у **голосеменных** растений до сих пор нет единого мнения. У одних растений выявлено эпидермальное происхождение микроспорангиев, тогда как у других – субэпидермальное (Fagerlind, 1961; Brunkener, 1973). Ряд авторов полагает, что инициалы могут располагаться как в эпидерме, так и субэпидерме (Goebel, 1881; Haupt, 1953; Konar, 1960).

Формирование стенки **микроспорангия** (гнезда пыльника) **покрытосеменных** растений обычно описывается в центробежной или центростремительной последовательности за счет деления париетальных клеток, которые образуются при делении археспориальных клеток. Париетальные клетки формируют лишь часть стенки микроспорангия (с наружной, или дистальной, стороны). Считается, что со стороны связника слою микроспорангия образуются из клеток прилегающей меристемы. Существует точка зрения (Carniel, 1961; Якобсон, 1968; Батыгина, 1974), что париетальный слой дифференцируется и с внутренней стороны.

По нашему мнению, первые стадии формирования микроспорангия (порядок деления инициалей и их вклад в построение стенки спорангия) идентичны начальным этапам инициации примордия семязачатка (Шамров, 2006). Все слои микроспорангия, а также спорогенная ткань возникают, как правило, на базе 3 инициальных клеток, дифференцирующихся очень рано в субэпидерме каждого формирующегося микроспорангия. Судьба этих клеток различна: центральная – отделяет внутрь инициаль проксимальной части стенки и наружу археспориальную клетку, из которой возникают спорогенная и париетальная клетки (из последней формируются слои с дистальной стороны); латеральные – образуют латеральные части стенки.

В заключение хотели бы обсудить ряд дискуссионных вопросов по генезису спорангия у высших растений. В большей степени эта проблема сопряжена с использованием термина «археспорий». На ранних стадиях в субэпидермальном слое формирующегося зачатка спорангия выделяются клетки, которые Warming (1873, 1878) описал у покрытосеменных растений как «инициальные (материнские) клетки пыльцы и зародышевого мешка», а Goebel (1880) предложил их назвать «археспорием». Однако стадия развития спорангия, на которой происходит дифференциация археспория, этими авторами и многими последующими исследователями не учитывалась. Все это привело к тому, что во многих работах понятия «инициаль спорангия» и «археспорий» стали отождествляться. Анализируя развитие спорангия по лептоспорангиатному типу, можно видеть, что это различные понятия – от инициали спорангия до дифференциации археспория идут многократные деления клеток и происходит серия процессов. Археспорий в субэпидермальном слое спорангия появляется после того, как закончится отделение слоев клеток стенки спорангия сначала с внутренней и латеральных сторон, а затем с его наружной стороны. При анализе развития спорангиев по эуспорангиатному типу за археспориальными или спорогенными, образующимися на их основе, клетками не признавалась роль в формировании слоев стенки спорангия с дистальной стороны. Считалось, что слои стенки спорангия и археспорий развиваются независимо либо история формирования слоев стенки спорангия начинается только с момента дифференциации клеток археспория в субэпидермальном слое, которые принимались за инициали спорангия. Именно поэтому были введены понятия «первичный археспорий», «вторичный археспорий», «первичная стенка спорангия», «первичный париетальный слой», «вторичный париетальный слой» и была предложена гипотеза «стерилизация спорогенной ткани».

Литература

- Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.
- Кордюм Е.Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 219 с.
- Техтаджян А.Л. Высшие растения. М.;Л., 1956. Т.1. 488 с.
- Шамров И. И. Примордий семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б.Батыгина. СПб, 1994. Т. 1. С. 132–134.
- Шамров И.И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002. Т.87. № 10. С.1–30.
- Шамров И.И. Морфологическая природа семязачатка и эволюционные тенденции его развития у цветковых растений // Бот. журн. 2006. Т.91. № 11. С.1601–1636.
- Якобсон Л.Я. Развитие пыльников у рододендронов // Изв. АН Латв. ССР. Биология. 1968. № 12. С. 101–109.
- Boutan F. The ovule // Embryology of angiosperms / Ed. by B.M. Johri . Berlin etc., 1984. P.123–157.
- Bower F.O. Primitive land plants also known as the Archegoniatae. London, 1935. 658 p.
- Brunkener L. Beiträge zur Kenntnis der frühen Sporangienentwicklung der Pteridophyten und der Gymnospermen // Svensk Bot. Tidskr. 1973. Bd 67. H.4. S.333–400.
- Carniel K. Das Antherentapetum von *Zea mays* // Österr. Bot. Zeitschr. 1961. Bd 108. H. 1. S. 89–96.
- Fagerlind F. The initiation and early development of the sporangium in vascular plants // Svensk Bot. Tidskr. 1961. Bd 55. H. 2. S.299–312.
- Fagerlind F. The initiation and primary development of the sporangia and sporangial-forming organ systems in the genus *Ephedra* L. // Cellule. 1971. Vol. 68. Fasc.3. P.289–344.

- Goebel K. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien // Bot. Zeit. 1880. Bd 38. N 32–33. S.545–552, 561–571.
- Goebel K. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien // Bot. Zeit. 1881. Bd 39. N 42–44. S.681–694, 697–706, 713–719.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena, 1930. Teil 2. S.643–1378.
- Haupt A. W. Plant morphology. New York etc., 1953. 464 p.
- Konar R.N. The morphology and embryology of *Pinus roxburghii* Sar. with a comparison with *Pinus wallichiana* Jack // Phytomorphology. 1960. Vol.10. N 3. P.305–319.
- Schnarf K. Embryologie der Gymnospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1933. Abt.II. Teil 2. Bd X/2. 304 S.
- Smith F.G. Development of the ovulate strobilus and young ovule in *Zamia floribunda* // Bot. Gaz. 1910. Vol.50. P.128–141.
- Smith G.M. Cryptogamic botany. New York-London, 1938. Vol.2. 380 p.
- Warming E. Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome // Bot. Abh.Gebiet. Morphologie und Physiologie. 1873. Bd 2. H. 2. S. 1–90.
- Warming E. De l'ovule // Ann. Sci. Natur. Bot. Sér.6. 1878. T. 5. P. 175–266.
- Warming E. Observations sur la valeur systématique de l'ovule // Mindeskr. Japet. Steenstr. København. 1913. T. 24. P. 1–45.

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МИКРОСПОРОГЕНЕЗА У ВИДОВ *CERASUS* (*ROSACEAE*)

Яндовка Л.Ф.¹, Шамров И.И.²

¹Тамбов, Тамбовский государственный университет им. Г.Р. Державина

²Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Сем. *Rosaceae* включает от 110 до 115 родов и более 3500 видов, распространенных главным образом в умеренных и субтропических областях северного полушария. В семействе выделяют несколько подсемейств, различающихся между собой такими признаками, как строение андроеца, гинецея, плода и семени, основное число хромосом (Гладкова, 1981; Камелин, 2006). К настоящему времени опубликовано значительное число работ по морфологии и эмбриологии как сем. *Rosaceae*, так и его отдельных подсемейств и более мелких таксонов. Одним из таких подсемейств, куда относится и род *Cerasus*, является *Prunoideae* (Тахтаджян, 1966, 1987; Камелин, 2006), или *Amygdaloideae* (Takhtajan, 1997), основное число хромосом которого равно 8 (Гладкова, 1981).

Для подробной характеристики родов и их видов могут быть использованы дополнительные признаки, например, цитологический анализ процессов микроспорогенеза у представителей рода *Cerasus*. Имеющиеся фрагментарные литературные данные, преимущественно прикладного характера, посвящены разным аспектам формирования тетрад микроспор и развития пыльцевого зерна. Изучены особенности прохождения микроспорогенеза и нарушения в ходе его прохождения в связи с низкой фертильностью пыльцевых зерен у ряда сортов и гибридов (Харитоновна, 1971; Машкина, 1983; Tâbâcaru, Stefureac, 1986; Назарова, Симонова, 1989; Furucawa, Vucovac, 1989; Машкин, 1994 и др.).

Указанные выше причины послужили отправной точкой для исследования микроспорогенеза у представителей нескольких видов, относящихся, согласно Н.Н.Цвелеву (2000), к двум родам – *Cerasus* Mill. (*Cerasus fruticosa* – вишня степная, *C. vulgaris* – вишня обыкновенная и *C. avium* – черешня) и *Microcerasus* M. Roem. (*M.tomentosa* – вишня войлочная). Изученные виды наиболее широко распространены в ЦЧЗ России. Использовали давленные препараты, окрашенные ацето-гематоксилином (Топильская и др., 1975).

Микроспорогенез у вишни степной ($2n=32$), вишни обыкновенной ($2n=32$), черешни ($2n=16$) и вишни войлочной ($2n=16$) протекает в целом сходно. В ряде случаев имеется асинхронность в делениях микроспороцитов в одном и том же пыльнике — от профазы I до телофазы II. Тетрады микроспор и микроспороциты на заключительных фазах мейоза располагаются по периферии, тогда как микроспороциты на ранних стадиях развития – в центре гнезда пыльника.

В распределении хроматина установлены аномалии в анафазе I, анафазе II и во время цитокинеза при образовании диад и тетрад микроспор. В зависимости от частоты, нарушения были разделены на 2 группы: типичные (наиболее часто встречающиеся) и нетипичные (редко встречающиеся).

Типичные нарушения в разном сочетании были найдены у всех изученных растений. В *метафазе I* (MI) обнаружены униваленты и биваленты, лежащие вне метафазных пластинок. В *анафазе I* (AI) в процессе расхождения хромосом к полюсам выявлены отстающие и забежавшие униваленты, асинхронное и численно неравномерное расхождение хромосом к полюсам. Отстающие при расхождении отдельные хромосомы или их группы в *телофазе I* (TI) формируют в материнских клетках микроспор различающиеся по размерам микроядра (обычно 1–2) либо подтягиваются к полюсам. Наиболее частым нарушением в *метафазе II* (MII) была дезориентация и аномальное расположение хромосом за пределами метафазных пластинок. У растений вишни степной и черешни в MII отмечена также неравная величина групп хромосом. В *анафазе II* (AII) наблюда-

ли задержку хромосом в экваториальной области, отставание и забегание вперед, выбросы хромосом за пределы веретена деления, неравномерное распределение хромосом. На стадии *телофазы II* (ТII) обнаружены: клетки с разным числом ядер (больше 4 ядер – у всех изученных видов, меньше 4 ядер – у вишни обыкновенной и вишни степной); клетки с микроядрами, образовавшимися в результате ошибок при распределении хромосом между дочерними клетками мейоцитов на предыдущих стадиях мейоза (у всех видов). У черешни в ТII достаточно часто вокруг микроядер обособляется участок цитоплазмы и впоследствии формируются микроспоры (как правило, меньшего размера). Нарушения на *стадии образования тетрад*: формирование пентад и гексад – у черешни и вишни войлочной либо пентад, гексад и гептад – у вишни степной и вишни обыкновенной; наличие 1 или 2 микроядер в одной из микроспор тетрады – у черешни. Следует отметить, что большинство микроядер к стадии образования тетрад не выявляются, что, по-видимому, объясняется их лизисом. В связи с нарушениями в ходе редукционного деления происходит неравномерное распределение ядерного материала в конце мейоза. Часто величина и форма микроспор в тетрадах различаются.

Частота нарушений во время микроспорогенеза у *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium* и *Microcerasus tomentosa*

Вид	Число клеток на разных стадиях микроспорогенеза																	
	MI			AI			TI			MII			AII			TII		
	Всего, шт.	С нарушениями		Всего, шт.	С нарушениями		Всего, шт.	С нарушениями		Всего, шт.	С нарушениями		Всего, шт.	С нарушениями		Всего, шт.	С нарушениями	
		шт.	%		шт.	%		шт.	%		шт.	%		шт.	%		шт.	%
<i>Cerasus fruticosa</i>	629	257	40,86 ± 2,0	720	403	55,97 ± 1,8	360	162	45,00 ± 2,6	663	318	47,96 ± 1,9	600	288	48,00 ± 2,0	729	517	70,91 ± 1,7
<i>Cerasus vulgaris</i> (сорт Владимирская)	571	101	17,69 ± 1,6	524	57	10,88 ± 1,4	555	58	10,45 ± 1,3	565	50	8,85 ± 1,2	454	53	11,67 ± 1,5	614	84	13,68 ± 1,4
<i>Cerasus avium</i> (сорт Родина)	336	127	37,80 ± 2,6	399	109	27,32 ± 2,2	345	48	13,91 ± 1,9	722	303	41,97 ± 1,8	702	322	45,87 ± 1,9	860	464	53,95 ± 1,7
<i>Microcerasus tomentosa</i>	285	42	14,74 ± 2,1	471	67	14,23 ± 1,6	486	37	7,61 ± 1,2	399	44	11,03 ± 1,6	501	50	9,98 ± 1,3	570	60	10,53 ± 1,3

Нетипичные нарушения мейоза в ряде случаев являются таксоноспецифичными. Отмечено явление цитомиксиса, которое было обнаружено у вишни обыкновенной (PI, MII и стадия образования тетрад), черешни (PI, AII и TII) и вишни степной (MI и AI). Из других нетипичных нарушений следует отметить появление на стадии AI выбросов бивалентов за пределы веретена деления у вишни степной и вишни обыкновенной; образование мостов между неразшедшимися к полюсам хромосомами у черешни. На стадии TI выявлено наличие 3 и более микроядер разной величины у вишни обыкновенной. На стадии AII хромосомные мосты и неравные по числу группы хромосом обнаружены у черешни, вишни обыкновенной и вишни степной. Большое число микроядер (до 8–9) на стадии TII отмечено у всех видов. На стадии образования тетрад может формироваться иное число микроспор: диады, триады (вишня войлочная, вишня обыкновенная, черешня) и октады (вишня степная).

Частота нарушений на разных стадиях мейоза изученных видов неодинаковая. Как следует из таблицы, у вишни степной частота клеток с нарушениями при делении ядер достаточно высокая. При переходе от метафазы I к анафазе I эта величина возрастает (от 41 до 56%), однако к концу первого деления мейоза заметно снижается (45%). Во втором делении мейоза она опять увеличивается, достигая максимальных значений в телофазе II (71%). К моменту образования тетрад хроматин, выброшенный за пределы веретена деления, по-видимому, лизирует, о чем свидетельствуют более низкие значения числа аномальных тетрад (20%).

У вишни обыкновенной частота клеток с нарушенным делением ниже, чем у вишни степной. Более всего эта величина (18%) характерна для MI. Частота нарушений на заключительных стадиях первого и всех фазах второго деления составляет 9–14%. Однако во время образования тетрад происходит резкое увеличение количества аномальных клеток до 22%.

Частота нарушений на разных стадиях мейоза у черешни достаточно сильно различается. Первое деление мейоза характеризуется относительно высоким процентом нарушений в MI (38%) и снижением этой величины к концу деления (в TI – 14%). В начале второго деления мейоза частота клеток с нарушениями возрастает (42%), достигая максимальных значений к концу II деления (54%). Следует отметить, что на стадии образования тетрад процент клеток с нарушениями составляет лишь 14%.

Вишня войлочная, как и вишня обыкновенная, характеризуется невысокой частотой аномальных клеток во время делений мейоза. На начальных стадиях первого деления (в MI и AI) эта величина равна 14%, а на заключительной стадии еще ниже (в TII–7,6%). Второе деление мейоза также характеризуется низкой частотой нарушений (от 11,0% в метафазе II до 10,5% в телофазе II). На стадии образования тетрад происходит резкое увеличение частоты аномальных клеток до 20,5%.

Таким образом, у *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium* и *M. tomentosa* выявлены типичные и нетипичные нарушения, касающиеся поведения хромосом в ходе микроспорогенеза. Типичные нарушения связаны с распределением хроматина. Отставание, забегание вперед, выбросы хромосом за пределы веретена деления и неравномерное расхождение хромосом к полюсам, приводящие к образованию микроядер и нарушениям при образовании диад и тетрад микроспор (образовавшиеся клетки могут различаться по размерам, а их число может быть более четырёх), имеются у всех изученных видов. Нетипичные нарушения мейоза являются таксоноспецифичными: стадии мейоза, на которых обнаружено явление цитомиксиса, у разных видов различаются; выбросы бивалентов за пределы веретена деления имеются только у вишни степной и вишни обыкновенной; хромосомные мосты – у черешни; диады и триады – у всех изученных видов, кроме вишни степной, а формирование октад – только у вишни степной.

Установлена разная частота клеток с типичными нарушениями во время деления у представителей разных видов. Вишня степная характеризуется увеличением частоты аномальных клеток в середине I деления мейоза и ее снижением к концу I деления; максимальное увеличение частоты клеток с нарушенным делением наблюдается в конце мейоза – на стадии TII. Наибольшая частота клеток с нарушениями у вишни обыкновенной выявляется в начале первого деления; отклонения на остальных стадиях мейоза незначительны. У черешни самые высокие значения частоты нарушений отмечены в метафазе I; к концу мейоза I эта величина снижается. Во втором делении мейоза у черешни имеется достаточно высокий процент нарушений, который достигает максимальных значений в телофазе. Вишня войлочная характеризуется снижением частоты клеток с нарушениями в телофазе I и незначительным повышением этой величины во втором делении мейоза.

Следовательно, у всех изученных видов в конце первого деления мейоза происходит уменьшение количества клеток с нарушениями. В то же время, к окончанию телофазы II у видов рода *Cerasus* происходит увеличение частоты нарушений, которое можно объяснить накоплением в цитоплазме клеток выброшенного за пределы веретена деления хроматина; у вида рода *Microcerasus* частота нарушений к концу мейоза не увеличивается, что объясняется частичным подтягиванием хромосом к концу телофазы II. Стадия образования тетрад также сопровождается разной частотой клеток с нарушениями у разных видов. На стадии тетрад у вишни степной и черешни снижается частота аномальных клеток, тогда как у вишни обыкновенной и вишни войлочной – повышается. Следовательно, каждый вид имеет свои характерные особенности прохождения стадий микроспорогенеза. Цитологический анализ микроспорогенеза может стать дополнительным признаком к общепринятым характеристикам видов.

Литература

- Гладкова В.Н. Семейство розовые, или розоцветные // Жизнь растений. М., 1980. Т.5. Ч.2. С. 175–187.
- Машкин С. И. Цитогенетический анализ спонтанных и искусственных гибридов и аллополиплоидов *Cerasus* // Генетика. 1994. Т. 30 (прил.). С. 98.
- Машкина О.С. Изучение мейоза при микроспорогенезе и гаплоидного митоза в пыльце у черешни и вишни степной в связи с прогнозированием результатов гибридизации // Цитология и генетика. 1983. Т.17. № 3. С. 32–36.
- Назарова М. Н., Симонова О. Л. Мейоз при микроспорогенезе и качество пыльцы у вишни войлочной // Сб. науч. тр. «Отдаленная гибридизация и полиплоидия в селекции растений». Воронеж, 1989. С. 58–61.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 611 с.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Топильская Л. А., Лучникова С. В., Чувашица Н. П. Изучение соматических и мейотических хромосом смородины на ацето-гематоксилиновых давленных препаратах // Бюл. науч. инф. ЦГЛ им. Мичурина. Мичуринск, 1975. Вып. 22. С. 58–61.
- Харитонова Е. Н. Цитологические исследования косточковых // Тр. ЦГЛ им. Мичурина. Мичуринск, 1971. Т. 12. С. 188–204.
- Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. 2000. С.460–461.
- Furicawa Y., Viscovac M. J. Embryo sac development in sour cherry during the pollination period as related to fruit set // Hort Sci. 1989. Vol. 24. N 6. P. 1005–1008.
- Tâbâcaru C D., Ștefureac T. J. L'embryogenèse chez certaines sortes de griottiers (*Prunus cerasus* L.) // Rev. Roum. Biol. Ser. Biol. Végét. 1986. T. 31. N 1. P. 19–22.
- Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

СОДЕРЖАНИЕ

СЕКЦИЯ СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА

ПОДСЕКЦИЯ СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ

<i>Бадмаева Н.К., Буинова М.Г.</i> МОРФО-АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА <i>LEYMUS RACEMOSUS</i> (LAM.) TZVELEV SUBSP. <i>CRASSINERVIUS</i> (KAR. ET KIR.) TZVELEV В ОНТОГЕНЕЗЕ	5
<i>Барыкина Р.П., Луферов А.И.</i> ВОЗРАСТНАЯ И ЯРУСНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НОДАЛЬНОЙ АНАТОМИИ В СЕМЕЙСТВЕ ЛЮТИКОВЫХ (<i>RANUNCULACEAE</i>)	7
<i>Бердибаева Д.Б.</i> КСЕРОМОРФНЫЕ ПРИЗНАКИ В СТРОЕНИИ СТЕБЛЯ ЗЛАКОВ ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ	8
<i>Бобров А.В., Романов М.С., Меликян А.П.</i> СТРУКТУРА ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ <i>RHAPIS</i> L. FIL. (<i>ARECACEAE—CORYPHOIDEAE</i>)	10
<i>Бойко Э.В.</i> СЕМЕННАЯ КОЖУРА ПЛОДОВ СЕМЕЙСТВА <i>ASTERACEAE</i>	13
<i>Бондаренко О.В., Блохина Н.И.</i> ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДРЕВЕСИНЫ <i>LARIX SAJANDERI</i> (<i>PINACEAE</i>)	16
<i>Величкин Э.М., Панасенко Н.Н., Аверина М.Э., Сафенко И.Б.</i> АНАТОМИЯ РАХИСА У ВИДОВ <i>DRYOPTERIS ADANS.</i> , <i>GYMNOCARPUM NEWM.</i> , <i>POLYSTICHUM ROTH</i> В ЦЕЛЯХ ИХ ДИАГНОСТИКИ И СИСТЕМАТИКИ	18
<i>Гаврилова В.А., Соколова Е.А., Яковлева Е.А.</i> МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГА КОРОТКОСТЕБЕЛЬНЫХ ФОРМ ПОДСОЛНЕЧНИКА (<i>HELLANTHUS ANNUUS</i> L.)	21
<i>Гаврилова О.А.</i> МОРФОЛОГИЯ КРИПТОПОРОВЫХ И ТРЕХБОРОЗДНО-ОРОВЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ВИДОВ РОДА <i>TETRACERA</i> (СЕМ. <i>DILLENACEAE</i>)	23
<i>Глазунова К.П.</i> СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКТАРНИКА В ЦВЕТКАХ ФАКУЛЬТАТИВНО-АПОМИКТИЧЕСКИХ МИКРОВИДОВ ГРУППЫ <i>ALCHEMILLA VULGARIS</i> L. S. L. (<i>ROSACEAE</i>)	27
<i>Державина Н.М.</i> ТИПЫ АНАТОМИИ ВАЙИЙ ПАПОРОТНИКОВ И ВОЗМОЖНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИХ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ	29
<i>Еремин В.М., Копанина А.В.</i> АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ВИДОВ РОДА <i>QUERCUS</i> L. (<i>FAGACEAE</i> DUMORT.), ОБИТАЮЩИХ НА САХАЛИНЕ И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ	31
<i>Ефремов А.Н.</i> СЕКРЕТОРНЫЕ ТКАНИ ГИНЕЦЕЯ <i>STRATIOTES ALOIDES</i> L. (<i>HYDROCHARITACEAE</i> JUSS.)	33
<i>Жемчугова И.В., Галкин М.А.</i> АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>POLYGALA</i> L., ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА	36
<i>Жукова О.В., Загайнова Е.С., Глозов Н.В.</i> ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ <i>ALCHEMILLA GRACILIS</i> ORIZ В ЭКОЛОГИЧЕСКИ КОНТРАСТНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ.	37
<i>Иванов А.М.</i> МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА СПОРОФИЛЛА АНТОФИТОВ	41
<i>Иванова А.Н., Муравник Л.Е., Шевчук С.В.</i> РАЗНООБРАЗИЕ СЕКРЕТОРНЫХ СТРУКТУР У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>ERICACEAE</i>	42
<i>Костина О.В., Муравник Л.Е.</i> ЖЕЛЕЗИСТЫЕ ВОЛОСКИ ПРИЛИСТНИКОВ <i>GALIUM APARINE</i> (<i>RUBIACEAE</i>): МОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА И ГИСТОХИМИЯ	45
<i>Котина Е. Л.</i> АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>ARALIACEAE</i>	47
<i>Кравцова Т.Н., Меликян А.П.</i> СТРОЕНИЕ ПЛОДА <i>LOZANELLA ENANTIOPHYLLA</i> (D.SM.) KILLIP & MORTON (<i>URTICALES</i>) В СВЯЗИ С ТАКСОНОМИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ РОДА	50
<i>Круглов Д.С., Ханина М.А.</i> МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>PULMONARIA</i> L.	53
<i>Матюхин Д.Л.</i> ПОЛИМОРФИЗМ ЛИСТЬЕВ В РОДАХ <i>SHAMAECYPARIS</i> SPACH И <i>THUJA</i> L.: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ	55
<i>Меликян А.П., Романов М.С., Бобров А.В.</i> СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ РОДА <i>CAMELLIA</i> L. (<i>THEACEAE</i>)	56
<i>Муравник Л.Е., Шаварда А.Л.</i> ПЕЛЬТАТНЫЕ ТРИХОМЫ ПЕРИКАРПИЯ У <i>PTEROCARYA RHNOIFOLIA</i> (<i>JUGLANDACEAE</i>): МОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА, ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ	59

<i>Нуралиев М.С., Оскольский А.А.</i> СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЦВЕТКА <i>TUPIDANTHUS CALYPTRATUS</i> И БЛИЗКИХ К НЕМУ ВИДОВ <i>SCHEFFLERA</i> И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ПУТЕЙ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЛИМЕРНОГО ЦВЕТКА В СЕМЕЙСТВЕ <i>ARALIACEAE</i>	61
<i>Озерова Л.В., Тимонин А.К.</i> УНИФАЦИАЛЬНЫЕ И СУБУНИФАЦИАЛЬНЫЕ ЛИСТЬЯ КРЕСТОВНИКОВ НЕ СВЯЗАНЫ «ЗАКОНОМ ВАРЬИРУЮЩИХ ПРОПОРЦИЙ»	64
<i>Паутов А. А., Яковлева О. Б., Сапач Ю. О.</i> СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПЕРИСТОМАТИЧЕСКИХ КОЛЕЦ В ЭПИДЕРМЕ ЛИСТА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ	67
<i>Полевова С. В., Золала Х.</i> ОСОБЕННОСТИ ПАЛИНОМОРФОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>SAMPANULACEAE S.L.</i>	69
<i>Реимова Г.Е.</i> О МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ ЦВЕТКА <i>ALLIUM OSCHANINI</i> (SEC. <i>CEPA</i> , <i>ALLIACEAE</i>)	72
<i>Романова М.А., Науменко А.Н., Евкайкина А.И.</i> СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ НЕСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ОПРЕДЕЛЯЮТСЯ ОРГАНОГЕННОЙ РИТМИКОЙ И НЕ ВЛИЯЮТ НА ОСОБЕННОСТИ АПИКАЛЬНОГО МОРФОГЕНЕЗА	74
<i>Романов М.С., Бобров А.В., Романова Е.С.</i> АНАТОМИЯ ПЕРИКАРПИЯ <i>ANAXAGOREA A. ST.-NIL.</i> (<i>ANNONACEAE</i>)	76
<i>Сорокин А.Н.</i> СТРОЕНИЕ СЕМЯН И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА <i>KETELEERIA CARRIERE</i> (<i>PINACEAE</i>)	79
<i>Трусов Н.А., Сазонова Л.И.</i> НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПРИСЕМЯННИКОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ <i>EUONYMUS L.</i> И <i>CELASTRUS L.</i> (<i>CELASTRACEAE R. BR.</i>)	81
<i>Филоненко А.В., Пескова И.М.</i> СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>DIPLOPTERYS A. JUSS.</i> (<i>MALPIGHIACEAE</i>)	83
<i>Хасаева З.Б., Асадулаев З.М., Залибеков М.Д.</i> ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЛОДОВ <i>CORYLUS COLURNA L.</i> В ДАГЕСТАНЕ	86
<i>Шорина Н.И.</i> ВЛИЯНИЕ АНГИОСПЕРМЦЕНТРИЗМА НА ПРЕПОДАВАНИЕ БОТАНИКИ	89
<i>Яковлева О.В.</i> ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СЛИЗЕПРОИЗВОДЯЩИХ КЛЕТОК И ИХ ВЗАИМОСВЯЗЬ С ДРУГИМИ СТРУКТУРАМИ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ	91
ПОДСЕКЦИЯ ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ	
<i>Антонова И.О., Белова О.А.</i> К ВОПРОСУ О ВЫДЕЛЕНИИ АРХИТЕКТУРНЫХ ЕДИНИЦ КРОНЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ	94
<i>Безделева Т.А., Ван Г.В.</i> ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ХРЕБТА МЯО-ЧАН (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)	96
<i>Безр А.С., Барыкина Р.П.</i> ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ПОЛЫНЕЙ, ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ	98
<i>Бобров Ю.А.</i> ВТОРАЯ ЛИНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ В СЕМ. ВЕРЕСКОВЫЕ (<i>ERICACEAE</i>)	100
<i>Вишницкая О. Н., Савиных Н. П.</i> СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОМОРФ НЕКОТОРЫХ СПЛАВИНООБРАЗУЮЩИХ ГИГРОГЕЛОФИТОВ	103
<i>Ермошкин А.В.</i> ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ СКАЛ И КАМЕНИСТЫХ СКЛОНОВ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО АМУРА	105
<i>Жданова С.О., Савиных Н.П.</i> ПОЧКИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ВИНОГРАДА ДЕВИЧЬЕГО ПЯТИЛИСТОЧКОВОГО (<i>Partenocissus quinquefolia</i> (L.) PLANCH.)	107
<i>Калинкина В.А.</i> ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ <i>TRIFOLIUM LUPINASTER L.</i> НА ТЕРРИТОРИИ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ	110
<i>Колдаева М.Н.</i> ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ СКАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ	112
<i>Коровкин О.А.</i> СТРУКТУРА ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ КЛОНОВ СТОЛОНООБРАЗУЮЩИХ РАСТЕНИЙ	114
<i>Курченко Е.И.</i> МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЗЛАКОВ И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ	117
<i>Мазина Е.В., Савиных Н.П.</i> О ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ ТУРЧИ БОЛОТНОЙ	120
<i>Мазуренко М.Т.</i> ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОДУЛЕЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ	123
<i>Недосеко О.И., Трифонова С.Н.</i> НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИВЫ ВИНОГРАДОВА (<i>SALIX VINOGRADOVII A. SKVORTS.</i>) В ПРЕДЕЛАХ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ, ЕЕ БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ПОБЕГОВАЯ СТРУКТУРА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ	125
<i>Николаева Н.Н., Запезалова Д.С.</i> СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОДНОЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ БЕРЕЗЫ	128
<i>Петрова С.Е., Барыкина Р.П.</i> ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ НЕКОТОРЫХ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ЗОНТИЧНЫХ	131

<i>Полозова Т.Г.</i> ПОДУШКОВИДНЫЕ РАСТЕНИЯ ЧУКОТСКОЙ ТУНДРЫ	132
<i>Прокопьева Л.В., Глотов Н.В.</i> ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ПАРЦИАЛЬНЫХ КУСТОВ <i>VACCINIUM VITIS-IDAEA</i> L. НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА	135
<i>Савиных Н.П., Мальцева Т.А.</i> ПОБЕГОВАЯ СИСТЕМА НЕКОТОРЫХ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ С ПОЗИЦИЙ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ	138
<i>Силаева Ж.Г., Державина Н.М., Ковычева С.В.</i> ОНТОГЕНЕЗ И ФАЗЫ МОРФОГЕНЕЗА СПОРОФИТА <i>POLYPODIUM VIANEI</i> SCHMAKOV	141
<i>Степанова А.В., Оскольский А.А.</i> СТРОЕНИЕ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ ЭПИГЕОГЕННЫХ КОРНЕВИЩ НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ	144
<i>Фатьянова Е.В., Антонова И.С.</i> РАЗВИТИЕ ФОРМЫ КРОНЫ <i>DIOSPYROS LOTUS</i> L. НА ОСНОВЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАЗНЫХ ТЫПОВ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ	146
<i>Цуцупа Т.А.</i> СТАНОВЛЕНИЕ БИОМОРФЫ <i>HIPPOCREPIS EMERUS</i> (L.) LASSEN SUBSP. <i>EMEROIDES</i> (BOISS. ET SPRUNER) LASSEN В ПРОЦЕССЕ ОНТОГЕНЕЗА	149
<i>Шабалкина С.В., Савиных Н.П.</i> ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ У ВОДНОЙ ФОРМЫ <i>RORIPPA AMPHIBIA</i> (L.) BESS	152

м
ПОДСЕКЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ

<i>Бажина Е.В.</i> ОСОБЕННОСТИ МОРФОСТРУКТУРЫ КРОНЫ ДЕРЕВЬЕВ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ГОР ЮЖНОЙ СИБИРИ	155
<i>Баранова Е.Н., Гулевич А.А.</i> ЭФФЕКТ ЗАЩЕЛАЧИВАНИЯ НА СТРУКТУРНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ЯДЕР И ЯДРЫШЕК КЛЕТОК ПОБЕГОВОЙ И КОРНЕВОЙ МЕРИСТЕМЫ ПШЕНИЦЫ ПРИ ПРОРАСТАНИИ	158
<i>Бойко Т.А.</i> ИНТЕГРИРОВАННЫЙ ПОДХОД К ПРОЦЕССУ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ	161
<i>Бутник А.А., Нигманова Р.Н.</i> ОНТОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ КАК ОБЪЕКТ МОНИТОРИНГА ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ В АРИДНОЙ ЗОНЕ	163
<i>Васильев Б.Р., Диалло Т.И., Васильева Б.А., Телупова-Тексье М.Н.</i> СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА <i>ABELMOSCHUS CAILLEI</i> (A. CHEV.) STEVELS В ГВИНЕЕ	166
<i>Веселкин Д.В.</i> ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СОПРЯЖЕННОСТЬ МЕЖДУ МОРФОЛОГИЧЕСКИМИ ПРИЗНАКАМИ И УРОВНЕМ МИКОРИЗАЦИИ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ВСХОДОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ	168
<i>Вознесенская Е.В., Котеева Н.К., Эдвардс Д.</i> ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ХЛОРЕНХИМЫ И ЭКСПРЕССИЮ ОСНОВНЫХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ В СЕМЯДОЛЯХ C_4 ВИДОВ С РАЗНЫМ ТИПОМ АНАТОМИИ	171
<i>Герлинг Н.В.</i> ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОСТРУКТУРЫ <i>JUNIPERUS SIBIRICA</i> BURGS. НА ЗАПАДНОМ МАКРОСКЛОНЕ СЕВЕРНОГО УРАЛА	173
<i>Демченко К.Н., Цыганов В.Е., Демченко Н.П., Борисов А.Ю.</i> СТРУКТУРНЫЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПРИМОРДИЕВ КОРНЕВЫХ КЛУБЕНЬКОВ С НЕДЕТЕРМИНИРОВАННЫМ ТИПОМ РАЗВИТИЯ	176
<i>Демченко Н.П., Калимова И.Б.</i> ВЛИЯНИЕ НИКЕЛЯ НА ПРОЦЕССЫ МОРФОГЕНЕЗА КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ	179
<i>Дорджиева В.И.</i> ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА И СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНОГО ГОДИЧНОГО ПОБЕГА КАМФОРΟΣМЫ МОНПЕЛИЙСКОЙ (<i>SAMPHOROSMA MONSPELACUM</i> L.)	182
<i>Евстюгин А.С.</i> ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИИ И МОРФОЛОГИИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ ТИПОВ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ	183
<i>Жалдак С.Н.</i> ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ СТЕПЕНИ ЗАСОЛЕНИЯ ПОЧВЫ НА КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ УСТЫИЧНОГО КОМПЛЕКСА <i>SALICORNIA EUROPAEA</i> L.	185
<i>Жапакова У.Н., Бутник А.А., Ашуурметов О.А., Матюнина Т. Е.</i> АДАПТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ	187
<i>Жуйкова Т.В., Безель В.С.</i> ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ И ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ ПОТОМСТВА <i>TARAXACUM OFFICINALE</i> S. L., ВЫРАЩЕННОГО В УСЛОВИЯХ ВЫРОВНЕННОГО ПОЧВЕННОГО ФОНА	190
<i>Зверева Г. К.</i> ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК ЗЛАКОВ ФЕСТУКОИДНОГО ТИПА	192
<i>Копанина А.В., Еремин В. М.</i> СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ СТЕБЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ АРБОРИФЛОРЫ ОСТРОВА КУНАШИР В УСЛОВИЯХ ГИДРОСОЛЬФАТАРНОЙ АКТИВНОСТИ ВУЛКАНА МЕНДЕЛЕЕВА	195
<i>Котеева Н.К., Вознесенская Е.Б., Берри Дж., Эдвардс Дж.</i> ЛОКАЛИЗАЦИЯ ОСНОВНЫХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ И ИХ МРНК В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ ЛИСТА C_4 РАСТЕНИЙ	198

<i>Кравкина И.М.</i> СТРУКТУРНАЯ РЕАКЦИЯ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ НА УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ	199
<i>Кумахова Т.Х.</i> СТРУКТУРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ КЛЕТОК ПЛОДОВ <i>MALUS DOMESTICA (ROSACEAE)</i> К УСЛОВИЯМ ГОР НА РАННИХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ	202
<i>Латиров А.Г.</i> ОНТОГЕНЕЗ НАЗЕМНОЙ И ПОГРУЖЕННОЙ ФОРМЫ ЧАСТУХИ ЗЛАКОВОЙ (<i>ALISMA GRAMINEUM</i> L.) КАК АДАПТАЦИЯ К СПЕЦИФИЧЕСКОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ	205
<i>Мигалина С.В., Иванова Л.А.</i> ИЗМЕНЕНИЕ РАЗМЕРОВ ЛИСТЬЕВ БЕРЕЗ <i>BETULA PENDULA</i> И <i>B. PUBESCENS</i> ВДОЛЬ ШИРОТНОГО ГРАДИЕНТА НА УРАЛЕ	208
<i>Мирославов Е.А., Котеева Н.К., Бармичева Е.М., Ходорова Н.В.</i> УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСНОВЫ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННЫХ ШИРОТ НА ДЕЙСТВИЕ ХОЛОДА КАК СТРЕССОРА И КАК ТРИГГЕРА ИХ РАЗВИТИЯ	211
<i>Николаевская Т.С., Лебедева О.Н.</i> ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ <i>FESTUCA PRATENSIS</i> HUDS.	212
<i>Очирова К.С., Паутов А.А., Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю.</i> ПУТИ СТРУКТУРНОЙ АДАПТАЦИИ ПОЛЫНЕЙ К УСЛОВИЯМ КАЛМЫКИИ	215
<i>Рожнова Е. К., Ковригина Л.И.</i> ВНУТРИПОБЕГОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ АУКСИБЛАСТОВ <i>BETULA PENDULA</i> ROTH.	218
<i>Романова И.Г., Ковригина Л.И.</i> ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА СТРОЕНИЕ ОЧЕРЕДНЫХ МЕТАМЕРОВ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ <i>SORBUS SIBIRICA</i> HEDL.	220
<i>Садыкова Г.А., Асадулаев З. М.</i> ХАРАКТЕР И ТЕМПЫ РОСТА ПОБЕГОВ <i>JUNIPERUS OBLONGA</i> (ВИБ.) НА ГУНИБСКОМ ПЛАТО (ДАГЕСТАН)	223
<i>Салмин С.А.</i> ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА ФОРМИРОВАНИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ	226
<i>Скупченко В.Б.</i> МОРФОГЕНЕЗ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ ПОБЕГОВ <i>PINACEAE</i>	228
<i>Таришис Л.Г., Таришис Г.И.</i> МИНИАТЮРИЗАЦИЯ СТРУКТУР У РАСТЕНИЙ КАК АДАПТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ ВИДОВ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ	232
<i>Умаров М.У., Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю.</i> ЭКОЛОГО-КСИЛОТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА	235
<i>Фролов К.Б., Демченко Н.П.</i> АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ, РОСТ И РАЗВИТИЕ КОЛЕОПТИЛЯ И МЕЗОКОТИЛЯ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ	237

СЕКЦИЯ ЭМБРИОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ

<i>Анисимова Г.М.</i> РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ <i>VACCINIUM ULIGINOSUM</i> (ERICACEAE)	243
<i>Аиурметов О.А., Матюнина Т.Е., Жапакова У.Н., Хамраева Д.Т., Халбекова Х.У.</i> ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ ВИДОВ <i>ZYGORHYLLACEAE</i> И <i>CHENOPODIACEAE</i> ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ	245
<i>Бабро А.А., Шамров И.И.</i> РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ И СЕМЯЗАЧАТКА У <i>RHODODENDRON SCHLIPPENBACHI</i> (ERICACEAE)	248
<i>Батова Ю.В., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф.</i> РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ <i>ALOPECURUM PRATENSIS</i> И <i>RHILEUM PRATENSE</i> В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ	251
<i>Бубеев Н.Н.</i> СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГИГАНТСКИХ ХРОМОСОМ В АНТИПОДАХ ПШЕНИЦЫ	253
<i>Верещагина В. А., Колясникова Н.Л., Новоселова Л.В.</i> ЭМБРИОЛОГИЯ МНОГОЛЕТНИХ И ОДНОЛЕТНИХ ВИДОВ РОДА <i>MEDICAGO</i> (FABACEAE)	256
<i>Вишнякова М.А.</i> ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРНЫХ МЕХАНИЗМОВ РЕАКЦИИ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ	259
<i>Воронова О.Н.</i> АНОМАЛИИ В РАЗВИТИИ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ ПОДСОЛНЕЧНИКА	262
<i>Гончарова Э.А.</i> ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРЕССЫ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ У РАСТЕНИЙ В РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПЕРИОД	265
<i>Жинкина Н.А., Батыгина Т.Е.</i> К ЭМБРИОЛОГИИ <i>SIDERITIS SATTLARIS</i> (LAMIACEAE)	266
<i>Зимницкая С.А., Кутлунина Н.А.</i> СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ОДНОЛЕТНИХ И МНОГОЛЕТНИХ БОБОВЫХ	267
<i>Кашин А.С., Юдакова О.И., Кочанова И.С., Полянская М.В., Миндубаева А.Х.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАФЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА В СЕМЕЙСТВАХ <i>ASTERACEAE</i> И <i>ROACEAE</i> (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ ФЛОРЫ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ)	269
<i>Ковалёва Л.В., Тимофеева Г.В., Воронков А.С., Захарова Е.В.*, Андреев И.М.</i> ФАКТОРЫ ПРОРАСТАНИЯ И РОСТА <i>IN VITRO</i> МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА ПЕТУНИИ	272

<i>Кутлунина Н.А., Зимницкая С.А., Жеребцова М.И.</i> ПРОЦЕССЫ СТЕРИЛИЗАЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ВЕГЕТАТИВНО ПОДВИЖНЫХ РАСТЕНИЙ	275
<i>Лабутина М.В., Пузырькина М.В., Смертина Н.А.</i> РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ КУПЕНЫ МНОГОЦВЕТКОВОЙ В УСЛОВИЯХ МОРДОВИИ	277
<i>Матюнина Т.Е., Рахимова Н.К.</i> ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И СТРУКТУРЫ ПЫЛЬНИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>HAPLOPHYLLUM</i> (<i>RUTACEAE</i>)	279
<i>Милокова Н.А.</i> МУТАЦИЯ ТОМАТА <i>LANCEOLATA</i> : ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ, ЭФФЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С ДРУГИМИ ГЕНАМИ, КОНТРОЛИРУЮЩИМИ ТИП ЛИСТА	281
<i>Миндубаева А.Х., Шакина Т.Н., Кашин А.С.</i> ИССЛЕДОВАНИЯ МИКРО- И МЕГАГАМЕТОФИТА У НЕКОТОРЫХ СОРТО- И ВИДООБРАЗЦОВ <i>FESTUCA RUBRA</i> , <i>F. PRATENSIS</i> И <i>F. ARUNOLINACEAE</i>	283
<i>Носкова Н.Е., Третьякова И.Н.</i> ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ АДАПТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНИВШЕГОСЯ КЛИМАТА СИБИРИ	285
<i>Осипова М.А., Долгих Е.А., Лутова Л.А.</i> МЕРИСТЕМ-СПЕЦИФИЧНЫЕ ГЕНЫ В РАЗВИТИИ КЛУБЕНЬКА ГОРОХА	288
<i>Полянская М.В., Кашин А.С.</i> ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ <i>ARTEMISIA</i> (<i>ASTERACEAE</i>)	289
<i>Родионова Г.Б.</i> ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ СЕМЕЙСТВ <i>BRASSICACEAE</i> И <i>CAPPARACEAE</i> В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ	291
<i>Толубеева В.И., Амелин А.В.</i> ОСОБЕННОСТИ СЕМЯОБРАЗОВАНИЯ У РАЗНЫХ МОРФОГЕНОТИПОВ <i>PISUM SATIVUM</i>	294
<i>Торшилова А.А.</i> МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У <i>DIOSCOREA NIPPONICA</i> (<i>DIOSCOREACEAE</i>)	296
<i>Третьякова И.Н.</i> СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЯ ЗИГОТИЧЕСКОГО И СОМАТИЧЕСКОГО ЭМБРИОГЕНЕЗА СИБИРСКИХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ	298
<i>Ходачек Е.А.</i> ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ АРКТИКИ И ИХ РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ	300
<i>Чабан И.А.</i> ГЕНЕЗИС АНТИПОДАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА ПШЕНИЦЫ	302
<i>Шамров И.И.</i> ЧЕРТЫ СХОДСТВА В РАННЕМ МОРФОГЕНЕЗЕ СПОРАНГИЕВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ	306
<i>Яндовка Л.Ф., Шамров И.И.</i> ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МИКРОСПОРОГЕНЕЗА У ВИДОВ <i>CERASUS</i> (<i>ROSACEAE</i>)	309

Научное издание

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

Материалы всероссийской конференции

ЧАСТЬ 1

**СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА
ЭМБРИОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ**

Материалы публикуются в авторской редакции

Ответственные за выпуск:

Крышень А.М.

Сысоева М.И.

Фото И. Георгиевского

Рисунок на обложке Т. Анненкова

Сдано в печать 14.08.08 г. Формат 60x84¹/₈. Гарнитура Times New Roman.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 38,0 Усл. печ. л. 37,2. Тираж 400 экз.
Изд. № 107. Заказ № 736.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50