

## ОСНОВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ СИСТЕМЫ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ РЯДА ВИДОВ ASTERACEAE

Н.В. Добрыничева, И.С. Кочанова, А.С. Кашин

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

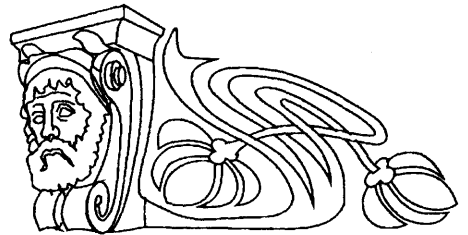
Основные параметры системы семенного размножения исследовали в 65 естественных популяциях 41 вида 29 родов семейства Asteraceae. Большинство популяций были амфимиктичными и аллогамными. Популяции *Pilosella officinarum*, *P. echioides*, *Jurinea cianoides*, *P. praealta*, *Taraxacum officinale*, *Hieracium virosum*, *Tragopogon dubius*, *Latuca serriola* и *Chondrilla juncea* были факультативно апомиктичными. Популяции *Pulicaria vulgaris*, *Latuca serriola*, *Erigeron acris*, *Matricaria perforata*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides*, *Arctium tomentosum*, *Tragopogon dubius* были факультативно автогамными и половыми. Популяции остальных исследованных видов были облигатно аллогамными.

### Main system specifications of seed reproduction in several populations of Asteraceae species

N.V. Dobrynicheva, I.S. Kochanova, A.S. Kashin

Main system parameters of seed reproduction were studied in 65 natural populations of 41 species, 29 genera of the Asteraceae family. The majority of these populations were amfimictic and allogamic. The *Pilosella officinarum*, *P. echioides*, *Jurinea cianoides*, *P. praealta*, *Taraxacum officinale*, *Hieracium virosum*, *Tragopogon dubius*, *Latuca serriola* and *Chondrilla juncea* populations were optionally apomictic. The *Pulicaria vulgaris*, *Latuca serriola*, *Erigeron acris*, *Matricaria perforata*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides*, *Arctium tomentosum*, *Tragopogon dubius* populations were optionally autogamic and sexual. The remaining populations were obligatory allogamic.

С точки зрения последствий для генетической структуры популяций особенно важными оказываются такие параметры системы семенного размножения, как способ опыления (аллогамия, автогамия) и способ образования семян (амфимиксис, апомиксис). Но степень изученности их в популяциях цветковых по-прежнему остаётся недостаточной. Соответственно и разброс мнений о широте распространения тех или других способов у растений велик. В списке С.С. Хохлова с соавт. [1], например, указано 380 родов из 97 семейств цветковых растений, у которых обнаружен апомиксис, в то время как у J.G. Cargan [2]



речь идёт всего примерно о 126 родах 35 семейств покрытосеменных. Ch. Spillane с соавт. [3] указывают всего около 400 видов цветковых, у которых распространён апомиксис, а A.J. Richards [4] утверждает, что апомиксис является обычным способом размножения у цветковых растений, и в одной только Британии примерно 60% видов флоры составляют апомиктичные виды. Картину ещё более усложняет имеющая место динамичность процессов выбора пути семенной репродукции, когда во времени и пространстве параметры системы семенного размножения существенно варьируют, вплоть до крайних форм выражения в одних и тех же популяциях или в разных популяциях одного вида. Так, например, половой на большей части своего ареала вид *Rubus alceifolius* (Rosaceae) на островах Индийского океана вблизи Мадагаскара ведёт себя как близкий к облигатно-апомиктичному [5].

Основным препятствием на пути глобального мониторинга такого параметра системы размножения, как способ размножения, является отсутствие простых и надёжных методов его диагностики. Масштабные работы по выявлению апомиктичных форм во флоре России и ближнего зарубежья, проводимые в рамках экспедиции сотрудников Саратовского госуниверситета (1970–1987 гг.), дали лишь предварительные сведения о возможности наличия у тех или иных видов цветковых этого способа размножения, так как в основном велись с использованием косвенного признака – степени дефектности пыльцы [1, 6]. Высокая степень дефектности пыльцы действительно тесно скоррелирована с наличием у видов гаметофитного апомиксиса, но может вызываться и целым рядом иных факторов, не имеющих отношения к апомик-



сису. А трудоёмкость цитоэмбриологического изучения состояния мегagamетофита даже при использовании ускоренных методик приготовления препаратов в принципе не позволяет проведение сколько-нибудь масштабных работ по глобальному мониторингу основных параметров системы семенного размножения.

В этом отношении важным подспорьем может быть методика выявления семенной продуктивности при различных режимах цветения: режиме свободного цветения, режиме цветения при изоляции некастрированных цветков (режим возможности самоопыления) и беспыльцевой режим. Методика даёт возможность выявления, кроме частоты апо- и амфимиксиса, ещё и частоты авто- и аллогамии в популяциях.

Ограничивающим фактором, делающим методику малоэффективной в отношении выявления способа размножения растений, является широкое распространение среди покрытосеменных псевдогамных форм апомиксиса. Однако её можно с успехом использовать при исследовании способа семенного размножения в семействе Asteraceae. Известно, что для представителей данного семейства характерен исключительно автономный апомиксис [7–9].

Целью данного исследования было выявление частоты апо- и амфимиксиса, авто- и аллогамии в популяциях видов семейства Asteraceae из нескольких районов Саратовской области по семенной продуктивности при различных режимах цветения.

## Материал и методика

Семенную продуктивность определяли по материалам, собранным в 2003–2004 гг. в 65 естественных популяциях 41 вида 29 родов семейства Asteraceae, произрастающих в различных районах Саратовской области.

Семенную продуктивность в популяциях исследовали при трёх режимах: 1) свободном цветении; 2) режиме цветения при изоляции некастрированных цветков; 3) беспыльцевом режиме цветения.

Для анализа завязываемости семян в условиях возможности самоопыления и беспыльцевого режима соцветия до цветения краевых цветков помещали под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян. Для создания беспыльцевого режима цветения цветки предварительно механически кастрировали путём срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь. При этом семенную продуктивность при всех трех режимах цве-

тения определяли у одних и тех же особей. По каждой популяции в среднем исследовано по 30 растений, отобранных случайным образом.

## Результаты и их обсуждение

В большинстве исследованных нами популяций видов наблюдалось амфимиктичное аллогамное развитие семян. Семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях *Taraxacum officinale* (до  $78,81 \pm 6,92\%$ ), *Pilosella officinarum* (до  $73,1 \pm 11,3\%$ ), *Hieracium virosum* (до  $58,5 \pm 10,1\%$ ), *P. echioides* ( $58,4 \pm 8,2\%$ ), *P. praealta* (до  $55,5 \pm 3,0\%$ ), *Jurinea cianoides* ( $54,8 \pm 11,0\%$ ), *Tragopogon dubius* (до  $18,3 \pm 5,4\%$ ), *Lactuca serriola* ( $14,3 \pm 4,3\%$ ), *Chondrilla juncea* (до  $14,2 \pm 5,7\%$ ). В отношении этих популяций можно однозначно говорить о том, что они являются факультативно апомиктичными. Однако популяции *P. echioides* (22ф, 33ф – по двум годам наблюдения, а 207 и 224 – по одному году наблюдения), *C. juncea* (67 – по двум годам наблюдения, 94 – по одному из лет наблюдения), *Ju. cianoides* (155 и 211 – по одному году наблюдения) вели себя как половые. Эти данные говорят о том, что популяции последних трёх видов в различных условиях обитания и в различные годы вегетации могут вести себя то как облигатно-половые, то как факультативно-апомиктичные.

Наличие слабой степени проявления апомиксиса можно допустить и для популяций видов *Scorzonera stricta* ( $4,8 \pm 2,8\%$ ), *Matricaria perforata* ( $7,4 \pm 3,9\%$ ), *Onopordum acanthium* ( $3,9 \pm 1,9\%$ ) и *Erigeron acris* ( $2,8 \pm 0,3\%$ ).

Последние три вида, как и *Ju. cianoides*, относятся к подсемейству *Asteroidea*, в то время как прочие перечисленные виды – к подсемейству *Cichorioidea*. При этом, если для *Pilosella officinarum*, *P. praealta*, *Taraxacum officinale*, *Chondrilla juncea* и *Hieracium virosum* наличие апомиксиса было известно ранее [1, 10–13], то для *Tragopogon dubius*, *L. serriola*, *Ju. cianoides* и *P. echioides* гаметофитный апомиксис отмечен впервые.

Напротив, популяции *P. officinarum* в предыдущие годы наблюдений чаще всего вели себя как факультативно-апомиктичные [14]. Однако в 2003г. в популяции 33а (остепнённый сосновый бор в Б.Карабулакском районе) семян в условиях беспыльцевого режима не отмечено, а при режиме цветения в условиях изоляции некастрированных цветков она отмечена всего на уровне 10%. В 2004г. данная популяция характеризовалась низкой (около 10%) семенной продуктивностью при беспыльцевом режиме цветения. В то же вре-



мя в популяции 22а (влажный луг в том же районе) семенная продуктивность в оба года наблюдения высока при всех трёх режимах цветения. Это говорит о том, что первая из перечисленных популяций вела себя в этот год как облигатно-половая, а вторая — как высоко-апомиктичная.

Из исследованных нами видов апомиксис ранее отмечен ещё и для *Crepis tectorum* и *Cichorium intybus* [1]. Однако по результатам нашего исследования слабую выраженность апомиксиса можно допустить только для популяции *Cichorium intybus*.

У растений популяций *Pulicaria vulgaris*, *Latuca serriola*, *Erigeron acris*, *Matricaria perforata*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides* L., *Tragopogon dubius*, *Arctium tomentosum*, а в ряде случаев и у *Chondrilla juncea*, отмечена высокая завязываемость семян при цветении в условиях изоляции некастрированных цветков, но при этом семена не завязывались в условиях беспыльцевого режима цветения. При этом популяции *Pulicaria vulgaris* и *Onopordum acanthium* являются, вероятно, облигатными автогамными, так как семенная продуктивность в них при этом режиме цветения была близка к 100% ( $93,75 \pm 6,25\%$  и  $86,85 \pm 5,3\%$  соответственно). Остальные из перечисленных популяций факультативно-аллогамны, семенная продук-

тивность при режиме цветения в условиях изоляции некастрированных цветков у них была на уровне 10–20% либо существенно варьировала по годам. Обращает на себя внимание тот факт, что даже в условиях свободного цветения семенная продуктивность в различных популяциях варьирует в широких пределах: от 0% у *Centaurea pseudomaculosa* и *C. pseudophrygia*, например, до 100% у *Onopordum acanthium*, *Pulicaria vulgaris* или *Taraxacum officinale*.

Таким образом, большинство исследованных нами популяций видов были облигатно-амфимиктичными и аллогамными. Популяции *Pilosella officinarum*, *P. echioides*, *Jurinea cianoides*, *P. praealta*, *Taraxacum officinale*, *Hieracium virosum*, *Tragopogon dubius*, *Latuca serriola* и *Chondrilla juncea* были факультативно-апомиктичными. При этом у первых трёх видов часть популяций вели себя как облигатно-половые, а часть — как факультативно-апомиктичные. Популяции *Pulicaria vulgaris*, *Latuca serriola*, *Erigeron acris*, *Matricaria perforata*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides*, *Arctium tomentosum*, *Tragopogon dubius* были факультативно-автогамными и половыми. Семенная продуктивность даже в условиях свободного цветения в популяциях варьирует в широких пределах.

### Библиографический список

1. Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978.
2. Carman J.G. The evolution of gametophytic apomixis // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции: В 3 т. СПб., 2000. Т. 3. Системы репродукции. С. 218–245.
3. Spillane Ch.D., Curtis M., Grossniklaus U. Apomixis technology development—virgin births in farmers' fields? // Nature Biotechnology. 2004. V.22. P.687–691.
4. Richards A.J. Apomixis in flowering plants: An overview // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 2003. V.358, №1434. P.1085–1093.
5. Amsellem L., Noyer J.-L., Hossaert-McKey M. Evidence for a switch in the reproductive biology of *Rubus alceifolius* (Rosaceae) towards apomixis, between its native range and its area of introduction // Amer. J. of Botany. 2001. V.88. P.2243–2251.
6. Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989.
7. Грант В. Видообразование у растений. М., 1984.
8. Ноглер Г.А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М., 1990. С. 39–91.
9. Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. Л., 1989.
10. Кашин А.С., Чернышова М.В. Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* // Бот. журн. 1997. Т.82, №9. С.14–24.
11. Пулькина С.В., Тулицына Н.Н. Полиплоидные комплексы в роде *Hieracium* L. (Asteraceae) // Turczaninowia. 2000. Т.3, вып. 4. С. 79–81.
12. Кашин А.С., Демочко Ю.А., Мартынова В.С. Карิโอ-типическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов агамных комплексов *Asteraceae* // Бот. журн. 2003. Т.88, №9. С.35–54.
13. Добрыничева Н.В., Кочанова И.С., Кашин А.С. Сравнительное изучение некоторых параметров системы семенного размножения популяций *Chondrilla juncea* L. и *C. graminea* Vieb. // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов, 2003. Вып.6. С.35–42.
14. Кашин А.С., Демочко Ю.А. Семенная продуктивность в апомиктичных и половых популяциях некоторых видов *Asteraceae* // Бот. журн. 2003. Т.88, №8. С. 42–56.