



УДК 581.35: 575.822

## ЯВЛЕНИЕ ПОЛИГАМЕТИИ У РАСТЕНИЙ И ЕГО ВОЗМОЖНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ

Н.А. Шишкинская, О.И. Юдакова, В.С. Тырнов

Саратовский государственный университет,  
кафедра генетики  
E-mail: biofac@sgu.ru

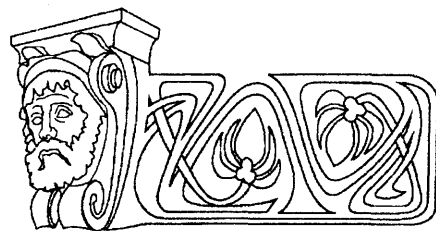
На основе цитозембриологического анализа различных видов дикорастущих злаков и линий кукурузы рассматриваются причины и возможные механизмы полигаметии – формирования в одном зародышевом мешке нескольких яйцеклеток. Обсуждается возможность позитивного вклада этого явления в репродуктивный потенциал особей и популяций.

**Polygametia phenomenon for plants and its possible evolutionally-genetical effects**

N.A. Shishkinskaya, O.I. Yudakova, V.S. Tyrnov

On the basis of cytoembryological analysis of different species of wild graminoids (grasses) and corn lines, the causes and possible mechanisms of polygametia (several ootids formation in one germinal bag) are considered. The possibility of a positive contribution of this phenomenon to the reproductive potential of individuals and populations is discussed.

У половых видов покрытосеменных растений в зародышевых мешках, как правило, формируется один яйцевой аппарат с единственной яйцеклеткой. Исключение составляют тетраспорические зародышевые мешки (*Pennisetum*-тип, *Plumbago*-тип), в которых образуется несколько яйцевых аппаратов и, соответственно, несколько яйцеклеток. Однако как отклонение от нормы спорадическое образование дополнительных яйцеклеток встречается и при других типах развития зародышевого мешка половых видов. Неоднократно отмечалось оно и у апомиктических форм. Специального термина для обозначения данного явления до настоящего времени в эмбриологической литературе не существовало. Предложенный нами термин «полигаметия» [1] охватывает различные случаи образования в женском гаметофите нескольких яйцеклеток. Причиной полигаметии могут быть как добавочные деления клеток яйцевого аппарата, так и изменение направления их дифференцировки. Кроме того, есть данные о возможности формирования яйцеклеток в антиподальном комплексе [2]. Биологический смысл этого явления практически не обсуждался, в том числе и в связи с проблемой апомиксиса.



### Материал и методы

Структуру зрелых женских гаметофитов исследовали у растений 58 популяций 45 видов дикорастущих злаков из разных регионов России и ближнего зарубежья, а также у 6 линий кукурузы, склонных к гаплоидному партеногенезу. В каждом варианте проанализировано не менее 200 зародышевых мешков, выделенных с помощью метода ферментативной мацерации и диссекции семяпочек. В общей сложности изучена структура более 15000 зародышевых мешков.

### Результаты и их обсуждение

Образование нескольких яйцеклеток в одном зародышевом мешке было нами зарегистрировано практически у всех исследованных видов. В половых популяциях случаи полигаметии были единичными, в то время как в популяциях с эмбриологическими признаками апомиксиса частота полигаметии в некоторых популяциях (*Festuca rubra*) достигала 15–25% (таблица). В большинстве случаев количество клеток яйцевого аппарата в зародышевых мешках с добавочными яйцеклетками оставалось неизменным. Это говорит о том, что дополнительные гаметы формировались из клеток недифференцированного яйцевого аппарата, в норме предназначенных стать синергидами. Такие клетки принято называть яйцеклеткоподобными синергидами, а случаи образования из них зародышей – апогаметией. Степень подобия этих клеток яйцеклетке может быть разной: от наличия у них отдельных гаметических признаков до полного морфологического сходства с яйцеклеткой (рис.1). Например, сохраняя свойственную синергидам полярность элементов (ядра, вакуоли), по форме и размеру они ни чем не отличаются от яйцеклетки, или, наоборот, при наличии зубовидных выростов и нитчатого аппарата, нетипично крупное ядро в них располагается как у яйцеклетки в апикальной части.

Наибольшая частота образования клеток, по морфологии промежуточных между синер-



гидой и яйцеклеткой, была зарегистрирована в двух камчатских популяциях *Festuca rubra* (14,4 и 19,9%). Однако ни одного случая развития дополнительных зародышей не было обнаружено. В то же время формирование двух и трех зародышей было закономерным явлением у растений, где в яйцевом аппарате присутствовали две-три клетки, морфология которых не отличалась от типичной яйцеклетки (*Poa angustifolia*, *P.malacantha*, *P.pratensis*, *Hierochloa glabra* и др.). Это говорит о том, что для инициации эмбриогенеза необходима полная транс-детерминация синергид, в результате которой

они и морфологически, и функционально становятся яйцеклетками. Пройдет ли этот процесс полностью или частично, на наш взгляд, зависит от степени склонности популяции к апомиксису. У мятликов и зубровки она выражена намного ярче, чем у овсяницы.

В случае полного превращения синергид в яйцеклетки теряют смысл термины «яйцеклеткоподобная синергида» и «апогаметия». Единственное, что роднит новую клетку с синергидой – это ее месторасположение, во всем остальном это типичная гамета, а её автономное развитие в зародыш у апомиктических ви-

Частота полигаметии в половых и апомиктических популяциях злаков

№ п/п	Вид	Место обитания популяции	Частота полигаметии, %
1	2	3	4
<i>Апомиктические популяции</i>			
1	<i>Festuca drimeja</i>	Северный Кавказ	3,0
2	<i>F.gigantea</i>	Окрестности г. Саратова	1,0
		Абхазия	1,0
3	<i>F.jimilensis</i>	Северный Кавказ	7,6
4	<i>F.rubra</i>	Приполярный Урал	25,0
		Камчатка, г. Елизово	14,4
		Камчатка, побережье Тихого океана	19,9
5	<i>F.ruprechtii</i>	Абхазия	3,9
6	<i>F.sulcata</i>	Северный Кавказ	1,0
7	<i>F.valesiaca</i>	г. Саратов, Ботсад СГУ	4,2
		Окрестности г.Саратова	3,5
8	<i>Hierochloe glabra</i>	Камчатка, г.Елизово	3,9
		Камчатка, побережье Тихого океана	9,6
9	<i>Poa angustifolia</i>	Камчатка	6,8
		Приполярный Урал	4,1
		Якутия	8,1
		г.Саратов	1,5
10	<i>P.macrocalyx</i>	Камчатка	12,1
11	<i>P.malacantha</i>	Камчатка	5,5
12	<i>P.nemoralis</i>	Камчатка	1,5
13	<i>P.pratensis</i>	Камчатка	4,8
		г. Саратов	5,6
14	<i>P.radula</i>	Камчатка	1,5
15	<i>P.sublanata</i>	Камчатка	1,5
16	<i>Tripsacum dactyloides</i>	г. Саратов, Ботсад СГУ	1,0
<i>Половые популяции</i>			
17	<i>Agrostis borealis</i>	Якутия	0
18	<i>A.clavata</i>	Камчатка	0,6
19	<i>A.scabra</i>	Камчатка	0,6
20	<i>Alopecurus pratensis</i>	Приполярный Урал	0,7
21	<i>Beckmannia syzigachne</i>	Камчатка	0
22	<i>Bromopsis canadensis</i>	Камчатка	5,0
23	<i>B.erecta</i>	Северный Кавказ	0
24	<i>B.pumpelliana</i>	Камчатка	0
25	<i>B.gordjagini</i>	Северный Кавказ	0
26	<i>B.variegata</i>	Северный Кавказ	0
27	<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	Камчатка	1,1

1	2	3	4
28	<i>Colpodium humile</i>	Саратовская обл.	0
29	<i>Elymus caninus</i>	Приполярный Урал	0
30	<i>E.jacutensis</i>	Якутия	0
31	<i>E.mutabilis</i>	Приполярный Урал	0
		Камчатка, г. Елизово	0
		Камчатка, побережье Тихого океана	0
32	<i>Elytrigia lolioides</i>	Саратовская обл.	0
33	<i>Festuca rubra</i>	Якутия	3,0
34	<i>Glyceria lithuanica</i>	Камчатка	0
35	<i>Leymus mollis</i>	Камчатка	0
36	<i>Melica nutans</i>	Саратовская обл.	0
		Приполярный Урал	0,6
		Камчатка	4,7
37	<i>Milium vernale</i>	Северный Кавказ	0,2
38	<i>M.effusum</i>	Камчатка	0
39	<i>Phalaroides arundinacea</i>	Камчатка	0
40	<i>Phleum alpinum</i>	Камчатка	1,7
41	<i>Ph.phleoides</i>	Саратовская обл.	0
42	<i>Ph.pratensis</i>	Саратовская обл.	0
43	<i>Poa alpigena</i>	Камчатка	0
44	<i>P.annua</i>	Камчатка	0,4
		Сибирь, р. Усть-Нерта	1,7
<i>Линии кукурузы с редуцированным партеногенезом</i>			
45	AT-1 (N (B1))	Саратов, лаборатория генетики	5,0
46	AT-1 (T (B1))	Саратов, лаборатория генетики	6,0
47	AT-1 (T (B2))	Саратов, лаборатория генетики	9,0
48	AT-1 (M (B1))	Саратов, лаборатория генетики	4,0
49	AT-1 (M (B2))	Саратов, лаборатория генетики	5,0
50	AT-3	Саратов, лаборатория генетики	0,7

дов – один из вариантов партеногенеза. В связи с этим название «яйцеклеткоподобная синергида» правильнее было бы употреблять лишь для обозначения клеток с отдельными гаметическими признаками.

Высокий уровень полигамии зарегистрирован как при диплоидном (мятлики, зубровка), так и при гаплоидном апомиксисе (кукуруза) (см. таблицу), т.е. и при наличии, и при отсутствии мейоза. Это говорит о том, что причиной формирования дополнительных яйцеклеток не могут быть мейотические мутации (меймутации), которые вызывают аномальное развитие постмейотических структур или блокируют образование макроспор и, в конечном итоге, приводят к дегенерации гаметофита [2–4]. Причиной полигамии являются мутации, затрагивающие ранние стадии мегагаметофитогенеза и нарушающие дифференциацию и поляризацию элементов зародышевого мешка.

Необычную поляризацию мы наблюдали более чем в половине недифференцированных зародышевых мешков у *Festuca valesiaca*,

*F.drymeja*, *Poa angustifolia*, а также у *Tripsacum dactyloides* (рис. 2). Присутствие ранних стадий в этом материале при однократной фиксации в условиях экспедиций обусловлено тем, что апомиктичным видам свойственна асинхронность развития женской генеративной сферы. Какие именно стадии будут представлены в том или ином материале, зависит от времени фиксации (начало, разгар или конец цветения). Поэтому не исключено, что аналогичные нарушения поляризации характерны и для других исследованных нами видов. Нетипичная поляризация ядер на ранних стадиях развития гаметофита должна приводить к изменению позиционной информации и, как следствие, к изменению направления дифференциации элементов зародышевого мешка.

Только в одной половой популяции *Bromopsis canadensis* мы столкнулись, судя по всему, с другим вариантом образования добавочных яйцеклеток. В 5% женских гаметофитов яйцевой аппарат костреча состоял из 7–8 клеток, среди которых были и яйцеклеткоподобные. Появление лишних клеток в яйцевом



Рис.1. Формирование яйцеклеткоподобных синергид в зародышевых мешках апомиктичных злаков: *a* – в одной из синергид с характерным нитчатым аппаратом размер и положение ядра такие же, как у яйцеклетки (*Poa macrocalyx*); *б* – формирование двух одинаковых яйцеклеток в зародышевом мешках *Festuca rubra*

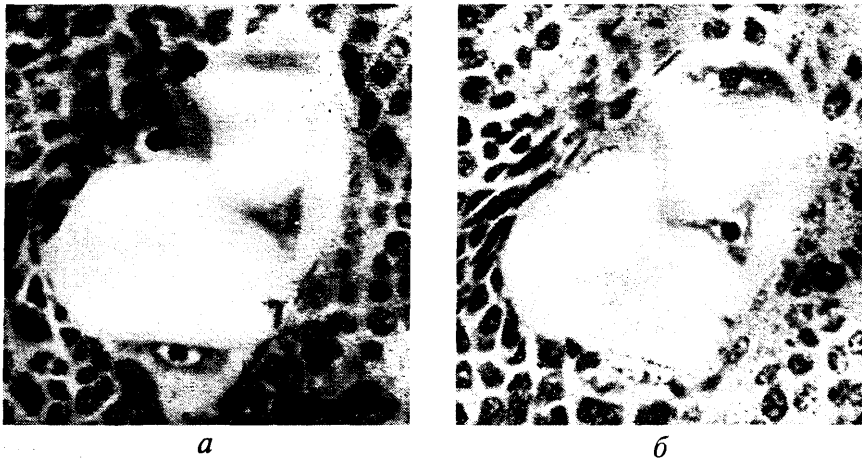


Рис.2. Четырехъядерный зародышевый мешок *Tripsacum dactyloides* с тетраполярным расположением ядер: *a, б* – два последовательных среза

аппарате костреца, возможно, обусловлено гаметофитной мутацией, вызывающей добавочные деления недифференцированных клеток яйцевого аппарата. Подобный эффект, например, имеет мутантный ген *ig* (неопределенный гаметофит) у кукурузы [5, 6]. У аналога линии Зародышевый маркер, содержащего в гомозиготном состоянии этот ген [7], от 64 до 98% зародышевых мешков имели аномальное строение. Чаще других встречались зародышевые мешки с дополнительными клетками в микропиларном и халазальном концах зародышевого мешка, а также с дополнительными полярными ядрами. Как видим, плеiotропный эффект гена *ig* вызывает аномалии,

аналогичные тем, которые наблюдаются в природных популяциях злаков. Однако в отличие от линии кукурузы, у которой партеногенетическое развитие дополнительных яйцеклеток приводило к полиэмбрионии, в популяции костреца эмбриологические предпосылки многозародышевости остались нереализованными. На более поздних стадиях развития женских гаметофитов нами не было обнаружено ни одного случая формирования нескольких зародышей в одном зародышевом мешке, что можно объяснить отсутствием склонности к партеногенезу.

Постоянство проявления полигамии у видов, склонных к апомиксису, наводит на мысль о том, что это явление не может быть



случайным отклонением от нормы и, следовательно, должно иметь какой-либо позитивный эффект. Прежде всего, формирование нескольких гамет создает эмбриологические предпосылки для полиэмбрионии (рис. 3). Они реализуются не всегда, и начало развитию зародыша может давать только одна из яйцеклеток и, в некоторых случаях, именно сформировавшаяся на месте синергиды (рис. 4). Развитие «синергидного» зародыша при интактной «основной» яйцеклетке было зарегистрировано нами у *Hierochloe glabra*, *Poa macrocalyx* и *Tripsacum dactyloides*. Возможно, формирование своего рода «запасных» яйцеклеток создает материал для отбора наиболее жизнеспособных гамет и страхует особей от производства aberrантного потомства в случае, если «основная» структура несет какие-либо генетические дефекты.

Высокая частота встречаемости и постоянство проявления полигаметии у апомиктических видов создает возможность использования ее в качестве диагностического признака при выявлении апомиксиса на эмбриологичес-



Рис.3. Два автономных зародыша в присутствии интактного ядра центральной клетки у *Poa macrocalyx*

ком уровне. Можно вполне определенно утверждать, что образование дополнительных яйцеклеток и яйцеклеткоподобных синергид — это признак, сопряженный с партеногенезом, и, следовательно, его можно использовать при отборе на апомиксис.



а



б

Рис.4. Последовательные срезы через зародышевый мешок *Tripsacum dactyloides*: а — с автономным «синергидным» зародышем; б — интактной яйцеклеткой и полярными ядрами

#### Библиографический список

1. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Полигаметия // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда РБО. Барнаул, 2003. Т.2. С.176—177.
2. Шишкинская Н.А., Бородько А.В. Об апомиксисе у овсяницы горной (*Festuca drymeja* Mert. et. Koch) // Докл. высш. шк. Биол. науки. 1987. №1. С. 84—89.
3. Голубовская И.Н. Генетический контроль поведения

хромосом в мейозе // Цитология и генетика мейоза. М., 1975. С. 312—338.

4. Kaul M.L.I., Murthy T.G.K. Mutant genes affecting higher plant meiosis // Teor. Appl. Genet. 1985. №70. P.449—466.
5. Kermicle J.L. Pleiotropic effects on seed development of the indeterminate gametophyte gene in maize // Amer. J. Bot. 1971. V.58, №1. P. 1—7.



6. *Lin B.-Y.* Structural modifications of the female gametophyte associated with the indeterminate gametophyte (*ig*) mutant in maize // *Can. J. Genet. Cytol.* 1978. V.20, №2. P. 249—257.

7. *Lin B.-Y.* Megagametophyte alterations associated with the indeterminate gametophyte (*ig*) mutant in

maize // *Rev. Brasil. Biol.* 1981. V.41, №3. P. 557—563.

8. *Еналеева Н.Х., Отъкало О.В., Тырнов В.С.* Фенотипическое проявление мутации *ig* в мегagamетофите кукурузы линии Зародышевый маркер // *Генетика.* 1998. Т. 34, № 2. С. 259—265.