

6. Квитко О.В., Муратова Е.Н. Кариологическая характеристика пихты сибирской в Средней Сибири // Цитология.— 2010.— Т.52, №2.— С. 161–167.

7. Коловский Р.А., Бучельников М.А. Биоиндикация в заповеднике “Столбы”: оценка и прогноз // Тр. Гос. заповедника “Столбы”.— Красноярск, 2001.— Вып.17.— С. 226–244.

8. Лихонос Т.А., Калашиник Н.А. Характеристика естественного мутагенеза хвойных видов на Южном Урале // Актуальные проблемы генетики: Матер. 2-й конф. МОГиС им. Н.И. Вавилова, 20–21 февр. 2003.— Москва, 2003.— С. 318.

9. Милютин Л.И. Лесные генетические ресурсы Северо-Восточной Азии // Лесные экосистемы северо-восточной Азии и их динамика: Матер. межд. конф.— Владивосток: Дальнаука, 2006.— С. 208–210.

10. Муратова Е.Н., Матвеева М.В. Кариологические особенности пихты сибирской в различных условиях произрастания // Экология.— 1996.— №2.— С. 96–102.

11. Седельникова Т.С., Пименов А.В. Хромосомные мутации в болотной и суходольной популяциях *Abies sibirica* Ledeb. // Цитология.— 2003.— Т.45, №5.— С. 515–520.

12. Шафикова Л.М., Калашиник Н.А. Хромосомная индикация загрязнения окружающей среды // Тр. межд. конф. по анатомии и морфологии растений, посв. 150-летию со дня рождения И.П. Бородина.— Санкт-Петербург, 1997.— С. 328.

Резюме

Проведено цитогенетическое исследование семенного потомства пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в различных экологических условиях. Установлены значения цитогенетических показателей, характерные для естественного уровня мутагенеза данного вида. Выявлено, что у потомства усыхающих деревьев пихты из высокогорья Западного Саяна частота хромосомных мутаций, патологических митозов и микроядер выше в 1,5–2,0 раза, что может являться результатом длительного воздействия экстремальных факторов, и отражает высокую степень нарушенности экосистем в данном регионе.

The cytogenetic study of *Abies sibirica* seed progeny in different ecological conditions was carried out. The cytogenetical characteristics of *Abies sibirica* at natural mutagenesis were determined. The chromosome and genome mutations, pathologies of mitotic cycle and cells with micronuclei were recorded with high frequency in decline fir stands of West Sayan High Mountains. The revealed irregularities might be result of long-term exposure of extreme environmental factors and they probably reflect of high level of forest ecosystems decline.

КИРИЛЛОВА И.М., КАШИН А.С.

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,
Россия, 410012 Саратов, ул. Астраханская, 83, E-mail: kashinas@sgu.ru

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ *ANTENNARIA DIOICA* (L.) GAERTN. НА ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

В роде *Antennaria* (Asteraceae), в том числе, и у *A. dioica* (L.) Gaertn., широко распространен автономный гаметофитный апомиксис в регулярной форме (Хохлов и др., 1978; Bayer, Stebbins, 1983; Bierzychudek, 1985; Carman,

1995, 1997). Данный вид широко распространен на территории европейской части России. В средней полосе во всех областях довольно обычен, хотя к югу и юго-востоку встречается реже (Маевский, 2006). По Саратовской области проходит юго-восточная граница его ареала. Исследовали особенности семенного размножения данного вида на юго-восточной границе ареала.

Материалы и методы

Исследования проводили в вегетационный период 2007–2009 гг. в Татищевском (окрестности с. Б.Ивановка), Базарно-Карабулакском (окрестности с. Алексеевка), Хвалынском (окрестности с. Апалиха) районах Саратовской области и в Кузнецком (окрестности с. Дворики) районе Пензенской области. Районы исследования указаны в последовательности, соответствующей их пространственному расположению в направлении с юга на север. Исследовали семенную продуктивность растений в популяциях при двух режимах цветения: свободном цветении и беспыльцевом режиме цветения. Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима до начала цветения соцветия с женскими цветками помещали под пергаментные изоляторы до полного созревания семян. Гаметофитный апомиксис диагностировали на основе сравнительных данных о семенной продуктивности растений при свободном опылении и беспыльцевом режиме.

Исследуемый материал подвергали дополнительному цитоэмбриологическому контролю. Структуру мегагаметофита и семязачатка исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием метода просветления семязачатков (Негг, 1971).

Результаты и обсуждение

Как видно из табл. 1, в 2007–2008 гг. при свободном цветении реальная семенная продуктивность растений в популяциях *A. dioica* Татищевского, Б.-Карабулакского районов достоверно не различалась и была достаточно высокой (40,3–48,5%). В популяции из Хвалынского района в 2008 г. реальная семенная продуктивность при свободном цветении достоверно не отличалась от таковой в двух вышеперечисленных районов, однако в 2007 г. была в 1,5 раза выше, чем в остальных исследованных в этот год популяциях (67,6±6,5%).

В 2009 г. в популяциях семенная продуктивность при свободном цветении была значительно ниже, чем в предыдущие годы. Так в популяции Татищевского района она была на уровне 18,4±0,7%, а в популяции Кузнецкого района Пензенской области – 4,1±0,5%. Вероятно низкая реальная семенная продуктивность *A. dioica* в 2009 г. связана с чрезвычайной аридностью климатических условий в июне — июле. Так для г. Саратова среднемесячная температура в этот год наблюдения в июне — июле была более чем на 2,5 °С выше среднепогодной, а количество выпавших осадков составило лишь 3/5 от нормы. При этом в предыдущие годы наблюдений в эти месяцы либо среднемесячная температура и количество выпавших осадков были близки к среднепогодным (2007 г.), либо при относительной близости среднеме-

Таблица 1

Семенная продуктивность в популяциях *Antennaria dioica* в 2007–2009 гг.

Область	Район исследования	Завязываемость семян (%) при	
		свободном цветении	беспыльцевом режиме цветения
Саратовская	2007 г.		
	Хвалынский	67,6±6,5	0
	Татищевский	47,4±6,3	0
	Б.-Карабулакский	48,5±6,4	0
	2008 г.		
	Хвалынский	42,7±6,9	0
	Татищевский	43,2±4,5	0
	Б.-Карабулакский	40,3±6,9	0
	2009 г.		
	Хвалынский*	—	0
	Татищевский	18,4±0,7	0
Б.-Карабулакский*	—	0	
Пензенская	Кузнецкий	4,1±0,5	0,7±0,1

Примечание: *исследована семенная продуктивность только при беспыльцевом режиме цветения.

сячной температуры к среднегодовой количеству осадков превышало норму более чем в 1,5–2,0 раза (2008 г.). На то, что именно климатические условия, а не какие-то локальные по проявлению факторы внешней среды, сказывались, прежде всего, на семенной продуктивности *A. dioica*, указывает тот факт, что в конкретный год наблюдений тенденция снижения или повышения реальной семенной продуктивности была во всех популяциях одинаковой, несмотря на значительные расстояния между исследуемыми популяциями. В пользу того, что климатические условия именно этих месяцев сказывались на семенной продуктивности растений вида, говорит тот факт, что на территории области и в прилегающих регионах растения *A. dioica* именно в июне — июле проходят фенофазы цветения, завязываемости и созревания семян.

Интересно, что ни в один из трех лет исследований ни в одной популяции *A. dioica* на территории Саратовской области не имела место завязываемость семян при беспыльцевом режиме цветения (табл. 1). Это указывает на то, что растения данного вида во всех без исключения исследованных ценопопуляциях, произрастающих на территории Саратовской области, не воспроизводятся путем гаметофитного апомиксиса.

Отличные от этих данных результаты получены при исследовании популяции *A. dioica*, произрастающей в Кузнецком районе Пензенской области на расстоянии 100 и более километров на север и северо-запад от исследованных популяций Саратовской области. В этой популяции семенная продуктивность при беспыльцевом режиме была относительно мала ($0,7 \pm 0,1\%$). Однако, учитывая низкую семенную продуктивность в данной популяции в этот год наблюдения при свободном режиме цветения ($4,1 \pm 0,5\%$), обоснованно говорить о том, что реальная частота завязываемости семян путем апомиксиса в ней значительно выше, чем семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения. Она равна процентному отношению завязываемости семян при цветении в условиях беспыльцевого режима к завязываемости семян при свободном режиме цветения, т.е. $17,1 \pm 0,5\%$.

Таким образом, исследование семенной продуктивности в популяциях *A. dioica* при различных режимах цветения показало, что растения данного вида в популяциях Саратовской области, т.е. на юго-восточной границе ареала вида, воспроизводятся семенным путем исключительно через амфимиксис, в то время как севернее, т.е. ближе к центральной части ареала, — через факультативный апомиксис.

Цитоэмбриологическое исследование женской генеративной сферы растений *A. dioica*, проведенное в 2009 г. в тех же популяциях вида, подтвердило результаты исследования семенной продуктивности при различных режимах цветения. А именно, у растений популяций из различных районов Саратовской области, семенная продуктивность которых при беспыльцевом режиме цветения равнялась нулю (популяции Хвалынского, Татищевского, Базарно-Карабулакского районов), цитоэмбриологических признаков апомиксиса обнаружено не было (табл. 2).

В то же время у растений популяции, произрастающей в Пензенской области, в которой по семенной продуктивности выявлена частота апомиксиса около 17%, были обнаружены цитоэмбриологические признаки гаметофитного апомиксиса, к числу которых относятся преждевременная эмбриония

Таблица 2

Результаты цитоэмбриологических исследований женской генеративной сферы растений популяций *Antennaria dioica* в 2009 г.

Район исследований	Доля семязачатков без признаков апомиксиса	Частота апомиксиса, %		
		всего	в том числе	
			преждевременная эмбриония	апоспория
Хвалынский	100	0	0	0
Татищевский	100	0	0	0
Б.-Карабулакский	100	0	0	0
Кузнецкий	$73,9 \pm 7,7$	$26,1 \pm 4,7$	$9,6 \pm 2,4$	$16,5 \pm 4,5$

(развитие зародыша без оплодотворения) и присутствие в семязачатке рядом с тетрадой мегаспор или эуспорическими зародышевыми мешками разных стадий формирования клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам. Частота апомиксиса, выявленная по цитоэмбриологическим признакам, у растений данной популяции была на уровне $26,1 \pm 4,7\%$ (табл. 2).

Клетки, подобные апоспорическим инициалам, формировались чаще всего ближе к антиподальной части эуспорического зародышевого мешка. Они в десятки раз превосходили размерами другие соматические клетки семязачатки, были близкими к сферической форме, имели крупное ядро, как правило, с одним крупным ядрышком. У части таких клеток, также как у одноядерных апоспоровых мешков, имелись две крупные вакуоли по полюсам и ядро — в центре. Среди соматических клеток семязачатки были зарегистрированы также клетки, морфология которых соответствовала двуядерным зародышевым мешкам. Они имели вытянутую форму, большие размеры и крупные ядра с большими ядрышками.

Известно, что начиная со стадии недифференцированного четырехядерного зародышевого мешка, апоспорические мешки, как правило, морфологически не отличаются от эуспорических. Остатки тетрады к этому времени чаще всего исчезают, а эуспорические зародышевые мешки элиминируют (Кашин, Шишкинская, 1999; Наумова, 2000). Поэтому установление апоспорической или эуспорической природы присутствующего в семязачатке зародышевого мешка на этих стадиях становится затруднительным. Исходя из этого, обоснованно полагать, что действительная частота апоспории у растений данной популяции выше обнаруженной по цитоэмбриологическим признакам, т.е. выше $9,6 \pm 2,4\%$, а значит и действительная частота апомиксиса в целом в популяции должна быть выше $26,1 \pm 4,7\%$.

Из литературы известно, что в роде *Antennaria*, в том числе, и у *A. dioica* широко распространен автономный гаметофитный апомиксис. Однако, как следует из полученных нами результатов, на территории Саратовской области растения вида размножаются только амфимиктично и/или вегетативно. Так как севернее Саратовской области, т.е. ближе к центру ареала, у растений *A. dioica* обнаружена способность к апомиксису, а в пределах области частота апомиксиса во всех популяциях равнялась нулю, указывает на то, что на юго-восточной границе ареала по причине аридности условий существования растения вида, в целом по ареалу характеризующаяся выраженностью апомиктичного пути воспроизводства, переходят на облигатно амфимиктичный путь формирования семян.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (Грант №08-04-00319).

Литература

1. *Абрамова Л.И.* Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зернах культурных растений. Л.: Наука, 1988.— 61 с.
2. *Кашин А.С., Шишкинская Н.А.* Апомиксис: Учебное пособие. Саратов, 1999.— 102 с.

3. *Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006.— 600 с.
4. *Наумова Т.Н.* Апоспория // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000.— С. 146–151.
5. *Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г.* Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978.— 224 с.
6. Хромосомные числа цветковых растений. 1969.— 926 с.
7. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Asteraceae — *Menyanthaceae*.— Л., 1990.— 509 с.
8. *Bayer R.J., Stebbins G.L.* Distribution of sexual and apomictic populations of *Antennaria parlinii* // *Evolution*. 1983. Vol. 37. P. 305–319.
9. *Bierzychudek P.* Patterns in plant parthenogenesis // *Experientia*. 1985. Vol. 41. P. 1255–1264.
10. *Carman J.G.* Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyploidy and polyembryony among their relatives // *Apomixis Newsletter*. 1995. №8.— P. 39–53.
11. *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.
12. *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.

Резюме

Показано, что растения *Antennaria dioica* на юго-восточной границе ареала вида, воспроизводятся семенным путем исключительно через амфимиксис, в то время как севернее, т.е. ближе к центральной части ареала,— через факультативный апомиксис.

It is shown, that *Antennaria dioica* plants from the south-east border of an aerial are reproduce by seeds through amphimixis while to the north, on territory, that lays closer to the central part of an aerial,— through facultative apomixes.

Було встановлено, що рослини *Antennaria dioica* північно-східної мережі видового ареалу розмножуються насінневим шляхом завдяки амфиміксісу, в той час як далі на північ, тобто ближче до центральної частини ареалу,— завдяки факультативному апоміксісу.

КИРПИЧЁВА И.В.

Луганский национальный аграрный университет,
Украина, 91008, г. Луганск, ЛНАУ,
e-mail: kirinopsis@rambler.ru

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЛИСТЬЕВ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

У растений дикого типа *Arabidopsis thaliana* розеточные и стеблевые листья простые. Имеется ряд генов (*ANGUSTIFOLIA1 (AN1)*, *ANGUSTIFOLIA3 (AN3)*, *ASYMMETRIC LEAVES1 (AS1)*, *ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2)*, *КОМПАКТА3 (CP3)* и др.) [1, 6, 7, 8, 10, 11, 12], изменяющих отношение