

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