

УДК 581.331

**СПЕЦИФИКА АДАПТАЦИИ СИСТЕМЫ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ
DESCHAMPSIA ANTARCTICA E. DESV.
К УСЛОВИЯМ ПРИБРЕЖНОЙ АНТАРКТИКИ**

© 2016 г. О. И. Юдакова¹, В. С. Тырнов¹, В. А. Кунах², И. А. Козерецкая³, И. Ю. Парникоза²

¹Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
410012 Саратов, ул. Астраханская, д. 83

²Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины
03680 Украина, Киев, ул. Заболотного, д. 150

³Киевский Национальный университет имени Тараса Шевченко
01033, Украина, Киев, ул. Владимирская, д. 64

E-mail: yudakova@info.sgu.ru

Поступила в редакцию 29.08.2015 г.

Окончательный вариант получен 25.11.2015 г.

Deschampsia antarctica E. Desv. – один из двух представителей покрытосеменных растений, который наряду с *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. сумел заселить свободные ото льда районы Морской и Прибрежной Антарктики. С целью выявления возможных адаптаций системы репродукции *D. antarctica* к неблагоприятным условиям среды был проведен сравнительный цитоэмбриологический анализ растений этого вида, произрастающих в районе Аргентинских островов (Прибрежная Антарктика), с растениями близкородственного вида *D. beringensis* Hult. с полуострова Камчатка (Россия). Установлено, что оба вида характеризуются половым способом репродукции, сходным размером пыльцевых зерен (25.5 ± 2.2 и 26.2 ± 1.9 мкм соответственно), одинаковыми особенностями строения зародышевых мешков, процессов эмбрио- и эндоспермогенеза. Межвидовые различия касались размера зрелых мегагаметофитов (326.8 ± 12.8 и 161.7 ± 10.4 мкм), степени дефектности пыльцы (86.1 ± 8.9 и $35.3 \pm 9.2\%$) и ее количества в пыльниках (140 ± 15.3 и 1578 ± 88.6). Обсуждаются возможные причины и значение этих различий. Каких-либо уникальных адаптаций системы репродукции, присущих исключительно *D. antarctica*, не обнаружено. Репродуктивная стратегия вида базируется на сочетании автогамии (и ее крайней формы клейстогамии) с образованием избыточного для данного способа опыления количества пыльцы.

Ключевые слова: *Deschampsia antarctica*, *Deschampsia beringensis*, пыльца, зародышевый мешок, способ репродукции, pollen-ovule-ratio, автогамия, аллогамия.

DOI: 10.7868/S0475145016030071

Deschampsia P. Beauv. – род многолетних травянистых растений семейства Poaceae, распространенных на всех континентах. Несмотря на отсутствие среди видов рода хозяйствственно-ценных злаков, он неизменно привлекает к себе внимание ученых разных областей биологии. Дело в том, что среди его представителей есть уникальный по своим адаптивным характеристикам вид *Deschampsia antarctica* E. Desv., способный выживать и размножаться в экстремальных условиях Антарктиды (Alberdi, Corcuera, 1991; Lewis Smith, 2003). Этот вид может использоваться как модельный объект для изучения механизмов адаптации к негативным факторам среды и как исходный материал для создания устойчивых к низким температурам и недостатку влаги сортов культур-

ных растений методами традиционной селекции или трансгенеза.

Важной составляющей адаптивного потенциала растений является эффективность системы репродукции. Считается, что успешному семенному размножению *D. antarctica* в Антарктическом регионе способствует ее переход на клейстогамию (Parodi, 1949; Skottsberg, 1954; Moore, 1970; Gielwanowska, 2005; Gielwanowska et al., 2005; Kravets, 2008; Szczuka et al., 2008; Gielwanowska et al., 2011; Domaciuk et al., 2013). Представители разных родов и видов покрытосеменных нередко прибегают к самоопылению в закрытых цветках, когда внешние условия не благоприятствуют цветению. По данным Калли и Клустер (Culley, Klooster, 2007) клейстогамия встречается у 693 видов 228 родов 50 семейств. У злаков около 5% всех ви-

дов семейства (321 вид 82 родов) содержит клейстогамные формы (Campbell et al., 1983). По сути, клейстогамия представляет собой одну из универсальных реакций репродуктивной системы в ответ на негативное воздействие внешней среды (Demyanova, 2009). Однако в Антарктике растения существуют на грани физиологических пределов выживания, им приходится расти на субстратах с недостаточным содержанием минеральных и органических веществ, при небольшом количестве осадков, противостоять низким температурам и интенсивному ультрафиолетовому излучению. Способна ли только клейстогамия в данных условиях обеспечить репродуктивный успех растений или существуют дополнительные,ственные исключительно *D. antarctica*, адаптации репродуктивной системы к неблагоприятным факторам среды? На этот вопрос до сих пор нет однозначного ответа. Несмотря на довольно длительные исследования, распространение в Антарктике всего лишь двух видов сосудистых растений – *D. antarctica* и *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. – все еще остается загадкой (Кугаченко et al., 2005; Parnikoza et al., 2011; Ozheredova et al., 2015). В ходе детальных физиологических, биохимических и молекулярно-генетических исследований пока не удалось установить специфических механизмов адаптации, присущих исключительно этим видам.

Определению путей адаптивной эволюции репродуктивной системы и выявлению возможных адаптивных особенностей организации эмбриологических структур может способствовать сравнительный цитоэмбриологический анализ *D. antarctica* с близкородственными видами, приспособленными к контрастным по сравнению с Антарктикой условиям среды. В этой работе приводятся результаты цитоэмбриологического исследования растений *D. antarctica*, произрастающих на Антарктическом полуострове, и близкородственного вида *D. beringensis* Hult. с полуострова Камчатка. Местообитания этих популяций особенно сильно отличаются по условиям увлажнения. В Прибрежной Антарктике сосудистые растения испытывают недостаток воды в доступной жидкой форме из-за низких температур в период вегетации и небольшого количества осадков. В год там выпадает преимущественно в виде снега около 350–500 мм осадков (World Wildlife Fund, Draggan, 2009). Камчатка, напротив, относится к зоне избыточного увлажнения с годовой нормой осадков около 1300 мм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом исследования послужили растения *D. antarctica*, собранные на мысе Перес Ан-

тарктического полуострова (район Аргентинских островов Прибрежной Антарктики, 65.404133° S 64.099867° W) в ходе 11-ой Украинской антарктической экспедиции в сезон 2006–2007 гг., и растения *D. beringensis*, собранные в 2009 г. экспедицией Саратовского государственного университета в окрестностях г. Елизово на полуострове Камчатка (53.189090° N 158.381350° E). Растения фиксировали ацетоалкоголем (3 : 1) в разгар цветения непосредственно на месте. Для изучения женских генеративных структур использовали модифицированный метод просветления растительных тканей (Herr, 1971). В отличие от авторской методики обезвоживание завязей проводили не ацетоном, а глицерином в течение 24–48 часов, после чего из завязей с помощью препаровальных микроригл выделяли семязачатки и переносили их в жидкость Герра (Юдакова и др., 2012). Просветленные семязачатки анализировали с помощью фазово-контрастного микроскопа AxioStar Plus (“C. Zeiss”, Германия). Всего была изучена структура около 300 завязей 15 растений *D. beringensis* и 80 завязей 10 растений *D. antarctica*.

Анализ структуры микрогаметофитов и fertильности пыльцы проводили с использованием метода ацето-карминовой окраски (Alexander, 1969). С каждого растения приготавливали по два препарата пыльцы. Пыльцевые зерна с признаками плазмолиза или полностью дегенерировавшие относили к стерильным и нежизнеспособным. Степень дефектности пыльцы (СДП) вычисляли как отношение количества стерильной пыльцы к общему количеству проанализированных пыльцевых зерен, выраженное в процентах (Куприянов, 1989).

Морфометрический анализ генеративных структур (пыльцевых зерен, зародышевых мешков и яйцеклеток) осуществляли на микроскопе AxioScop (“C. Zeiss”, Германия) с использованием модуля “Автоматическое измерение” программы визуализации изображения AxioVision (“C. Zeiss”, Германия). В двух цветках каждого растения подсчитывали количество пыльцевых зерен в пыльниках.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы STATISTICA.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенное исследование показало, что пыльцевые зерна растений *D. antarctica* и *D. beringensis* характеризовались типичным для злаков строением и практически одинаковым размером (25.5 ± 2.2 и 26.2 ± 1.9 мкм соответственно) (табл. 1, рис. 1а). В то же время изученные популяции значительно отличались друг от друга размером пыльников, количеством и качеством

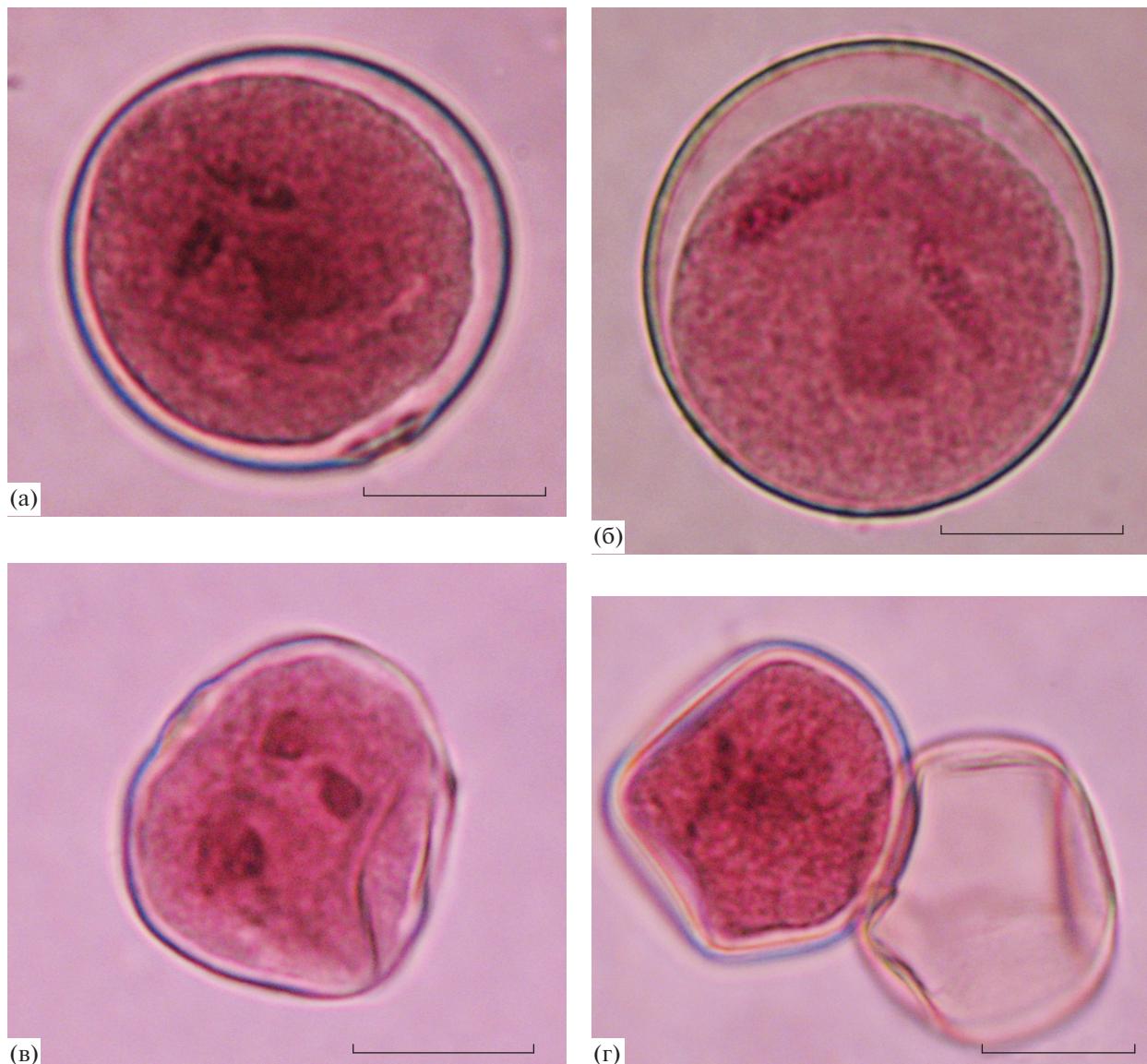


Рис. 1. Пыльцевые зерна *D. antarctica*: а – зрелые пыльцевые зерна нормального строения; б – пыльцевое зерно с признаками плазмолиза цитоплазмы; в – дегенерирующее пыльцевое зерно (цитоплазма вегетативной клетки уплотняется, оболочка пыльцевого зерна сморщивается); г – дегенерирующее и пустое пыльцевое зерно. Масштаб: 10 мкм.

пыльцы (табл. 1). У *D. beringensis* в одном пыльнике в среднем присутствовало 1578 ± 88.6 пыльцевых зерен, степень дефектности пыльцы растений варьировала от 25 до 45%. У *D. antarctica* длина пыльников была почти вчетверо меньше по сравнению с *D. beringensis*. В них формировалось лишь 140 ± 15.3 пыльцевых зерен. При этом стерильность пыльцы оказалась крайне высокой – 75–95% (рис. 1б–1г).

Кроме того, изученные виды различались энергетическими затратами растений на опыление. Показателем таких затрат является соотношение количества пыльцевых зерен к количеству семязачатков в цветке (*pollen-ovule ratio* – *P/O*). Энергетические за-

траты на опыление тем больше, чем более открытой является система, они возрастают в следующем порядке: клейстогамы (*P/O* 4.7–27.7) → облигатные автогамы (*P/O* 27.8–168.5) → факультативные автогамы (*P/O* 168.6–796.6) → факультативные аллогамы (*P/O* 796.6–5859.2) → облигатные аллогамы (*P/O* более 5859.2) (Cruden, 1977).

У *D. beringensis* показатель *P/O* составил 4734 ± 265.8 , что позволяет отнести его к факультативным аллогамам. У *D. antarctica* значение *P/O* = 420 ± 45.9 лежало в границах, характерных для факультативных автогамов.

Развитие мегагаметофитов у изученных растений *D. antarctica* и *D. beringensis* осуществлялось в

Таблица 1. Количественные параметры генеративных структур растений *D. antarctica* и *D. beringensis*

Количественный параметр	<i>D. antarctica</i>	<i>D. beringensis</i>
Средняя степень дефектности пыльцы, %	$86.1 \pm 8.9^*$	35.3 ± 9.2
Количество пыльцы в пыльниках	$140 \pm 15.3^*$	1578 ± 88.6
Соотношение количества пыльцы к количеству семязачатков (<i>P/O</i>)	$420 \pm 45.9^*$	4734 ± 265.8
Размер, мкм		
пыльников	$540.4 \pm 16.7^*$	2340.6 ± 20.7
пыльцевых зерен	25.5 ± 2.2	26.2 ± 1.9
незрелых (сформированных) яйцеклеток	32.3 ± 7.9	28.6 ± 4.2
зрелых яйцеклеток	52.8 ± 6.9	39.8 ± 6.7
незрелых (сформированных) зародышевых мешков	$179.6 \pm 16.8^*$	144.7 ± 8.3
зрелых зародышевых мешков	$326.8 \pm 12.8^*$	161.7 ± 10.4

Примечание: * межвидовые различия достоверны при уровне значимости $p \leq 0.01$.

Таблица 2. Структура семязачатков и семян исследованных растений

Вид	Количество семязачатков		Количество зрелых зародышевых мешков			Количество семян		
	всего	без зародышевого мешка, %	всего	нормального строения, %	с полярными ядрами, расположенными в халазальном районе, %	всего	нормального строения, %	пустых, %
<i>D. antarctica</i>	82	6.1	35	48.6	51.4	75	45.3	54.7
<i>D. beringensis</i>	300	0.0	158	100	0.0	65	96.9	3.1

соответствии с *Polygonum*-типов. Семиклеточные и восемьядерные зрелые зародышевые мешки содержали крупную яйцеклетку, две синергиды, центральную клетку с двумя полярными ядрами, несливающимися до оплодотворения, и антиподальный комплекс, состоящий из 3–5 больших одноядерных и многоядерных клеток (рис. 2а, 2б). Оба вида характеризовались практически одинаковым размером яйцеклеток, но отличались друг от друга длиной зародышевых мешков по микропилярно-халазальной оси (табл. 1). У *D. antarctica* они были крупнее, чем у *D. beringensis*, и различия эти усиливались по мере созревания мегагаметофитов (табл. 1, рис. 2б, 2в). В процессе созревания размеры зародышевых мешков растений *D. antarctica* увеличивались более чем на 80% от исходного за счет изменения размера центральной клетки. Она разрасталась в микропилярно-халазальном направлении, основной объем ее занимала крупная вакуоль. При этом антиподы сохраняли контакт с проводящим пучком семязачатка и в результате оказывались в средней области зародышевого мешка (рис. 2в, 2г).

У *D. antarctica* в 6.1% зрелых семязачатков отсутствовали зародышевые мешки, около 50% зрелых мегагаметофитов характеризовались нетипичным расположением полярных ядер (табл. 2). Они находились не рядом с яйцеклеткой, а за антиподами (рис. 2г). Перемещение полярных ядер в халазальный район зародышевого мешка наблюдалось у злаков при значительных задержках опыления (Шакина, Юдакова, 2007). Учитывая крайне низкое качество пыльцы у растений *D. antarctica*, задержка опыления и даже полное его отсутствие, представляется вполне вероятным. У растений, зафиксированных на более поздних стадиях развития, около половины завязей содержали остатки дегенерировавших семязачатков (табл. 2, рис. 2д), в остальных эмбрио- и эндоспермогенез осуществлялся типично для половых форм (рис. 2е).

У *D. beringensis* зародышевых мешков с признаками задержки оплодотворения не обнаружено (табл. 2). Постсинтетические процессы проходили без каких-либо отклонений от нормы.

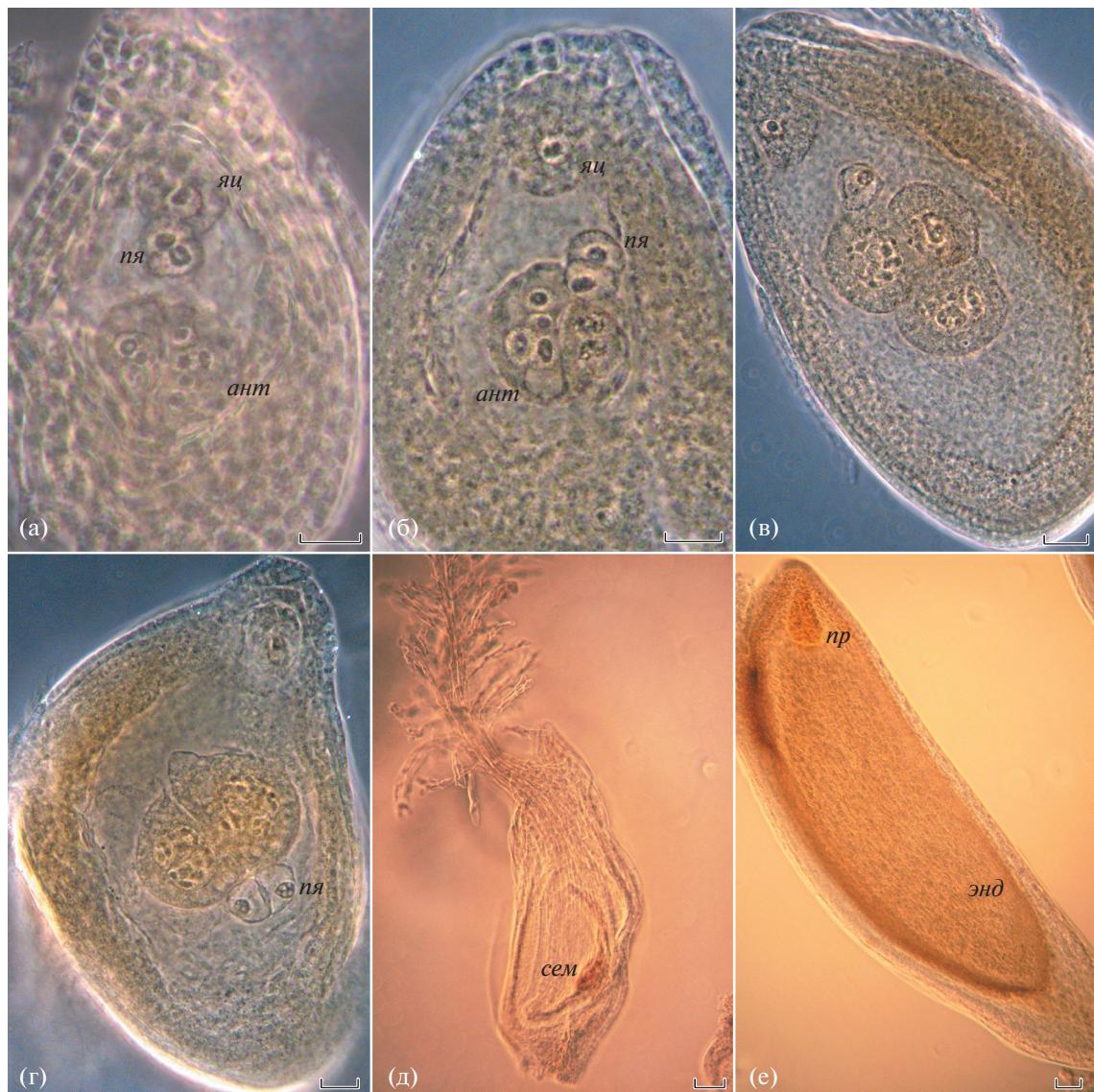


Рис. 2. Семязачатки: а – зрелый зародышевый мешок *D. beringensis* (я – яйцеклетка, пя – полярные ядра, ант – антиподы); б – сформированный зародышевый мешок *D. antarctica*; в – зрелый зародышевый мешок *D. antarctica*; г – зрелый зародышевый мешок с нетипично расположеными полярными ядрами (*D. antarctica*); д, е – завязи, выделенные из одного соцветия (*D. antarctica*); д – дегенерированная завязь с остатками семязачатка (сем); е – проэмбрио (пр) и клеточный эндосперм (энд). Масштаб: 10 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

В Антарктике дефицит воды, заморозки и сильные ветра во время цветения растений создают значительные препятствия для осуществления у них ключевых стадий половой репродукции – опыления и оплодотворения. Можно предположить, по меньшей мере, два направления адаптации системы семенного размножения к таким условиям: 1) исключение из цикла развития наиболее “уязвимых” стадий (опыления и оплодотворения) и переход на апомиксис; 2) сохранение амфимиксиса за счет выработки приспособлений, защищающих эмбриологические структуры

и/или процессы от действия неблагоприятных факторов, обеспечивающих надежность и устойчивость половой репродукции.

Для ранее изученных популяций *D. antarctica* был констатирован половой способ репродукции, обеспечиваемый клейстогамией (Parodi, 1949; Skottsberg, 1954; Moore, 1970; Gielwanowska, 2005; Gielwanowska et al., 2005; Kravets, 2008; Szczuka et al., 2008; Gielwanowska et al., 2011; Domaciuk et al., 2013). Однако разные популяции одного и того же вида могут характеризоваться разным способом семенного размножения. В большинстве случаев это обусловлено пloidно-

стью растений. Репродукция диплоидных форм, как правило, осуществляется половым путем, а полиплоидные могут переходить на апомиксис (Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992). Принимая во внимание неблагоприятные для половой репродукции условия местообитания антарктических популяций *D. antarctica* и показанную для растений некоторых из них анеуплоидию (Cardone et al., 2009) и миксоплоидию (Парникоза и др., 2006, 2013), в проведенном исследовании особое внимание мы уделяли анализу эмбриологических стадий и особенностей строения генеративных структур, которые прямо или косвенно могли бы указывать на апомиксис. Тем не менее, каких-либо цитоэмбриологических предпосылок апомиксиса у растений изученной популяции *D. antarctica* не обнаружено. Это дает основание предполагать, что стратегия адаптивной эволюции данного вида строилась на усиении устойчивости и надежности параметров полового способа репродукции. В результате такой эволюции могли сформироваться специфические эмбриологические особенности, отличающие *D. antarctica* от других близкородственных видов. Проведенный сравнительный анализ *D. antarctica* и *D. beringensis* показал практически полную идентичность их в отношении размера и морфологии пыльцевых зерен, структуры зародышевых мешков, особенностей реализации процессов эмбрио- и эндоспермогенеза. Различия касались только размера зрелых мегагаметофитов, качества пыльцы и ее количества в пыльниках (см. табл. 1).

Увеличение размеров зародышевых мешков в процессе их созревания у *D. antarctica*, судя по всему, является отражением функциональных изменений, приводящих к интенсивному накоплению воды в вакуолях центральной клетки. Этот процесс вполне может носить адаптивный характер, поскольку запас воды в зрелом зародышевом мешке повышает шансы успешного развития зародыша и эндосперма в условиях дефицита влаги в почве. У растений *D. beringensis*, произрастающих в сильно увлажненных местах, нет необходимости в большом запасе воды. Сформированные и зрелые зародышевые мешки у них незначительно отличались по размерам.

Лимитирующим фактором для растений Антарктики является не только недостаток влаги, но и низкая температура в период вегетации. При отрицательных температурах возникает опасность фазового перехода внутриклеточной воды в лед. Большинство морозоустойчивых растений решают эту проблему путем снижения содержания воды в клетках (Трунова, 2007). У ряда арктических злаков центральные клетки зародышевых мешков характеризуются небольшими размерами

и имеют густую цитоплазму (Кутлунина, Сарапульцев, 2003). У *D. antarctica*, напротив, в зрелых зародышевых мешках создается достаточно большой запас воды. Поддержанию жизнеспособности таких клеток при низкотемпературном режиме может способствовать присутствие в них белков, ингибирующих рост кристаллов льда. Показано, что у *D. antarctica* ген *IRIPs* (*recrystallisation inhibition proteins*), кодирующий данный белок, активируется воздействием температуры воздуха 5°C (John et al., 2009). Кроме того, в вакуолях клеток вегетативных органов растений *D. antarctica* обнаружено большое количество растворимых углеводов, в частности сахароза и рафиноза, которые, как полагают, играют роль криопротекторов (Zuniga et al., 1996; Piotrowicz-Cieslak et al., 2005). Причем содержание сахарозы у *D. antarctica* вдвое выше по сравнению с *D. beringensis* (Zuniga-Feest et al., 2003). Для ответа на вопрос, происходит ли у *D. antarctica* накопление антифризов непосредственно в мегагаметофитах, несомненно, требуется проведение дополнительных исследований.

Низкотемпературный режим во время цветения мог стать одной из причин более низкого качества пыльцы изученных растений *D. antarctica* по сравнению с растениями камчатской популяции *D. beringensis*. Большая степень дефектности пыльцы ранее была установлена нами также у растений *D. antarctica*, произрастающих на островах Галинdez (80.9%) и Король Георг (95.6%) (Юдакова и др., 2012).

Дегенерация пыльцы в ответ на низкотемпературный стресс свойственна не только теплолюбивым, но и холдоустойчивым растениям (Hedhly et al., 2008). Низкая температура во время цветения нарушает развитие тапетума пыльников (Oliver et al., 2005), процессы микроспоро- и микрогаметофитогенеза (Sataka, Hayase, 1970). Полагают, что чувствительность пыльцы к внешним воздействиям может способствовать повышению общего уровня адаптации растения к экстремальным условиям среды (Лях, 1995; Hedhly et al., 2008). Популяции, как правило, генетически гетерогенны по устойчивости к неблагоприятным факторам, и дегенерация пыльцевых зерен может быть отражением гаметофитной, или клеточной селекции, в результате которой происходит естественный отбор наиболее адаптированных к условиям среды генотипов (Mulcahy et al., 1996; Delph et al., 1997). Осуществление селекции на гаметофитном уровне в ответ на низкотемпературный стресс наглядно продемонстрировали эксперименты с культурными и дикими видами томатов (*Lycopersicon esculentum* Mill. и *L. hirsutum* Humb. and Bonpl.) (Zamir et al., 1981; Zamir, 1982). При опылении растений смесью пыльцы разных форм, характе-

ризующихся различной устойчивостью к температуре, отцовский вклад в потомство зависел от температуры, которая превалировала во время репродуктивного процесса. Позднее эффективность микрогаметофитного отбора была показана при создании сортов культурных растений, устойчивых к повышенной и пониженной температуре, засолению, гербицидам, фузариозу и др. (Кравченко и др., 1988; Ottaviano et al., 1990; Лях, Сорока, 1993, 2014; Кильчевский, Хотылева, 2012).

У *D. antarctica* низкое качество пыльцы сочеталось с достаточно высокой fertильностью зародышевых мешков. Только 6.1% зрелых семязачатков были стерильными, тогда как в пыльниках дегенерировало в среднем около 85% пыльцевых зерен. Разная степень повреждения генеративных структур свидетельствует о большей чувствительности к внешним воздействиям мужской генеративной сферы по сравнению с женской. Данная особенность не является прерогативой только *D. antarctica*. Результаты изучения температурного стресса у ряда возделываемых культур подтверждают, что одной из наиболее чувствительных репродуктивных стадий является развитие пыльцы (Zinn et al., 2010). Более сильная толерантность женских генеративных структур к холодовому стрессу по сравнению с мужскими генеративными структурами описана у *Oryza sativa* и *Zea mays* (Hayase et al., 1969; Dupuis, Dumas, 1990).

Разную чувствительность к стрессовым факторам мужской и женской генеративных сфер можно объяснить с позиций теории В.А. Геодакяна (1991, 2011), согласно которой на мужской и женский пол в эволюции возлагаются разные функции. Более устойчивый к внешним факторам женский пол передает потомству все многообразие генотипов популяции, а более чувствительный, и потому подвергающийся жесткому отбору, мужской пол передает потомству только те генотипы, которые наиболее соответствуют конкретным условиям среды. Это, с одной стороны, позволяет популяции сохранять генетическую гетерогенность и иметь возможность в будущем эволюционировать в разных направлениях, а, с другой стороны, адаптироваться к существующим в настоящий момент внешним условиям.

Вместе с тем, обеспечить процесс оплодотворения, и, следовательно, репродуктивный успех при массовой дегенерации пыльцевых зерен можно только посредством производства растениями избыточного количества пыльцы относительно количества семязачатков. Однако развитие большого количества пыльцевых зерен требует от растений столь же больших энергетических затрат. В условиях дефицита влаги, органических и минеральных веществ в субстрате для растений

Антарктики напротив более выгодным будет снижение энергетических затрат на опыление. Иными словами, растениям требуется, с одной стороны, избыток пыльцы, а, с другой стороны, экономия пластических и энергетических ресурсов.

У растений *D. antarctica*, произрастающих в более северном и благоприятном по своим условиям районе Прибрежной Антарктиды на острове Короля Георга (Gielwanowska et al., 2005, 2011), описано формирование двух типов цветков: клейстогамных и хазмогамных. В открытых хазмогамных цветках в каждом из четырех микроспорангиев пыльника развивалось по 40–52 пыльцевых зерна, в закрытых клейстогамных цветках – по 20–30 пыльцевых зерен (Gielwanowska et al., 2005, 2011). Исходя из этих данных, соотношение пыльцевых зерен и семязачатков как в открытых, так и в закрытых цветках типично для факультативных автогамов ($P/O = 480–624$ и $240–360$ соответственно) и превышает значение P/O , свойственное облигатным автогамам ($27.7–168.5$) (Cruden, 1977). Аналогичная ситуация наблюдалась и в изученной нами популяции *D. antarctica*, у которой $P/O = 420 \pm 45.9$.

Судя по всему, выше обозначенную дилемму (производство избытка пыльцы и экономия ресурсов) *D. antarctica* решает путем сочетания энергосберегающей автогамии (и ее крайней формы клейстогамии) с образованием избыточного для данного способа опыления количества пыльцы. Однако даже “перепроизводство” пыльцы не позволяет растениям *D. antarctica* в условиях Антарктики полностью реализовать свой репродуктивный потенциал. Практически в 50% проанализированных цветков мы не наблюдали завязывания семян. Дээм с коллегами (Day et al., 1999) было показано, что при использовании специальных фильтров, повышающих температуру воздуха на 1.3 и 2.3°C вокруг растений *D. antarctica*, произрастающих на Антарктическом полуострове, завязываемость семян у них увеличивалась на 15%. Повышение семенной продуктивности авторы связывают, прежде всего, с возможным улучшением качества пыльцы.

При более благоприятных условиях резерв пыльцы может не только способствовать увеличению семенной продуктивности, но и обеспечить вариабельность способов опыления. Как известно, многим цветковым растениям свойственна пластичность механизмов опыления (Первушина, 1970). В зависимости от конкретных условий существования в различных районах своего ареала одни и те же виды могут опыляться разными способами. Если у растений *D. antarctica* вся образующая пыльца сохранит свою жизнеспособность, ее количества вполне будет достаточно для обеспечения перекрестного опыления. Как показал проведенный анализ, микрогаметофиты *D. ant-*

arctica и аллогамного вида *D. beringensis* имеют одинаковый размер. Этот факт также можно рассматривать в качестве дополнительного аргумента в пользу сохранения у *D. antarctica* потенций к перекрестному опылению. Именно такой тип опыления следует ожидать у экземпляров этого вида с Огненной Земли, у которых мы наблюдали типичное для злаков развитие высокого цветоносного побега, в то время как у антарктической формы цветоносы, как правило, упрятаны в толще кутины. Растение с типичным цветоносом в районе Аргентинских островов за несколько лет постоянных наблюдений зарегистрировано лишь у единичного растения с острова Восьмерки в сезон 2013–2014 гг. (И.Ю. Парникоза, неопубликованные данные).

Выявленные эмбриологические особенности *D. antarctica* позволяют констатировать, что обеспечение устойчивости и надежности полового способа репродукции у этого вида основывается на универсальных для всех живых систем принципах: резервирование (избыточность) структур и поливариантность процессов (Чиркова, 2002). Эмбриологические признаки относятся к числу наиболее стабильных и наименее изменяющихся в процессе эволюции. Скорее всего, именно это является основной причиной не только сходства эмбриологии близкородственных видов *D. antarctica* и *D. beringensis*, но и того, что адаптация системы семенного размножения растений *D. antarctica* происходит, в основном, за счет изменения более лабильного признака – способа опыления.

По мере освоения территорий у растений первых стадий экологической сукцессии происходит изменение системы скрещивания от облигатной автогамии до облигатной аллогамии (Грант, 1984). Автогамы обладают ограниченной рекомбинационной системой, направленной на воспроизведение существующих в популяции генотипов и сводящей к минимуму появление новых рекомбинантов (Грант, 1984). С этих позиций в неблагоприятных условиях автогамия более выгодна для *D. antarctica*, чем аллогамия, поскольку обеспечивает сохранение адаптированных генотипов. При изменении условий обитания факультативность автогамии может способствовать увеличению генотипической изменчивости популяции за счет рекомбинаций.

Во второй половине XX века вследствие регионального потепления температура в Прибрежной Антарктике возросла примерно на 2,6°C. Это привело к значительному расширению ареала *D. antarctica* в ряде ее районов (Fowbert, Lewis Smith, 1994; Smith et al., 1996; Gerighausen et al., 2003; Convey, Smith, 2006; Александров и др., 2012; Александров, 2013). В то же время в исследу-

емом регионе Аргентинских островов в последнее время тренда к увеличению количества популяций и численности растений в них не наблюдается (Parnikoza et al., 2009). Данная ситуация порождает необходимость дальнейших мониторинговых исследований. При условии сохранения тенденции к потеплению климата вполне можно ожидать дальнейшей экспансии этого вида в антарктическом регионе, поскольку увеличение температуры может способствовать более полной реализации репродуктивного потенциала растений и увеличению их семенной продуктивности.

Выражаем благодарность Национальному Антарктическому центру Государственного агентства по науке, инновациям и информатизации Украины, а также зимовщику к.б.н. И. Дикому за помочь в проведении этого исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров В.Я. Особенности климатических изменений в регионе Антарктического полуострова в связи с крупномасштабными процессами в атмосфере южной полярной области и мировом океане: Автoref. дис. ... канд. геогр. наук. СПб., 2013. 19 с.
- Александров В.Я., Андреев В.П., Курбатова Л.Е. Увеличение площади расселения злака *Deschampsia antarctica* в окрестностях российской антарктической станции Беллинсгаузен (о-ва Кинг-Джордж и Нельсон, Южные Шетландские о-ва) в связи с общим потеплением климата в регионе // Проблемы Арктики и Антарктики. 2012. Т. 92. № 2. С. 71–83.
- Геодакян В.А. Эволюционная теория пола // Природа. 1991. № 5. С. 60–69.
- Геодакян В.А. Два пола. Зачем и почему? Эволюционная теория пола. М., 2011. 230 с.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Генетические основы селекции растений: в 4 т. Т. 3. Биотехнология в селекции растений. Клеточная инженерия. Минск: Белорус. Навука, 2012. 489 с.
- Кравченко А.Н., Лях В.А., Тодераши Л.Г. и др. Методы гаметной в зиготной селекции томатов. Кишинев: ШТИИНЦА, 1988. 152 с.
- Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения и популяциях цветковых растений. Саратов: изд-во Сарат. ун-та, 1989. С. 87–94.
- Кутлунина Н.А., Сарапульцев И.Е. Система размножения арктических вивипарных видов *Poa* (Poaceae) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 3. С. 64.
- Лях В.А. Микрогаметофитный отбор и его роль в эволюции покрытосеменных растений // Цитология и генетика. 1995. Т. 29. № 6. С. 76–82.
- Лях В.А., Сорока А.И. Эффективность микрогаметофитного отбора на устойчивость кукурузы к температурному фактору // Сельхоз. биол. 1993. № 3. С. 38–44.

- Лях В.А., Сорока А.И. Пыльцевой отбор как способ интенсификации селекции масличных культур // Науково-технічний бюллетень Інституту олійних культур НААН. 2014. № 20. С. 72–80.*
- Парникоза И.Ю., Козерецкая И.А., Андреев М.П. и др. Deschampsia antarctica Desv. в Прибрежной Антарктике: видовая уникальность или долговременные адаптивные стратегии? // Укр. ботан. журн. 2013. Т. 70. № 5. С. 614–623.*
- Парникоза И.Ю., Козерецкая И.А., Милюта Н.Ю. и др. Экологическая обусловленность межпопуляционной гетерогенности Deschampsia antarctica Desv. Прибрежной Антарктики // Сб. тез. науч. конф. “Россия в Антарктике”, 12–14 апреля 2006 г. СПб., 2006. С. 124–125.*
- Первухина Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 168 с.*
- Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с.*
- Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: СПбГУ, 2002. 244 с.*
- Шакина Т.Н., Юдакова О.И. Развитие зародыша и эндосперма в отсутствии опыления у Poa pratensis L. // II Междунар. школа молодых ученых “Эмбриология, генетика и биотехнология”, 3–8 декабря 2007 г.: Тез. докл. Уфа: изд-во УПГУ, 2007. С. 123–124.*
- Юдакова О.И., Гуторова О.В., Беляченко Ю.А. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений: Учеб.-метод. пособие. Саратов: изд-во Сарат. ун-та, 2012. 38 с.*
- Юдакова О.И., Шакина Т.Н., Тырнов В.С. и др. Качество пыльцы и особенности микрогаметофора у антарктических популяций Deschampsia antarctica E. Desv. // Бюлл. бот. сада Сарат. ун-та. 2012. Вып. 10. С. 203–207.*
- Alexander M.P. Differential staining of aborted and non-aborted pollen // Stain Technol. 1969. № 44. P. 117–122.*
- Alberdi M., Corcuera L.J. Cold acclimation in plants // Phytochemistry. 1991. № 30. P. 3177–3184.*
- Asker S.E., Jerling L. Apomixis in Plants. Florida: CRC Press, Boca Raton, 1992. 298 p.*
- Campbell C.S., Quinn J.A., Cheeplick G.P. et al. Cleistogamy in grasses // Annual. Rev. Ecol. Syst. 1983. V. 14. P. 411–441.*
- Cardone S., Sawatani P., Rush P. Karyological studies in Deschampsia antarctica Desv. (Poaceae) // Polar Biol. 2009. V. 32. № 3. P. 427–433.*
- Convey P., Smith R.I.L. Responses of terrestrial Antarctic ecosystems to climate change // Plant Ecol. 2006. V. 182. P. 1–10.*
- Cruden R.W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. 1977. V. 31. P. 32–46.*
- Culley T.M., Klooster M.R. The cleistogamous breeding system: a review of its frequency, evolution, and ecology in Angiosperms // The Bot. Rev. 2007. V. 73. № 1. P. 1–30.*
- Day T.A., Ruhland C.T., Grobe C.W. et al. Growth and reproduction of Antarctic vascular plants in response to warming and UV radiations in the field // Oecologia. 1999. № 119. P. 24–35.*
- Domaciuk M., Szczuka E., Gielwanowska I. et al. Structure of Deschampsia antarctica Desv. anther and pollen grain under the confocal microscope // Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska (Lublin-Polonia). 2013. V. LXVIII. № 2. P. 7–14.*
- Delph L.F., Johannsson M.H., Stephenson A.G. How environmental factors affect pollen performance: ecological and evolutionary perspectives // Ecology. 1997. № 78. P. 1632–1639.*
- Demyanova E.I. Cleistogamy // Embryology of Flowering plants: Terminology and Concepts. Reproductive systems / Ed. Batygyna T.B. N.Y., USA: Science Publishers, 2009. P. 60–62.*
- Dupuis I., Dumas C. Influence of temperature stress on in vitro fertilization and heat-shock protein-synthesis in maize (*Zea mays* L.) reproductive tissues // Plant Physiology. 1990. V. 94. P. 665–670.*
- Fowbert J.A., Lewis Smith R.I. Rapid population increases in native vascular plants in the Argentine Islands, Antarctic Peninsula // Arctic and Alpine Research. 1994. V. 26. № 3. P. 290–296.*
- Gerighausen U.T.A., Brautinam K., Mustafa O. et al. Expansion of vascular plants on an Antarctic island – a consequence of climate change? // Antarctic Biology in Global Context. Backhuys, Netherlands, 2003. P. 79–83.*
- Gielwanowska I. Specyfika rozwoju antarktycznych roślin naczyniowych *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl i *Deschampsia antarctica* Desv. // Rozprawa habilitacyjna. Olsztyn, 2005. 174 s.*
- Gielwanowska I., Bochenek A., Loro P. Biology of generative reproduction of *Deschampsia antarctica* // Biology of Crasses / Ed. Frey L.W. Krakow: Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Science, 2005. P. 181–195.*
- Gielwanowska I., Pastorczyk M., Kellmann-Sopyla W. Influence of environmental changes on physiology and development of polar vascular plants // Papers on Global Change. 2011. № 18. P. 53–62.*
- Hayase H., Satake T., Nishiyama I. et al. Male sterility caused by cooling treatment at the meiotic stage in rice plants. II. The most sensitive stage to cooling and the fertilizing ability of pistils // Proc. of the Crop Science Society of Japan. 1969. V. 38. P. 706–711.*
- Hedhly A., Hormaza J.I., Herrero M. Global warming and sexual plant reproduction // Trends in Plant Science. 2008. V. 14. № 1. P. 30–36.*
- Herr J.J.M. A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. V. 20. № 8. P. 785–790.*
- John U.P., Polotnianka R.M., Sivakumaran K.A. et al. Ice recrystallization inhibition proteins (IRIPs) and freeze tolerance in the cryophilic Antarctic hair grass *Deschampsia antarctica* E. Desv. // Plant Cell Environ. 2009. V. 32. № 4. P. 336–348.*
- Kravets E. The peculiarity of adaptation features to environmental condition in reproductive system of *Colobanthus**

- quitensis* and *Deschampsia antarctica* // Ukraine in Antarctica National Priorities and Global Integration. Inter. Antarctic conf. Abstracts. Kyiv, Ukraine, 2008. P. 32.
- Kyryachenko S.S., Kozeretska I.A., Rakusa-Suszczewski S.* The genetic and molecular biological enigma of *Deschampsia antarctica* in Antarctica // Cytol. Genet. 2005. V. 39. № 4. P. 75–80.
- Lewis Smith R.I.* The enigma of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* in Antarctica // Antarctic Biology in a Global Context / Eds. Huickes A.H.I., Gieskes W.W.C., Schorno R.L.M. et al. Leiden: Backham Publishers, 2003. P. 234–239.
- Moore D.M.* Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv. II. Taxonomy, distribution and relationships // Br. Antarct. Surv. Bull. 1970. V. 23. P. 63–80.
- Mulcahy D.L., Sari-Gorla M., Mulcahy G.B.* Pollen selection – past, present and future // Sex Plant Reprod. 1996. № 9. P. 353–456.
- Nogler G.A.* Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms / Ed. Johri B.M. Berlin: Springer, 1984. P. 475–518.
- Oliver S.N., van Dongen J.T., Alfred S.C.* Cold-induced repression of the rice anther-specific cell wall invertase gene *OSINV4* in correlated with sucrose accumulation and pollen sterility // Plant, Cell and Environment. 2005. № 28. P. 1534–1551.
- Ottaviano E., Sari Gorla M., Mulcahy D.L.* Pollen selection: efficiency and monitoring // Isozymes: Structure, Function and Use in Biology and Medicine. Wiley-Liss, Inc., 1990. P. 577–588.
- Ozheredova I.P., Parnikoza I.Y., Poronnik O.O. et al.* The mechanisms of Antarctic vascular plants adaptation to abiotic environmental factors // Cytol. Genet. 2015. V. 49. № 2. P. 72–79.
- Parnikoza I., Kozeretska I., Kunakh V.* Vascular plants of the maritime antarctic: origin and adaptation // American Journal of Plant Sciences. 2011. № 2. P. 381–395.
- Parnikoza I., Convey P., Dykyy I. et al.* Current status of the Antarctic herb tundra formation in the Central Argentine Islands // Global Change Biology. 2009. № 15. P. 1685–1693.
- Parodi L.R.* Las Gramineas sudamericanas del genero *Deschampsia* // Darwiniana. 1949. V. 8. № 4. P. 415–475.
- Piotrowicz-Cieslak A.I., Gielwanowska I., Bochenek A. et al.* Occurrence of carbohydrates in *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2005. V. 73. № 3. P. 209–217.
- Satake T., Hayase H.* Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. V. Estimation of pollen developmental stage and most sensitive stage to coolness // Proc. of the Crop Science Society of Japan. 1970. V. 39. P. 468–473.
- Skottsberg G.* Antarctic flowering plants // Botanisk Svensk Tidsskrift. 1954. V. 51. P. 330–338.
- Smith R.C., Stammerjohn S.E., Baker K.S.* Surface air temperature variations in the western Antarctic Peninsula region // Foundations for Ecological Research West of Antarctic Peninsula (Antarctic Research Series. V. 70) / Eds. Ross R.M., Hofman E.E., Guettin L.B. Washington: American Geophysical Union, 1996. P. 105–121.
- Szczuka E., Gielwanowska I., Pidek I.A. et al.* Pollen of Antarctic plants *Colobanthus guitensis* and *Deschampsia antarctica* and its representation in moss polsters // Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska. Lublin, Polonia, 2008. V. LXIII. № 1/4. P. 63–70.
- World Wildlife Fund, Draggan S.* Antarctic Peninsula // Encyclopedia of Earth / Ed. Cleveland C.J. Washington: National Council for Science and the Environment, 2009.
- Zamir D.* Low temperature effect on selective fertilization by pollen mixtures of wild and cultivated tomato species // Teor. Appl. Genet. 1981. № 59. P. 235–238.
- Zamir D.* Haploid selection for low temperature tolerance of tomato pollen // Genetics. 1982. V. 101. P. 129–137.
- Zinn K.E., Tunc-Ozdemir M., Harper J.F.* Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links // J. of Exp. Bot. 2010. V. 61. № 7. P. 1959–1968.
- Zuniga G.E., Alberdi M., Corcuera L.J.* Non-structural carbohydrates in *Deschampsia antarctica* Desv. from South Shetland Island, Maritime Antarctic // Environmental and Experimental Botany. 1996. V. 36. P. 393–398.
- Zuniga-Feest A., Inostroza P., Vega M. et al.* Sugars and enzyme activity in the grass *Deschampsia antarctica* // Antarctic Science. 2003. V. 15. № 4. P. 483–491.

Adaptation of the Seed Reproduction System to Conditions of Maritime Antarctic in *Deschampsia antarctica* E. Desv.

O. I. Yudakova^a, V. S. Tyrnov^a, V. A. Kunakh^b, I. A. Kozeretskaya^c, and I. Yu. Parnikoza^b

^a*Saratov State University by N.G. Chernyshevsky, 410012, Saratov, Astrahanskaya str., 83*

^b*Institute of Molecular Biology and Genetics NAS of Ukraine, 03680, Ukraine, Kyiv, Zabolotnogo str., 150*

^c*Kyiv, National Taras Shevchenko University, 01033, Ukraine, Kyiv, Volodymirska str., 64*

e-mail: yudakova@info.sgu.ru

Received August 29, 2015; in final form, November 25, 2015

Deschampsia antarctica E. Desv. is one of the two flowering plants, which along with *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl., was able to settle the ice-free areas of Antarctica. In order to identify the possible adaptations of the *D. antarctica* reproductive system to adverse environmental conditions was conducted comparative cy-

toembryological analysis plants of this species growing on the Antarctic Peninsula, with plants of the closely related species *D. beringensis* Hult. from the Kamchatka Peninsula. It is found that both species are characterized by sexual mode of reproduction, equal size of pollen grains (25.5 ± 2.2 and 26.2 ± 1.9 μm , comprehensive), same features of the embryo sac structure, embryo- and endospermogenesis. Interspecies differences have been found in mature embryo sac size (326.8 ± 12.8 and 161.7 ± 10.4 μm), pollen sterility percentage (86.1 ± 8.9 and $35.3 \pm 9.2\%$) and quantity of pollen in the anthers (140 ± 15.3 and 1578 ± 88.6). Possible causes and significance of these differences are discussed. It is not found any unique adaptations of seed reproduction system that are inherent exclusively *D. antarctica*. The *D. antarctica* reproduction strategy is based on the combination of autogamy (and its extreme form cleistogamy) with production of excess pollen quantity for its mode of pollination.

Keywords: *Deschampsia antarctica*, *Deschampsia beringensis*, pollen, embryo sac, mode of reproduction, pollen-ovule-ratio, autogamy, allogamy