

УДК 581.3+631.52

АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА У АПОМИКТИЧНЫХ ФОРМ МЯТЛИКОВ

© 2009 г. О. И. Юдакова

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

E-mail: yudakovaoi@info.sgu.ru

Поступила в редакцию 23.04.08 г.
Окончательный вариант получен 26.09.08 г.

Изучена структура женских гаметофитов на разных стадиях развития у апомиктичных форм мятликов (*Poa badensis* Haenke, *P. chaixii* Vill. и *P. pratensis* L.). Описан спектр аномалий строения недифференцированных и зрелых зародышевых мешков. Обсуждаются возможные механизмы их возникновения, а также рассматривается схема линейного расположения зон дифференциации в зародышевом мешке.

Ключевые слова: мегагаметофитогенез, мегагаметофит, гаметофитные аномалии, апомиксис, мятлики.

Аномалии развития привлекают особое внимание эмбриологов, поскольку их изучение нередко способствует пониманию механизмов процессов, происходящих в ходе онтогенеза. В этой связи особый интерес могут представлять апомиктичные формы покрытосеменных растений, так как развитие их репродуктивных структур часто сопровождается различными нарушениями (Шишкинская и др., 2004). Несмотря на то что эта особенность отмечалась многими авторами (Хохлов и др., 1978; Ноглер, 1990), гаметофитные аномалии обычно рассматривали как случайные и несущественные отклонения от нормы. Между тем сравнительный анализ уровня гаметофитной изменчивости апомиктичных и половых видов злаков указывает на закономерный характер проявления аномалий у апомиктов (Шишкинская и др., 2004; Юдакова, Шишкинская, 2008). В отличие от половых видов, у которых изменчивость структуры зародышевого мешка ограничивается в основном образованием яйцеклеткоподобных синергид, для апомиктов характерна не только высокая частота, но и широкий спектр гаметофитных аномалий. Наряду с формированием яйцеклеткоподобных синергид и антипод у апомиктичных злаков встречаются зародышевые мешки с дополнительными полярными ядрами, недифференцированным яйцевым аппаратом, нетипичным расположением элементов, а также с отсутствующими синергидами или полярными ядрами и антиподами и др. В ряде апомиктичных популяций (*Festuca drimeja* Mert. et Koch, *F. djimilensis* Boiss. et Bal., *F. rubra* L., *F. sulcata* (Hack.) Nym., *Poa angustifolia* L.) отмечено количественное доминирование зародышевых мешков с атипичной

структурой над мегагаметофитами нормального строения (Шишкинская и др., 2004). Однако вопросы, касающиеся причин и механизмов развития гаметофитных аномалий, до сих пор остаются открытыми. Их разрешению могут способствовать результаты проведенного нами сравнительного анализа аномальных зародышевых мешков на разных стадиях мегагаметофитогенеза у трех апомиктичных видов *Poa* L.

Выбор мятликов в качестве объекта исследования обусловлен, прежде всего, тем, что род *Poa* является одним из наиболее изученных в отношении апомиксиса. У него описаны разные формы апомиксиса (Кордюм, 1970; Мирошниченко, 1970, 1978; Кутлунина, 1999, 2001; Шишкинская, Юдакова, 2001; Muntzing, 1965; Kellogg, 1987; Batygina, 1991; Naumova et al., 1993), исследована структура женского гаметофита и процессы эмбрио- и эндоспермогенеза (Жиров, 1966; Кордюм, 1970; Батыгина, Маметьева, 1979; Батыгина, Фрейберг, 1979). Кроме того, в настоящее время мятлики используются в качестве модели для изучения генетического контроля апомиксиса на молекулярно-генетическом уровне (Albertini et al., 2002, 2004).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования послужили выборки 10 растений видообразцов *Poa badensis* Haenke, *P. chaixii* Vill. и *P. pratensis* L. из коллекции Ботанического сада Саратовского госуниверситета. Фиксацию соцветий проводили ацетоалкоголем (3 : 1) темпорально на ранних стадиях развития женской генеративной сферы и в разгар цветения.

Мегагаметофитогенез и структуру зрелых зародышевых мешков изучали на препаратах, приготовленных с использованием методов просветления завязей (Нерг, 1971) и выделения целых мегагаметофитов с помощью ферментативной мацерации и последующей диссекции семязачатков (Куприянов, 1978).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видообразцы *P. chaixii* и *P. pratensis* характеризовались апоспорицей типа Hieracium, при которой редуцированный зародышевый мешок развивается из соматической клетки нуцеллуса в результате трех митотических делений. Формирования редуцированных эуспорических мегагаметофитов в большинстве случаев не происходило, так как все четыре клетки тетрады мегаспор дегенерировали. Единичные семязачатки одновременно содержали и апоспорический, и эуспорический зародышевый мешок.

У *Poa badensis* редуцированные мегагаметофиты развивались из халазальной клетки диады мегаспор, т.е. имела место диплоспория типа Taraxacum.

У изученных мятликов гаметофитогенез как редуцированных, так и нередуцированных зародышевых мешков включал три последовательных деления. Недифференцированные гаметофиты на стадиях 2, 4 и 8 ядер были биполярными, с крупной центральной вакуолью. Зрелые зародышевые мешки имели трехклеточный яйцевой аппарат, двухъядерную центральную клетку и комплекс крупных одноядерных антипод. У всех видообразцов на разных стадиях развития встречались мегагаметофиты аномального строения. В недифференцированных зародышевых мешках наблюдали изменение локализации, а также числа и морфологии ядер (рис. 1). Наряду с биполярными зародышевыми мешками встречались: 1) аполярные с центральным расположением ядер; 2) униполярные, ядра которых были сосредоточены на одном конце клетки; 3) полиполярные с локализацией ядер на трех или четырех полюсах. Все перечисленные типы гаметофитов могли содержать как обычное для ценоцитных стадий количество ядер – два, четыре, восемь, так и нетипичное – три, пять, шесть, семь.

Женские гаметофиты с аномальным количеством ядер (рис. 2) формировались либо вследствие десинхронизации митозов, либо в результате выпадения делений отдельных ядер из цикла развития. Недостаток ядер приводил в дальнейшем к отсутствию какого-либо элемента в зрелом зародышевом мешке (рис. 2, а). Чаще всего встречались мегагаметофиты без антипод (рис. 2, б), поскольку именно в халазальном районе наблюдалась нехватка или полное отсутствие ядер (рис. 1, в, г). Ценоцитные четырех- и пятиядерные униполярные за-

родышевые мешки, все ядра которых располагались в микропилярном районе, были зарегистрированы у *Poa badensis*, *P. chaixii* и *P. pratensis* с частотой 0,4, 1,9 и 3,9% соответственно (таблица). В зрелых цветках практически с той же частотой встречались гаметофиты без антипод (0,5, 1,6 и 2,2%).

В некоторых вышестоящих таксонах злаков, например в трибах Andropogoneae и Paniceae, у апомиктичных видов апоспорический зародышевый мешок всегда образуется в результате двух митотических делений (Warmke, 1954; Brown, Emery, 1958; Hutchinson, Bashaw, 1964; Muniyamma, 1978). В недифференцированных мегагаметофитах ядра располагаются только в микропилярном районе, а зрелые зародышевые мешки содержат либо трехклеточный яйцевой аппарат и одно полярное ядро, либо яйцеклетку, синергиду и два полярных ядра. Учитывая данный факт, можно предположить, что формирование у мятликов редуцированных зародышевых мешков с уменьшенным числом элементов есть проявление эволюционной тенденции к редукции гаметофита (Хохлов, 1970).

И все же в большинстве случаев у изученных видообразцов в аномальных ценоцитных зародышевых мешках изменялась лишь локализация ядер, тогда как их число соответствовало норме. На наш взгляд, наиболее вероятной причиной нарушения поляризации женских гаметофитов может быть начало очередного деления до завершения перестройки цитоскелета и вакуолизации, так как именно цитоскелет определяет ориентацию ахроматиновых веретен.

В ходе дифференциации элементов зародышевого мешка выделяют три критических стадии (Батыгина, Васильева, 2002; Батыгина, Виноградова, 2007).

1. Заложение фрагмопластов и образование единой гетерогенной гаметофитной ткани в восьмиядерном зародышевом мешке.
2. Начало изоляции клеток и выделение трех функционально различных типов тканей – яйцевого аппарата, антиподального комплекса и центральной клетки (инициали эндосперма).
3. Окончание изоляции и образование клеток яйцевого аппарата и антиподального комплекса, в результате чего образуется сформированный зародышевый мешок.

Только безошибочное осуществление этих стадий гарантирует формирование зародышевого мешка нормального строения. Однако нарушение поляризации в ходе мегагаметофитогенеза может привести к попаданию ядра в ценоцитном зародышевом мешке в нехарактерную для него зону. Изменение позиционной информации в свою очередь делает возможным трансдетерминацию, т.е. переопределение направления разви-

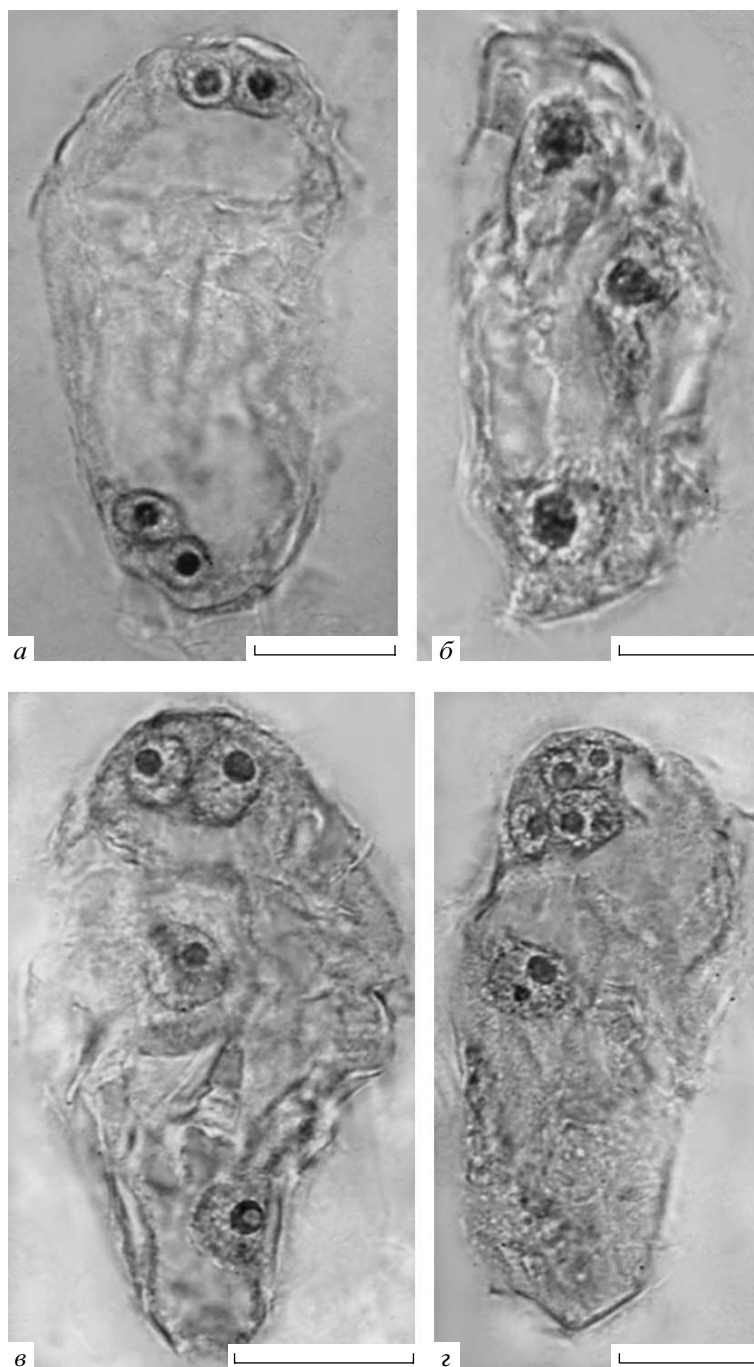


Рис. 1. Недифференцированные зародышевые мешки *P. badensis*: *а* – четырехъядерный биполярный (норма); *б* – трехъядерный; *в* – четырехъядерный полиполярный; *г* – пятиядерный униполярный. Масштаб: 0.02 мм.

тия элементов зародышевого мешка. В современной теории онтогенеза позиционной информации отводится ведущая роль в определении пути дифференциации клеток (Корочкин, 1999). Хотя данная теория базируется в основном на результатах экспериментов, выполненных на животных объектах, несомненно, что закономерности онтогенеза носят общебиологический характер (Ермаков, Матвеева, 1994).

Результаты сравнительного анализа аномальных зародышевых мешков на разных стадиях развития свидетельствуют в пользу модели линейного расположения зон дифференциации в женском гаметофите. Эту модель предложила Еналеева (2002) для объяснения модификационной изменчивости структуры мегагаметофитов табака, обусловленной экстремальными температурами. Согласно этой модели в халазальной области за-

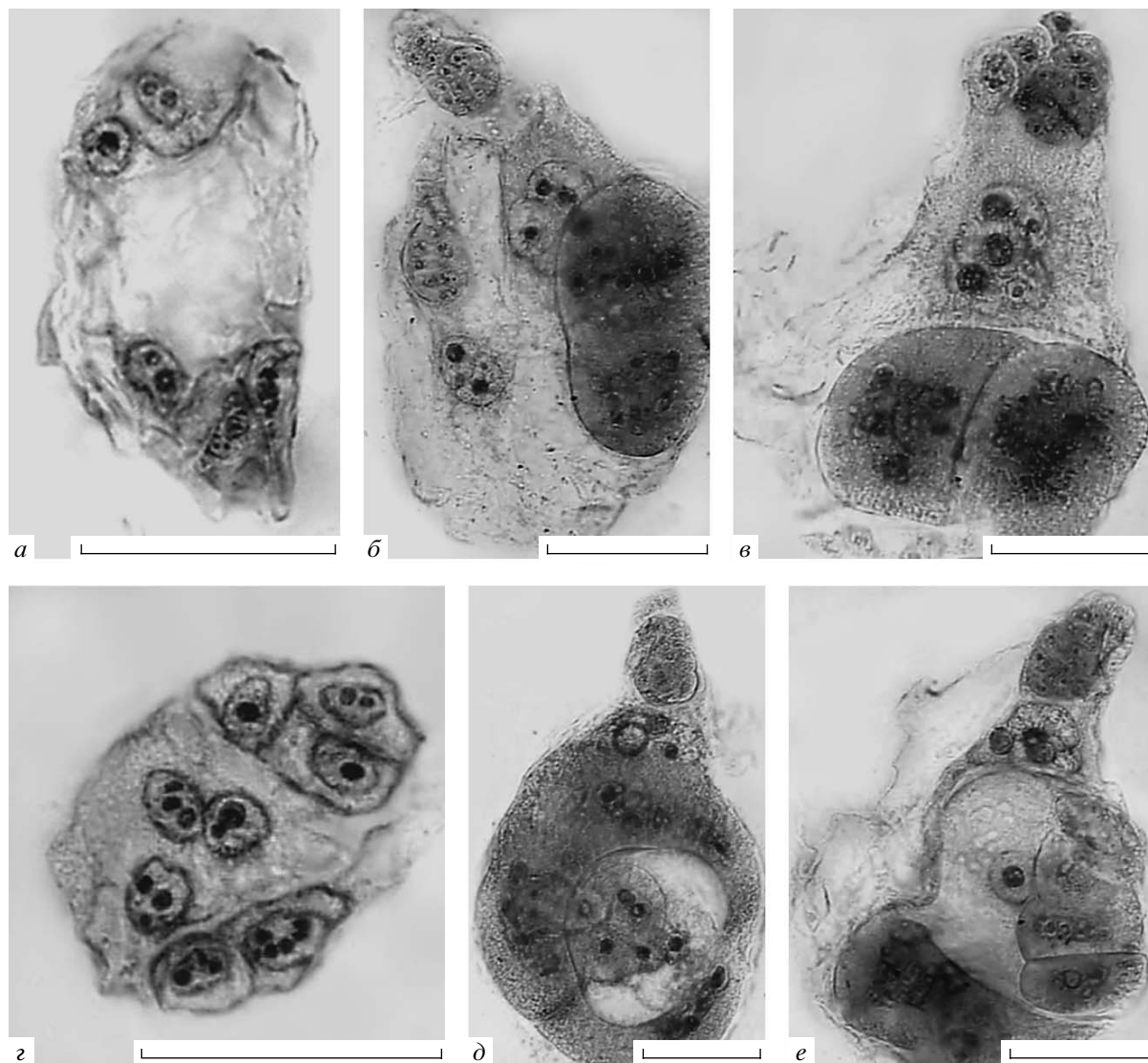


Рис. 2. Зародышевые мешки *P. pratensis*: *a* – сформированный зародышевый мешок с неполным комплектом элементов (яйцеклеткой, двумя полярными ядрами и двумя антиподами); *б* – сдвоенные зародышевые мешки, в одном из которых (слева) отсутствуют антиподы; *в* – зрелый зародышевый мешок с двумя автономными проэмбрио, тремя полярными ядрами и двумя антиподами; *г* – зародышевый мешок с трехклеточным яйцевым аппаратом, тремя полярными ядрами и двумя антиподами; *д*, *е* – мегагаметофиты с дополнительным зародышевым мешком, расположенным внутри антиподального комплекса. Масштаб: 0.05 мм.

родышевого мешка располагается зона антипод, за ней следуют зоны центральной клетки, яйцеклетки и синергид (рис. 3). В случае нарушения поляризации при таком расположении зон ядра синергид имеют больше шансов попасть в зону яйцеклетки и дать начало дополнительной гамете, а ядра антипод – в зону центральной клетки, что приведет к формированию добавочного полярного ядра. У изученных видов мятликов среди большого количества проанализированных зародышевых мешков не было зарегистрировано ни одного достоверного случая образования дополнительного полярного ядра за счет ядер “синергид”, тогда как женские гаметофиты с дополнительными

ми яйцеклетками вместо синергид встречались у всех изученных видов образцов. В то же время неоднократно были зарегистрированы восьмиядерные зародышевые мешки с тремя полярными ядрами и двумя антиподами (рис. 2, *в*). У *P. pratensis* в одном из сформированных зародышевых мешков два полярных ядра располагались в центре, а третье – немного ниже, рядом с двумя антиподами (рис. 2, *г*). Все это свидетельствует в пользу того, что дополнительные полярные ядра образуются за счет ядер халазального района зародышевого мешка, которые в норме предназначены для антипод. На рис. 3 представлены возможные пути развития зародышевых мешков с атипичной структурой.

Структура зародышевых мешков апомиктичных форм мятликов

Число зародышевых мешков	Вид		
	<i>P. badensis</i>	<i>P. chaixii</i>	<i>P. pratensis</i>
Недифференцированных			
Всего	542	312	305
С аномальным строением, %			
– с типичным числом ядер и нарушенной поляризацией;	1.3	17.9	17.3
– с аномальным числом ядер и поляризацией:	0.5	15.0	11.8
нормальной,	0.4	1.0	1.6
нарушенной	0.4	1.9	3.9
Дифференцированных			
Всего	1581	2025	361
С аномальным строением, %			
– с неполным комплектом элементов;	1.6	20.2	16.8
– без антипод;	0.7	2.5	3.2
– с дополнительными:	0.5	1.6	2.2
яйцеклеткой,	0.06	6.1	4.4
полярными ядрами,	0.3	6.3	3.8
зародышевым мешком в антиподах	0.0	3.7	3.2

Однако только изменением позиционной информации объяснить все обнаруженные у мятликов гаметофитные аномалии нельзя. У *P. chaixii* и *P. pratensis* были зарегистрированы интересные случаи развития внутри антиподальных комплексов дополнительных зародышевых мешков (рис. 2, д, е). У злаков антиподы в процессе своего развития способны митотически делиться и, следовательно, в отличие от других клеток зародышевого мешка более длительное время остаются тотипотентными. Сохранение свойства стволости (Батыгина, Рудский, 2006) позволяет недифференцированным клеткам халазальной области мегагаметофита изменять направление развития и становиться инициальными клетками зародышевых мешков. Как известно, у растений судьба клетки находится в большой зависимости от ее топографии и влияния внешних градиентов факторов, таких как приток фитогормонов, свет и геотропизм (Лутова и др., 2000). Направление дифференциации клеток определяют позиционные сигналы, поступающие от соседних дифференцированных клеток. Индукция одной или нескольких соматических клеток нуцеллуса к развитию в апоспориические зародышевые мешки происходит, как правило, в халазальной области семязачатка, т.е. в той области, куда ориентирован антиподальный район эуспориического мегагаметофита. Позиционные сигналы, иницирующие развитие апоспориических зародышевых мешков из клеток нуцеллуса, могут изменить и направление дифференциации “антипод”. Не случайно “антиподальные”

зародышевые мешки были зарегистрированы только у апоспориических форм мятлика (*P. chaixii*, *P. pratensis*) и не встречались у диплоспориического *P. badensis*. К сожалению, о каких-либо более конкретных причинах столь кардинальной смены программы развития сегодня говорить трудно. Решение вопросов детерминации клеточной дифференциации в процессе мегагаметофитогенеза требует активизации работ в этой области и перехода от описательного этапа к экспериментальному.

Аномалии репродуктивных структур обычно негативно влияют на процесс воспроизводства. Они могут нарушить или даже полностью исключить развитие полноценного потомства. Характерные для апомиктов гаметофитные аномалии лишь в исключительных случаях приводят к таким результатам. Чаще всего они либо нейтральны для репродуктивного процесса, либо даже способствуют повышению семенной продуктивности и адаптивного потенциала популяции (Тырнов и др., 2000).

Полноценное семя нельзя сформировать при отсутствии в зародышевом мешке яйцеклетки или полярных ядер. Без женской гаметы невозможно развитие зародыша, без полярных ядер – эндосперма. Тем не менее у апоспориических форм злаков отсутствие полярных ядер не всегда ведет к отрицательному результату. При апоспории в семязачатке часто развивается несколько зародышевых мешков и, если в одном из них отсутствуют полярные ядра, развитие зародыша в

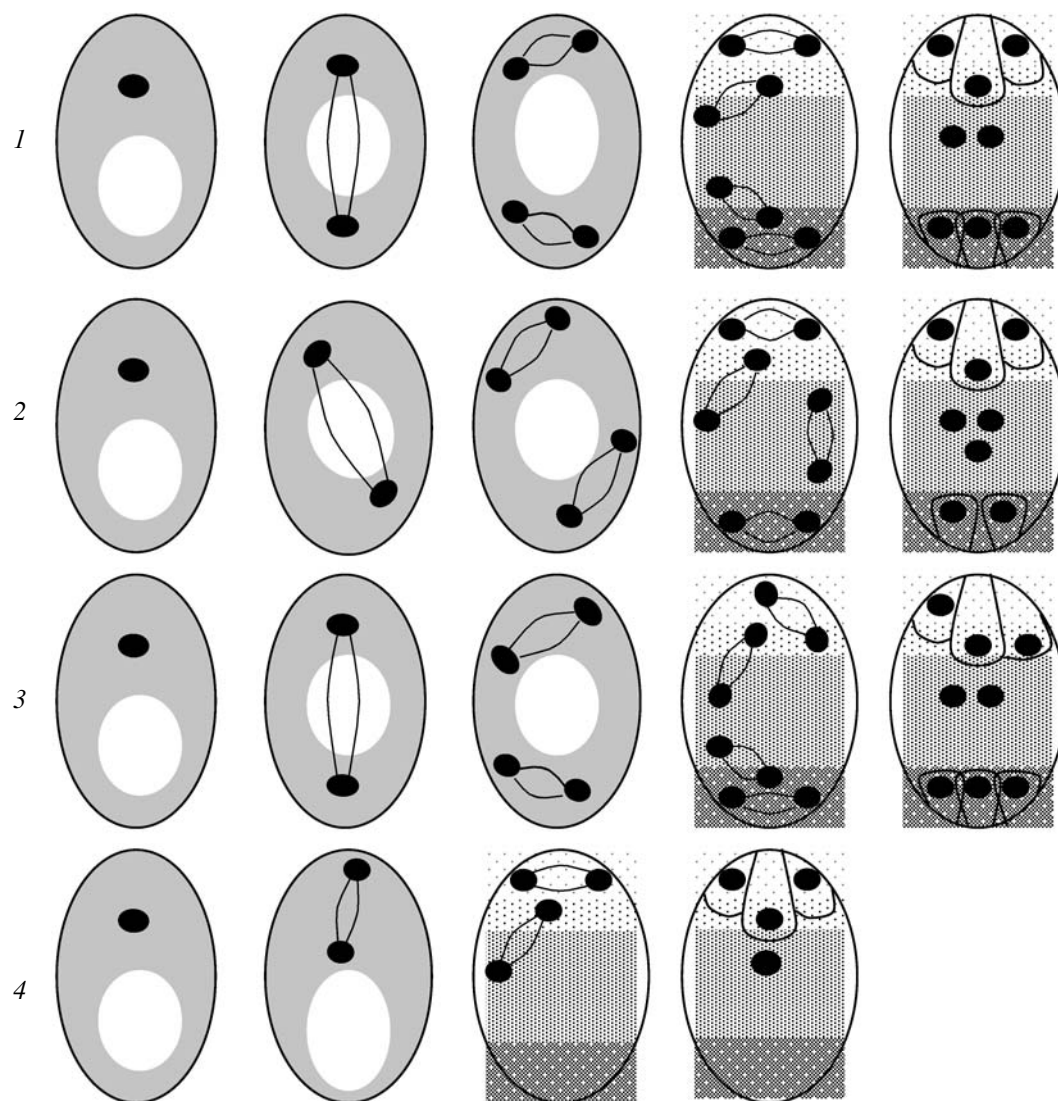


Рис. 3. Возможные варианты нарушения поляризации и дифференциации мегagamетофитов: 1 – развитие зародышевого мешка нормального строения; 2 – формирование третьего полярного ядра вместо одной из антипод; 3 – образование яйцеклеткоподобной синергиды; 4 – развитие зародышевого мешка без антипод.

Зоны: (штрихованная) – синергид, (точечная) – яйцеклетки, (клетчатая) – центральной клетки, (затененная) – антипод.

нем может происходить за счет эндосперма соседнего мегagamетофита. Мы наблюдали такие случаи у *P. pratensis* (Юдакова, Шакина, 2006). Важно отметить, что у изученных видов зародышевые мешки без яйцеклеток и полярных ядер были единичными. В гаметофитах с неполным комплектом элементов, как правило, недоставало антипод или синергид.

Отсутствие в зародышевом мешке одной из антипод легко компенсируется за счет процессов пролиферации и эндорепродукции остальных клеток антиподального комплекса. В связи с тем что антиподы выполняют важную трофическую функцию, следовало бы ожидать, что зародышевые мешки без антипод окажутся нежизнеспособ-

ными. Тем не менее, как отмечалось выше, у ряда апомиктичных злаков апоспорические гаметофиты всегда формируются без антипод, при этом проблем с завязыванием семян у них не возникает (Warmke, 1954; Brown, Emery, 1958; Hutchinson, Bashaw, 1964; Muniyamma, 1978). Эти факты заслуживают особого внимания, поскольку вопрос о том, какие структуры зародышевого мешка или семязачатка в таких случаях берут на себя функцию антипод, остается открытым.

По всей вероятности, не оказывает существенного влияния на репродуктивный процесс и отсутствие в мегagamетофите синергид. Считается, что основной функцией данных элементов зародышевого мешка является привлечение в мегagamетофит

пыльцевых трубок. В то же время отсутствие синергид не препятствует ни проникновению пыльцевых трубок, ни оплодотворению полярных ядер.

Неполный комплект синергид и антипод в зародышевом мешке может быть следствием не только недостаточного числа ядер на ценоцитной стадии, но и результатом процесса трансдетерминации, в ходе которого ядра, предназначенные для этих элементов, дают начало дополнительной яйцеклетке, полярному ядру или мегагаметофиту. То есть, вместо элемента с важной, но все же второстепенной функцией формируется другой, который принимает непосредственное участие в репродуктивном процессе. Развитие яйцеклеткоподобных синергид и дополнительных "антиподальных" мегагаметофитов создает предпосылки к полиэмбрионии и, следовательно, способствует увеличению семенной продуктивности популяции. Кроме того, образование дополнительных зародышевых мешков и гамет позволяет сочетать разные способы репродукции внутри одного семязачатка, когда одна из яйцеклеток оплодотворяется, а другая (того же или соседнего мегагаметофита) развивается партеногенетически. В результате зрелое семя будет содержать зародыши разного уровня пloidности и разного происхождения. Создается ситуация, при которой одно семя становится способным воспроизводить не единичное растение, а часть генетически гетерогенной популяции. Добавочные яйцеклетки и зародышевые мешки также предоставляют дополнительный материал для отбора наиболее жизнеспособных женских гаметофитов и гамет, расширяя тем самым возможности клеточной селекции.

Нейтральное или положительное влияние гаметофитных аномалий на процесс репродукции и их высокая частота могут свидетельствовать о том, что на данном этапе эволюции у изученных видов мятликов происходит реорганизация структуры женского гаметофита. С одной стороны, прослеживается тенденция к дальнейшей редукции зародышевого мешка, в частности за счет устранения антиподального комплекса. С другой стороны, наблюдается склонность к увеличению продуктивности зародышевого мешка за счет образования дополнительных яйцеклеток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е.* Размножение растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2002. 230 с.
- Батыгина Т.Б., Виноградова Г.Ю.* Феномен полиэмбрионии. Генетическая гетерогенность семян // *Онтогенез*. 2007. Т. 38. № 3. С. 166–191.
- Батыгина Т.Б., Маметьева Т.Б.* К эмбриологии рода *Poa* L. // *Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных*. Л.: Наука, 1979. С. 89–95.
- Батыгина Т.Б., Рудский И.В.* Роль ствольных клеток в морфогенезе растений // *Докл. АН* 2006. Т. 410. С. 702–704.
- Батыгина Т.Б., Фрейберг Т.Е.* Полиэмбриония у *Poa pratensis* L. (Poaceae) // *Ботан. журн.* 1979. Т. 64. № 6. С. 793–804.
- Еналеева Н.Х.* О цитологическом механизме "нормальной" и "аномальной" дифференциации клеток мегагаметофита покрытосеменных растений // *Репродуктивная биология, генетика и селекция*. Саратов: Изд-во ун-та, 2002. С. 47–54.
- Ермаков И.П., Матвеева Н.П.* Регуляция начальных этапов эмбриогенеза у высших растений // *Физиология растений*. 1994. Т. 41. № 3. С. 467–477.
- Жиров Е.Г.* Цитоэмбриологическое и генетическое изучение апомиктичного способа размножения у некоторых видов *Poa*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР, 1966. 135 с.
- Кордюм Е.Л.* Апомиксис в роде *Poa* L. // *Апомиксис и селекция*. М.: Наука, 1970. С. 75–80.
- Корочкин Л.И.* Введение в генетику развития. М.: Наука, 1999. 254 с.
- Куприянов П.Г.* Ускоренные методы исследования зародышевого мешка // *Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР*. Саратов: Изд-во ун-та, 1978. С. 155–163.
- Кутлунина Н.А.* Эмбриологическое изучение апомиксиса у образцов мятлика лугового (*Poa pratensis* L.), перспективных для селекции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь: Госун-т, 1999. 20 с.
- Кутлунина Н.А.* Эмбриологическое изучение апомиксиса и полиэмбрионии у мятлика лугового // *Итоги интродукции и селекции травянистых растений на Урале*. Екатеринбург: Изд-во УрГУ, 2001. С. 197–214.
- Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н. и др.* Генетика развития растений. СПб.: Наука, 2000. 539 с.
- Мирошниченко Е.Я.* Апомиктичные формы мятликов Сибири и перспективы их интродукции // *Апомиксис и селекция*. М.: Наука, 1970. С. 75–80.
- Мирошниченко Е.Я.* Факультативный псевдогамный апомиксис и кариологический полиморфизм в роде *Poa* // *Апомиксис у растений и животных*. Новосибирск: Наука, 1978. С. 224–236.
- Ноглер Г.А.* Гаметофитный апомиксис // *Эмбриология растений: использование в генетике, селекции и биотехнологии*. М.: Агропромиздат, 1990. Т. 2. С. 39–82.
- Тырнов В.С., Шишкинская Н.А., Юдакова О.И.* Структурная изменчивость зрелых женских гаметофитов злаков // *Докл. РАЕН*. 2000. Т. 2. С. 44–48.
- Хохлов С.С.* Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // *Апомиксис и селекция*. М.: Наука, 1970. С. 7–21.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г.* Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во ун-та, 1978. 224 с.
- Шишкинская Н.А., Юдакова О.И.* Репродуктивная эмбриология дикорастущих злаков // *Изв. Саратов. ун-та. Сер. биол.* 2001. Спецвыпуск. С. 166–176.

- Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов: Изд-во ун-та, 2004. 145 с.
- Юдакова О.И., Шакина Т.Н. Особенности формирования эндосперма при псевдогамном апомиксисе у *Poa pratensis* L. // Бюл. Ботан. сада Саратов. ун-та. 2006. Вып. 5. С. 357359.
- Юдакова О.И., Шишкинская Н.А. Особенности эмбриологии апомиктичных злаков. Саратов: Изд-во ун-та, 2008. 105 с.
- Albertini E., Barcaccia G., Varconi G., Falcinelli M. Looking for candidate genes for apospory and parthenogenesis in the facultative apomict Kentucky bluegrass (*P. pratensis* L.) // Abstr. XVII Int. Congr. on Sex. Plant Reprod. Italy, 2002. P. 21.
- Albertini E., Barcaccia G., Varconi G., Falcinelli M. Isolation of candidate genes for apomixis in *Poa pratensis* L. // Plant Mol. Biol. 2004. V. 56. № 6. P. 879–894.
- Batygina T.B. Nucellar embryoidogeny in *Poa pratensis* (Poaceae) // Polish. Bot. Stud. 1991. V. 2. P. 121125.
- Brown W.V., Emery W.H.P. Apomixis in Gramineae: Panicoideae // Amer. J. Bot. 1958. V. 45. № 4. P. 253–263.
- Herr J.J.M. A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms // Ibid. 1971. V. 20. № 8. P. 785–790.
- Hutchinson D.J., Bashaw E.C. Cytology and reproduction of *Panicum coloratum* and related species // Crop. Sci. 1964. V. 4. № 2. P. 151–153.
- Kellogg E.A. Apomixis in the *Poa secunda* complex // Am. J. Bot. 1987. V. 74. № 9. P. 1431–1437.
- Muniyamma M. Variation in microsporogenesis and the development of embryo sacs in *Echinochloa stagnina* (Retz.) // Bot. Gaz. 1978. V. 139. № 1. P. 87–94.
- Muntzing A. Apomixis and sexuality in new material of *Poa alpina* from middle Sweden // Hereditas. 1965. V. 54. № 3. P. 314–337.
- Naumova T., den Nijs A.P.M., Willemse M.T.M. Quantitative analysis of aposporous parthenogenesis in *Poa pratensis* genotypes // Acta. Bot. Neerl. 1993. V. 42. № 3. P. 299–312.
- Naumova T.N., Osadchiy J.V., Sharma V.K et al. Apomixis in plants: structural and functional aspects of diplospory in *Poa nemoralis* and *Poa palustris* // Protoplasma. 1999. № 208. P. 186–195.
- Warmke H.E. Apomixis in *Panicum maximum* // Am. J. Bot. 1954. V. 41. № 1. P. 5–11.

Abnormalities of Female Gametophyte Development in Apomictic Bluegrass Forms

O. I. Yudakova

Chernyshevsky Saratov State University, ul. Astrakhanskaya 83, Saratov, 410012 Russia

e-mail: yudakovaoui@info.sgu.ru

Abstract—The structure of female gametophytes was studied at different developmental stages in apomictic bluegrass forms (*Poa badensis* Haenke, *P. chaixii* Vill., and *P. pratensis* L.). The range of structural abnormalities of undifferentiated and mature embryo sacs has been described. Possible mechanisms underlying their appearance are discussed and schematic linear arrangement of differentiation zones in the embryo sac are considered.

Key words: megagametophytogenesis, megagametophyte, gametophytic abnormalities, apomixis, bluegrasses.