

## Библиографический список

Матвеева Т.С. Полиплоидные декоративные растения. Однодольные. Л., 1980. 300 с.

Чеботарь А.А., Челак В.Р., Ботнарченко Л.Г. и др. Кариология однодольных Молдавии. Кишинев, 1977. 67 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. Л., 1990. 512 с.

Kohlein F. *Iris*. Ulmer, 1981. 360 p.

Levan A., Fredga K., Sandberd A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // *Hereditas*. 1964. Vol. 52, № 2. P. 201–220.

Randolph L.F., Mitra J. Karyotypes of *Iris pumila* and related species // *Amer. J. Bot.* 1959. Vol. 46, № 2. P. 93–103.

Simonet M. Nouvelles recherches cytologiques et genetiques chez les *Iris* // *An. Sci. Nat. Bot.* 1934. Ser. 10. № 16. P. 12–14.

УДК 581.163 + 582.998

## ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *Artemisia* (Asteraceae)

**М.В. Полянская, Н.М. Лисицкая, А.С. Кашин**

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

e-mail: kashinas@sgu.ru

Род *Artemisia* насчитывает в своем составе около 400 видов (Леонов, 1994), т.е. является политипическим. Это означает, что он относится к группе родов с высокой вероятностью наличия в пределах их регулярных форм апомиксиса и его элементов (Хохлов, 1970). В списках С.С. Хохлова с соавт. (1978) и J.G. Carman (1995, 1997) род *Artemisia* действительно указан как апомиктичный, но наличие гаметофитного апомиксиса на основе апо- и диплоспории отмечено лишь у *Artemisia nitida* Bertol. и *A. tridentate* Nut. (Chiarugi, 1926; Хохлов и др., 1978; Carman, 1995).

Литературные данные по эмбриологии полыней весьма ограничены. Более или менее полно в этом отношении изучено лишь 4 вида рода (Сравнительная..., 1987). Фрагментарные данные о формировании зародышевого мешка получены ещё для пяти видов среднеазиатских полыней: *A. macrocephala* Jacq., *A. annua* L., *A. absinthium* L., *A. herba alba* Asso и *A. turanica* Krasch. (Руми, 1947). В.А. Конычева (1966) в своей работе наряду

с описанием структуры мегagamетофита *A. turanica* приводит ещё и описание структуры мегagamетофита *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. При этом во всех случаях при изучении мегagamетофита авторы использовали метод приготовления микроскопических препаратов на основе микротомных срезов и по каждому виду эмбриологически ими изучены единичные растения. Методики ускоренного приготовления микроскопических препаратов путём просветления семязачтков (Herr, 1971) или вычленения зародышевых мешков после мацерации (Куприянов, 1982) для цитозмбриологического изучения видов данного рода не использовали, что связано, вероятно, с относительно малыми размерами зародышевого мешка, даже по сравнению со многими представителями семейства Asteraceae.

Соответственно и целенаправленных исследований по выявлению апомиктических форм среди видов *Artemisia* фактически не проводилось. Учитывая вышеизложенное, любые дополнительные исследования системы семенного размножения видов этого рода заслуживают внимания.

Целью данного исследования было изучение особенностей семенного размножения некоторых видов *Artemisia* из различных районов Саратовской области по цитозмбриологическим признакам.

### Материал и методика

Исследованы популяции 4 видов *Artemisia*: *A. vulgaris* L., *A. salsaoides* Willd., *A. lerchiana* Web. et Stechm., *A. dracunculus* L. Материал для исследования собран в Саратовском, Хвалынском и Озинском районах области.

Мегagamетофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием методики просветления семязачтков (Herr, 1971), модифицированную нами. Соцветия фиксировали на нескольких стадиях в фиксаторе Кларка (Паушева, 1980).

Материал подкрашивали 2%-ным ацетокармином в течение 24 часов. Анализ препаратов осуществляли под микроскопом Axiostar-plus (Zeiss) при увеличении 10 × 40.

По каждой популяции в среднем исследовано около 100 семязачтков.

### Результаты и их обсуждение

У растений исследованных популяций всех четырёх видов в большинстве случаев отмечены либо тетрады мегаспор, либо зуспорические зародышевые мешки, развивающиеся по Poligonum-типу. При этом зрелые

зародышевые мешки были нормального, типичного для представителей Asteraceae строения без признаков партеногенетического развития мегаспорофита. Яйцевой аппарат был трёхклеточным, состоящим из крупной яйцеклетки и двух небольших, часто плохо различимых синергид. Центральная клетка чаще всего имела одно вторичное ядро как результат слияния двух полярных ядер. Неслившиеся полярные ядра отмечены редко. Размеры, число ядер и место расположения, а также форма антипод были не постоянными. Чаще всего антипод было три с непостоянным числом ядер, в большинстве случаев находящихся на различных стадиях дегенерации.

**Результаты цитозмбриологического исследования семязачатков растений некоторых видов *Artemisia***

Вид, № популяции и место обитания	Год исследования	Норма, %	Дегенерация зуспори-ческих ЗМ, %	С признаками апомиктического развития, %			
				всего	из них		
					эндосперм без опло-дотворения	зуспори-ческий ЗМ и апоспори-ческие инициалы или ЗМ	апоспори-ческий ЗМ при де-генерации зуспо-рического ЗМ
<i>A. vulgaris</i> 268 (Оз)	2005	69,44	0	30,55	0	30,55	0
<i>A. salsoides</i> 496 (Хв)	2007	70,93	0	29,06	8,33	20,73	0
<i>A. lerchiana</i> 407 (Сар)	2007	87,69	12,31	0	0	0	0
<i>A. dracunculus</i> 528 (Сар)	2007	76,23	2,28	21,47	0	6,01	15,46

Как следует из таблицы, в популяции 268 *A. vulgaris* из Озинского р-на более чем в 30% случаев наряду с зуспори-ческими зародышевыми мешками в семязачатке среди клеток интегументального тапетума наблюдали апоспори-ческие инициальные клетки или апоспори-ческие зародышевые мешки, находящиеся на различной стадии развития.

В популяции *A. dracunculus* (528), произрастающей в окрестностях г. Саратова, доля семязачатков с апоспори-ческими инициалами или апоспори-ческими зародышевыми мешками составляла более 20% от числа исследованных. При этом в большинстве случаев (около 75% от числа семязачатков с клетками апоспори-ческой природы) отмечена дегенерация зуспори-ческих зародышевых мешков (см. таблицу). Следовательно, в таких семязачатках было возможно дальнейшее развитие только зародышевых мешков апоспори-ческой природы.

У растений популяции *A. salsaloides* (496) из Хвалынского р-на признаки апоспорического развития клеток в присутствии эуспорических зародышевых мешков были отмечены, так же как и у растений предыдущего вида, более чем в 20% исследованных семязачатков. Кроме того, у растений данного вида с частотой более 8% в семязачатках наблюдали зародышевые мешки с развитием эндосперма без оплодотворения (см. таблицу). Эндосперм при этом чаще всего был двухядерным, или двух-трехклеточным, обе синергиды оставались неразрушенными и следы пыльцевой трубки отсутствовали. Таким образом, доля семязачатков с признаками апомиктического развития генеративных структур у растений *A. salsaloides* была около 30%.

Чаще всего апоспорические образования в семязачатках представляли собой одноклеточные одно- или двухядерные инициали. Единично встречались многоядерные инициальные клетки или двуклеточные апоспорические зародышевые мешки. Апоспорических образований в одном семязачатке в большинстве случаев было несколько. В семязачатках растений *A. dracunculus* апоспорические инициальные клетки отличались крупными, хорошо прокрашиваемыми ядрами.

Обычно в семязачатке имеется лишь одна апоспоровая инициальная клетка. При большем их числе чаще всего лишь одна из них развивается в апоспорический зародышевый мешок, остальные постепенно дегенерируют (Кашин, Шишкинская, 1999).

Из четырёх исследованных видов лишь в популяции *A. lerchiana* не было отмечено семязачатков с признаками апомиктического развития. Исследованную популяцию данного вида следует считать размножающуюся облигатно амфимиктично.

У растений популяций *A. lerchiana* и *A. dracunculus* примерно в половине исследованных семязачатков наблюдали необычную структуру клеток интегументального тапетума: зачастую часть из них были аномально крупными с большим, хорошо окрашивающимся ядром, что, на наш взгляд, указывает на их склонность развития по пути апоспорических инициалей.

Таким образом, популяции трёх из четырёх исследованных видов (*A. vulgaris*, *A. salsaloides*, *A. dracunculus*) характеризуются высокой (не менее 20 – 30%) частотой гаметофитного апомиксиса у растений. Учитывая, что изучены семязачатки на ранних стадиях развития мегагаметофита,

следует полагать, что частота проявления гаметофитного апомиксиса у растений этих трех видов существенно выше установленной эмбриологически. Высокая доля дегенерирующих зуспорических мешков в присутствии апоспорических инициалей или продуктов их развития указывает на то, что именно зародышевые мешки апоспорической, а не зуспорической природы часто достигают стадии зрелости и на их основе формируются апомиктические семена. У всех трёх указанных видов способность к апомиктическому способу репродукции обнаружена впервые.

Особенности развития клеток интегументального тапетума в семязачатках растений *A. lerchiana* указывают на возможность обнаружения при более обширных исследованиях способности к гаметофитному апомиксису и у данного вида.

Полученные результаты показывают, что род *Artemisia* должен быть отнесён к числу высокоапомиктических. О потенциальных масштабах распространения способности к апомиксису среди видов рода можно судить из следующего факта. Если ранее при изучении единичных растений примерно десяти видов рода способность к гаметофитному апомиксису была обнаружена у двух видов, то при популяционном уровне исследований лишь четырёх видов эта способность отмечена для растений трёх видов рода. Не исключено, что при повторном более пространном изучении популяций и тех десяти ранее исследованных видов гаметофитный апомиксис будет установлен у гораздо большего их числа. Доля же исследованных в отношении способа семенного размножения видов рода *Artemisia* на сегодняшний день составляет не более 4%, что говорит о чрезвычайно слабой изученности видов рода в отношении способа семенного размножения.

### Библиографический список

- Кашин А.С., Шишкинская Н.А. Апомиксис. Саратов, 1999. 102 с.
- Коньчева В.И. О цветении полыней *Artemisia turanica* Krasch. и *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 4. С. 567–570.
- Леонов Т.Г. Род *Artemisia* // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. VII. С. 150–161.
- Куприянов П.Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков // Бюл. изобр. 1982. № 14. А.с. № 919636. С. 7.
- Паушева А.Г. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.
- Руми В.А. Развитие зародышевого мешка у некоторых среднеазиатских полыней // Бюл. АН УзССР. 1947. № 2. С. 20–22.

Сравнительная эмбриология цветковых. *Davidiaceae – Asteraceae* / Отв. ред. Т.Б. Батыгина, М.С. Яковлев. Л., 1987. 392 с.

Хохлов С.С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 7–21.

Хохлов С.С., Зайцева М.И., Курьянов П.Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.

Chiarugi A. Aposporia e apogamia in *Artemisia nitida* Bertol. // *Nuovo Giorn. Bot. Ital., Nuova Ser.* 1926. Vol. 33. P. 501–626.

Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyploidy and polyembryony among their relatives // *Apomixis Newsletter.* 1995. № 8. P. 39–53.

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.

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.

УДК 581.165.1

## ПРОЯВЛЕНИЕ ПАРТЕНОГЕНЕЗА У ГЕНЕТИЧЕСКИ МАРКИРОВАННЫХ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ

**Ю.В. Смолькина, Н.В. Апанасова**

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

После получения партеногенетических линий кукурузы (Тырнов, Еналеева, 1983; Тырнов, 2002; Тугнов, 1997) было показано, что способность к партеногенезу может быть передана потомству путем скрещивания через яйцеклетку и пыльцу (Тырнов, 2002). Для дальнейших работ в области экспериментального апомиксиса представляет интерес создание генетически маркированных партеногенетических линий, имеющих хорошо выраженные фенотипические признаки растения и семян, определяемых генами, локализованными в известных хромосомах. Такие линии необходимы для локализации факторов партеногенеза, определения гомо- или гетерозиготности апомиктического потомства, получаемого от гибридов, для облегчения отбора при создании новых партеногенетических линий и выявления гаплоидных и диплоидных матроклиных и андрогенных особей.

В данной работе дается оценка проявления партеногенеза у форм, имеющих легко выявляемые признаки – белую окраску зерновок и коричневую среднюю жилку листьев.