

Сахарова А.С. Итоги интродукции и селекции сирени в ботаническом саду за 1958–1972 гг. // Интродукция и селекция декоративных растений в Башкирии. Уфа, 1978. С.5–35.

Шаренкова Е.А. Биология цветения, опыления и цитоэмбриологическое исследование некоторых видов сирени в условиях Прибайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1969. 19 с.

УДК 581.163 + 582.998

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ *ARTEMISIA VULGARIS* L., *A. SALSALOIDES* WILLD. И *A. DRACUNCULUS* L. (ASTERACEAE)

М.В. Полянская, А.С. Кашин

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского,
410012, г. Саратов, ул. 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).

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. Кобычева (1966) в своей работе наряду с описанием структуры мегагаметофита *A. turanica* приводит ещё и описание структуры мегагаметофита *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. При этом во всех случаях при изучении мегагаметофита 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 семязачатков (Herr, 1971) или вычленения зародышевых мешков после мацерации (Куприянов, 1982) для цитоэмбриологического 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.

В списках С.С. Хохлова с соавт. (1978) и J.G. Carman (1995, 1997) род *Artemisia* действительно указан как апомиктический. 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). Ранее нами показано, что в пределах рода гаметофитный апомиксис распространён гораздо шире. Признаки гаметофитного апомиксиса отмечены у растений ещё трёх из четырёх исследованных видов рода: *A. vulgaris* L., *A. salsaloides* Willd. и *A. dracunculus* L. Признаки апомиктического развития не обнаружены только у растений *A. lerchiana* (Полянская и др., 2008).

Целью данного исследования было изучение особенностей семенного размножения ещё трёх видов *Artemisia* из различных районов Саратовской области по цитоэмбриологическим признакам.

Материал и методика

Исследованы популяции видов *Artemisia abrotanum* L., *A. absinthium* L. и *A. santonica* L. Материал для исследования собран в Саратовском, Татищевском и Аткарском районах области.

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

Материал подкрашивали 2%-ным ацетокармином в течение 16–24 часов. Анализ препаратов осуществляли под микроскопом "Axiostar-plus" (Zeiss) при увеличении 10 x 40.

По каждой популяции в среднем исследовано около 100 семязачатков.

Результаты и их обсуждение

У растений исследованных популяций всех видов в большинстве случаев отмечены либо тетрады мегаспор, либо эуспорические зародышевые мешки, развивающиеся по Poligonum-типу. При этом зрелые зародышевые мешки были нормального, типичного для представителей *Asteraceae*, строения без признаков партеногенетического развития мегagamет. Яйцевой аппарат был трёхклеточным, состоящим из крупной яйцеклетки и двух небольших, часто плохо различимых синергид. В равной степени наблюдались как неслившиеся полярные ядра, так и центральная клетка с

одним вторичным ядром. Центральная клетка была самой большой клеткой зародышевого мешка, часто сильно вакуолизированной. Размеры, число ядер и их месторасположение в клетках антипод, а также форма самих антипод были не постоянными. Чаще всего антипод было три-четыре с непостоянным числом ядер, в большинстве случаев находящихся на различных стадиях дегенерации.

Как следует из таблицы, у растений популяции *A. absinthium* (378) из Аткарского района в семязачатках зарегистрировано присутствие рядом с тетрадами мегаспор или зародышевыми мешками на разных стадиях развития клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам (7,8%). Они формировались чаще всего ближе к антиподальной части эуспорического зародышевого мешка. Кроме того, с частотой более 2% клетки, подобные апоспорическим инициалам, наблюдались в семязачатках с дегенерирующим эуспорическим зародышевым мешком.

У растений популяции *A. abrotanum* из Татищевского р-на также наблюдались случаи развития в семязачатках клеток, подобных апоспорическим инициалам (более 5%). В семязачатках данного вида зарегистрированы и другие признаки апомиксиса, такие как преждевременная эмбриония (1,2%), развитие эндосперма без оплодотворения (1,9%) и развитие проэмбрио и эндосперма без оплодотворения (2,3%) (см. таблицу). Это говорит о том, что растениям данной популяции свойствен не только апомейоз в виде апоспории, но и партеногенез.

Результаты цитозэмбриологического исследования семязачатков растений некоторых видов *Artemisia*

| Вид, № популяции и место обитания | Год исследования | Норма, % | Дегенерация эуспорических ЗМ, % | С признаками апомиктического развития, % | | | | | |
|-----------------------------------|------------------|----------|---------------------------------|--|------------------------------|------------------------------|--|---|---|
| | | | | всего | из них | | | | |
| | | | | | эндосперм без оплодотворения | проэмбрио без оплодотворения | проэмбрио и эндосперм без оплодотворения | эуспорический ЗМ и апоспорические инициалы или ЗМ | апоспория при дегенерации эуспорического ЗМ |
| <i>A. abrotanum</i> 397 (Тат) | 2006 | 82,93 | 5,32 | 11,39 | 1,92 | 1,23 | 2,30 | 5,12 | 0 |
| <i>A. absinthium</i> 378 (Атк) | 2006 | 89,81 | 0 | 10,18 | 0 | 0 | 0 | 7,80 | 2,38 |
| <i>A. santonica</i> 406 (Сар) | 2006 | 77,78 | 22,21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Чаще всего клетки, морфологически подобные апоспорическим инициалам, в семязачатках были в единственном числе, одно- или двудерными. Они в десятки раз превосходили размеры других соматических клеток семязачатка, были близкими к сферической форме, имели крупные ядра.

Единично встречались клетки, морфология которых соответствовала одно- и двудерным зародышевым мешкам.

Изредка было отмечено присутствие в одном семязачатке нескольких клеток, морфологически подобных апоспорическим инициалам, обычно при дегенерации эуспорического зародышевого мешка. Такая картина наблюдалась у растений *A. absinthium*.

Из анализа полученных ранее результатов (Полянская и др., 2008) и результатов данного исследования популяций видов рода *Artemisia* Саратовской области очевидно, что популяции *A. santonica* и *A. lerchiana* следует считать облигатно амфимиктичными (у растений этих популяций не отмечено семязачатков с признаками апомиктичного развития). Популяции трёх из семи исследованных видов (*A. vulgaris*, *A. salsaloides*, *A. dracunculus*) характеризуются высокой (не менее 20 – 30%) частотой гаметофитного апомиксиса у растений, а два вида (*A. abrotanum*, *A. absinthium*) – более низкой (около 10%) частотой гаметофитного апомиксиса. Учитывая, что изучены семязачатки на ранних стадиях развития мегагаметофита, есть основания полагать, что частота проявления гаметофитного апомиксиса у растений этих видов в действительности существенно выше установленной эмбриологически. Высокая доля дегенерирующих эуспорических зародышевых мешков в присутствии апоспорических инициалей или продуктов их развития указывает на то, что именно зародышевые мешки апоспорической, а не эуспорической, природы часто достигают стадии зрелости и на их основе формируются апомиктичные семена. У всех пяти указанных видов способность к апомиктичному способу репродукции обнаружена впервые. У растений популяций *A. abrotanum* и *A. salsaloides* помимо клеток, подобных апоспорическим инициалам, наблюдали и другие признаки апомиксиса, такие как преждевременная эмбриония, развитие эндосперма без оплодотворения и развитие проэмбрио и эндосперма без оплодотворения. Это говорит о том, что растениям этих популяций свойствен не только апомейоз в виде апоспории, но и партеногенез, как второй обязательный элемент регулярных форм апомиксиса. Особенности развития клеток интегументального тапетума в семязачатках растений *A. lerchiana* и *A. santonica* указывают на возможность обнаружения при более обширных исследованиях способности к гаметофитному апомиксису и у данных видов.

Полученные результаты показывают, что род *Artemisia* должен быть отнесён к числу высоко апомиктичных. О потенциальных масштабах распространения способности к апомиксису среди видов рода свидетельствует

следующий факт. 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 семи видов эта способность отмечена для растений пяти из них. Не исключено, что при повторном более пространным 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* говорит о чрезвычайно слабой изученности видов рода в отношении способа семенного размножения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 08-00-00319).

Список литературы

- 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. Т.VII. СПб., 1994. 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.
- Полянская М.В., Луцицкая Н.М., Кашин А.С. Особенности семенного размножения в популяциях некоторых видов *Artemisia* L. Саратовской области // Бюл. Бот. сада СГУ. Вып.7. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С.221–226.
- Руми В.А. Развитие зародышевого мешка у некоторых среднеазиатских полыней // Бюл. АН УзССР. 1947. №2. С.20–22.
- Сравнительная эмбриология цветковых. *Davidiaceae – Asteraceae*. Т.4 / Отв. ред. Т.Б. Батыгина, М.С. Яковлев. Л.: Наука, 1987. 392 с.
- 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 растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 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 polyspory 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, bispory, tetraspory, 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.