

УДК 581.3 581.162 581.163 575.222.72

ИНТЕГУМЕНТАЛЬНАЯ ЭМБРИОНИЯ У ЦМС-ЛИНИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА¹

© 2010 г. О. Н. Воронова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

E-mail: o_voronova@list.ru

Поступила в редакцию 23.04.09 г.

В семязачатках культурного подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) ЦМС-линии ВИР 116, опыленных пыльцой многолетнего дикого вида *H. occidentalis*, выявлено формирование интегументальных зародышей. Они наблюдались на 7–9-е сутки после опыления в зародышевых мешках, где не произошло нормальное оплодотворение. Эти зародыши возникали из соматических клеток материнского организма (интегумента) и их появление может быть одной из причин матроклинной наследственности у межвидовых гибридов.

Ключевые слова: интегументальная эмбриония, межвидовая гибридизация, ЦМС, подсолнечник.

ВВЕДЕНИЕ

Линии подсолнечника с цитоплазматической мужской стерильностью широко используются в селекции, поскольку позволяют избежать трудоемкой ручной кастрации цветков, но тем не менее эмбриологически они еще недостаточно изучены. У ЦМС-линий исследовалась, в основном, мужская репродуктивная сфера (Hogner, 1977; Симоненко, Карпович, 1978; Орел и др., 1984; Balk, Leaver, и др., 2001), женская репродуктивная сфера лишь недавно стала объектом цито-эмбриологического анализа (Воронова, 2006; Воронова, Гаврилова, 2007; Gotelli et al., 2008). Большинство более ранних исследований культурного подсолнечника проводилось на сортах (Устинова, 1955, 1964; Дзюбенко, 1959; Newcomb, 1973a,b; Тодерич, 1988; Yan et al., 1991).

В селекционной работе с подсолнечником часто используется межвидовая гибридизация. Дикие виды подсолнечника являются уникальными источниками генов устойчивости к болезням, генов восстановления фертильности пыльцы у линий с цитоплазматической мужской стерильностью, а также с помощью межвидовой гибридизации в генотип культурного подсолнечника привносят некоторые другие хозяйственно-ценные признаки (Пустовойт, 1975; Анащенко, Попова, 1985; Christov, 1996; Gavrilova et al., 1997; Гаврилова, Анисимова, 2003; Atlagic, 2004).

Однолетние виды подсолнечника сравнительно легко скрещиваются с культурным *Helianthus annuus*. Многолетние виды намного труднее вступают в гибридизацию. Как правило, образуется всего не-

сколько гибридных семян на корзинку, и генотипическая природа межвидовых гибридов остается не до конца определенной, зачастую наблюдаются отклонения от ожидаемого в наследовании признаков у гибридов (Лященко, 1940, 1941, 1948; Gavrilova et al., 1997; Faure et al., 2002; Гаврилова, Анисимова, 2003).

Такое наследование признаков могло бы быть следствием отклонений в процессе опыления или оплодотворения при межвидовой гибридизации, например наличием одной из форм апомиксиса.

В природе подсолнечник опыляется строго перекрестно. Проявление апомиксиса у диких видов подсолнечника практически не отмечалось. Об единичных случаях формирования в одном семязачатке двух зародышевых мешков у диких видов упоминается в работе К.Н. Тодерич (1988), но автор связывает их развитие с заложением нескольких археспориальных клеток. Было принято считать, что апомиксическое размножение в роде *Helianthus* отсутствует (Тодерич, 1988; Гаврилова, Анисимова, 2003).

Для культурного подсолнечника явления апомиксиса, хоть крайне редко, но отмечались. Л.К. Дзюбенко (1959) наблюдал отдельные случаи апоспории у декоративной махровой формы культурного подсолнечника, Е.И. Устинова (1955, 1964, 1970) обнаружила апоспорию и случаи полиэмбрионии у подсолнечника сорта Ждановский и сорта Саратовский при неблагоприятных погодных условиях.

Серия экспериментов по межвидовой гибридизации с последующим цито-эмбриологическим исследованием процесса опыления и оплодотворения, проведенных на растениях ЦМС-линий, выявили ряд аномалий в развитии их женской репродуктивной системы, в том числе такие явления апомиксиса, как апоспория (Воронова, 2006; Воронова, Гав-

¹ Работа выполняется при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-00076) и гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ РФ (проект № НШ-2096.2008.4).

рилова, 2007) и интегументальная эмбриония (Воронова, 2008а).

Интегументальные зародыши, по своему происхождению, представляют собой клоны материнского организма; их формирование может приводить к генетической гетерогенности (наличию и материнской, и смешанной наследственности) даже в пределах потомства одного растения (Батыгина, Виноградова, 2007). Именно поэтому возможность появления интегументальных зародышей у культурного подсолнечника не только представляет теоретический интерес, но и позволила бы объяснить отклонения от ожидаемого результата скрещиваний, с которыми сталкиваются в своей работе селекционеры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования были растения культурного подсолнечника ЦМС-линии ВИР 116. Соцветия (корзинки) изолировались под пергаментными изоляторами еще до цветения. Когда начинал цветение 2-й круг корзинки, то цветки этого круга опылялись пылью дикого вида. Пыльца собиралась непосредственно перед опылением с предварительно изолированных соцветий. В качестве опылителей были взяты следующие многолетние виды: *H. ciliaris*, *H. decapetalis*, *H. divaricatus*, *H. giganteus*, *H. maximiliani*, *H. mollis*, *H. nutalli*, *H. occidentalis*, *H. strumosus*. Таким образом, моделировался эксперимент по проведению межвидовых скрещиваний, которые используются в селекционной работе с подсолнечником.

Как контроль рассматривались растения ЦМС-линии ВИР 116 (форма А), опыленные свежей пылью культурного подсолнечника – фертильного аналога (форма Б). В качестве дополнительного контроля был собран материал по разным стадиям развития семязачатка у растений сорта Передовик (стандарт), на свободном опылении.

Материал для цито-эмбриологических исследований фиксировался темпорально, начиная от 1 часа до 9 суток после опыления. Отдельные трубчатые цветки извлекались пинцетом из корзинки и помещались в раствор фиксатора (FAA). Постоянные препараты для световой микроскопии изготавливались по классической методике; толщина парафиновых срезов составляла 5–15 мкм, срезы окрашивали гематоксилином по Эрлиху или по Гейденгайну с подкрашиванием алциановым синим (Жинкина, Воронова, 2000). Для ускоренного анализа материала использовался метод просветления тотальных препаратов семязачатков (Воронова, 2008б).

Всего было исследовано около 450 семязачатков, в среднем по 45 семязачатков на каждую комбинацию опыления.

Растения, используемые в эксперименте, выращивались в Краснодарском крае на полях Кубанской опытной станции Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование семязачатков ЦМС-линии ВИР 116 на ранних стадиях развития (до опыления) показало, что формирование женских репродуктивных структур и развитие зародышевого мешка идет сходно с таковым у растений сорта Передовик (согласно собственным и литературным данным).

К моменту опыления в цветках исследованных растений формируется по одному семязачатку (уни-тегмальному, тинуинуцеллярному), в котором, как правило, развивается один зародышевый мешок Polygonum-типа (см. рис. 1, 2).

Ряд отличий между линией ВИР 116 и сортом Передовик был выявлен в развитии женских репродуктивных структур после опыления. Аномалии были обнаружены у линии ВИР 116 и, в основном, в семязачатках у тех растений, которые были опылены пылью многолетнего вида подсолнечника. Наиболее типичным отклонением можно считать формирование апоспорических зародышевых мешков, что было описано ранее (Воронова, 2006; Воронова, Гаврилова, 2007), в то же время встречались и такие аномалии как полное отсутствие зародышевого мешка в семязачатке (Воронова, 2006, 2008а) или формирование интегументальных зародышей.

Формирование интегументальных зародышей было обнаружено в семязачатках линии ВИР 116, опыленных пылью *H. occidentalis* (см. рис. 3–6).

Хотя опыление было проведено, но оплодотворение не наблюдалось и спустя 7–9 суток после опыления. Зародышевый мешок на этой стадии еще сохранялся, приобретая 8-образную форму. Как правило, в нем еще можно было различить составные элементы – яйцевой аппарат, центральную клетку со вторичным ядром, антиподы. Яйцеклетка иногда сильно увеличивалась в размерах, а синергиды, напротив, были сжатыми и потемневшими. Ядро яйцеклетки могло по размеру превосходить вторичное ядро центральной клетки. Цитоплазма центральной клетки занимала пристенное положение, с огромной вакуолью в центре, вторичное ядро располагалось вблизи яйцеклетки (см. рис. 5).

Интегументальный тапетум становился многослойным, складчатым, а его клетки – прозрачными, с мелкими плохо различимыми ядрами. Ткань интегумента в зоне халазального полюса зародышевого мешка разрушалась, клетки лизировались и образовывались полости (см. рис. 3, 5).

Интегументальные зародыши располагались в халазальной области интегументального тапетума, обращенные апикальным полюсом в сторону микропиле. Они состояли из 1–2 клеток подвеска и 7–8 клеток собственно зародыша – темноокрашенных с крупным, хорошо выраженным ядром с четким ядрышком. По строению они соответствовали половым зародышами Asterad-типа (*Senecio* – вариация) (см. рис. 4, 6).

На более ранних стадиях в ткани интегументального тапетума можно было наблюдать своеобразные

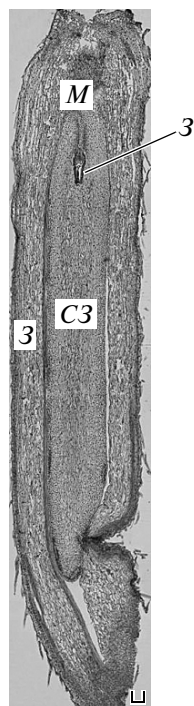


Рис. 1. Завязь с семязачатком на стадии зрелого зародышевого мешка перед опылением.

комплексы клеток, состоящие из мелких густоплазменных клеток с крупным активным ядром, которые четко выделялись на фоне остальных клеток интегументального тапетума (прозрачных, с плохо различимыми ядрами). Часть клеток в этих комплексах группировалась по 2–4 клетки и выглядела подобно 2–4-х клеточным зародышам. По-видимому, эту стадию можно рассматривать как промежуточную в формировании интегументальных зародышей.

В контроле (при опылении линии ВИР 116 А пыльцой фертильного аналога ВИР 116 Б и у сорта Передовик) на 7–9-е сутки после опыления были обнаружены формирующиеся зародыши и эндосперм, в дальнейшем завязывались полноценные семена. Образование полноценных семян после опыления ЦМС-линии пыльцой дикого вида подсолнечника в нашем опыте обнаружить не удалось, в корзинке формировались щуплые семена без зародыша.

ОБСУЖДЕНИЕ

Образование апомиктических зародышей путем интегументальной эмбрионии представляет несомненный практический и теоретический интерес. Являясь, наряду с нуцеллярной эмбрионией, одной из форм адвентивной эмбрионии, интегументальная эмбриония подразумевает образование зародыша вне зародышевого мешка из клеток соматических тканей семязачатка (из клеток интегумента). Интегументальную эмбрионию могут подразделять на: 1) индуцированную, то есть связанную с оплодотворением или, по крайней мере, с опылением и

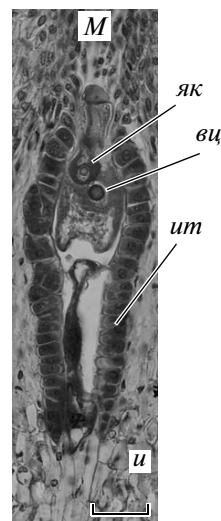


Рис. 2. Зрелый зародышевый мешок перед опылением.

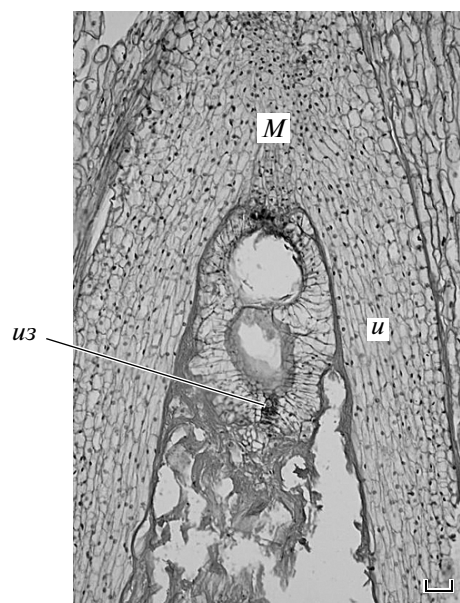


Рис. 3. Зародышевый мешок на 7-е сутки после опыления; оплодотворение не произошло, идет дегенерация элементов зародышевого мешка, ослизнение окружающих тканей интегумента и формирование интегументального зародыша.

2) автономную не индуцированную, то есть не связанную ни с опылением, ни с оплодотворением (Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1976); с другой стороны, существует точка зрения, что для формирования адвентивных зародышей опыление не требуется и индуцированной эмбрионии не существует (Naumova, 1993).

Адвентивная эмбриония встречается sporadически по всему филогенетическому древу цветковых растений и обнаружена более, чем у 250 видов из

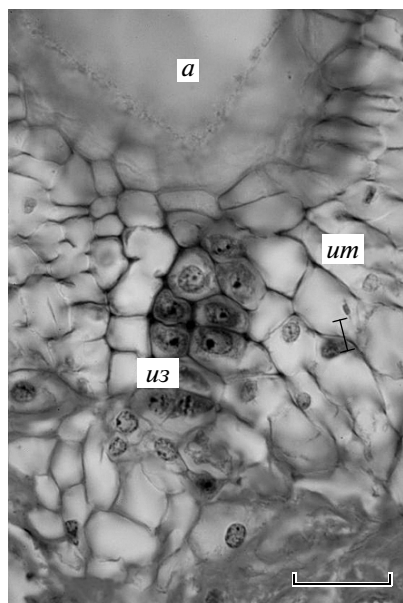


Рис. 4. Зародышевый мешок на 7-е сутки после опыления; интегументальный зародыш.

37 семейств цветковых растений (Наумова, 2008). Тем не менее, в сем. Asteraceae, где широко встречаются различные типы апомиксиса (Солнцева, 1987, Сагман, 1995 и др.), интегументальная эмбриония отмечалась редко. Среди литературных данных уда-

лось обнаружить четыре работы, где отмечалось это явление. Интегументальная эмбриония была подробно описана у *Melampodium divaricatum* (Maheswari Devi, Pullaiah, 1976a), а также у *Carthamus tinctorius* (Maheswari Devi, Pullaiah, 1976b, 1977), и у пентаплоидной формы *Hieracium pilosella* (Росан, Weislo, 1995); есть сведения о наличии адвентивной эмбрионии (без уточнения нуцеллярной или интегументальной) у *Hieracium alpinum* (Руденко, 1961). Упоминания о формировании интегументальных зародышей у культурного подсолнечника или его ближайших диких сородичей в литературных источниках обнаружить не удалось.

Формирование интегументальных зародышей у подсолнечника идет аналогично тому, как это было описано у *Melampodium divaricatum*. Для этого вида также отмечалось и образование апоспорических мешков. Как следствие этих процессов (апоспории и адвентивной эмбрионии), оказалось характерным наличие полиэмбрионии. Отдельно авторы работы обращают внимание, что при наличии эндосперма идет нормальное развитие интегументальных зародышей (Maheswari Devi, Pullaiah, 1976a).

В нашем опыте использовалось однократное опыление пыльцой дикаря, что дает низкую вероятность двойного оплодотворения. Формирование эндосперма в исследованных семязачатках наблюдать не удалось. Вероятно, именно отсутствие эндосперма тормозило развитие зародыша и приводило к его

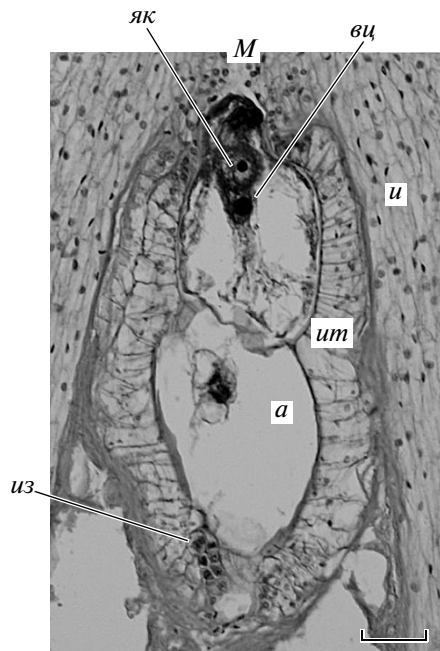


Рис. 5. Зародышевый мешок на 7-е сутки после опыления; оплодотворение не произошло, основные элементы зародышевого мешка еще сохраняются, идет ослизнение окружающих тканей интегумента и формирование интегументального зародыша.

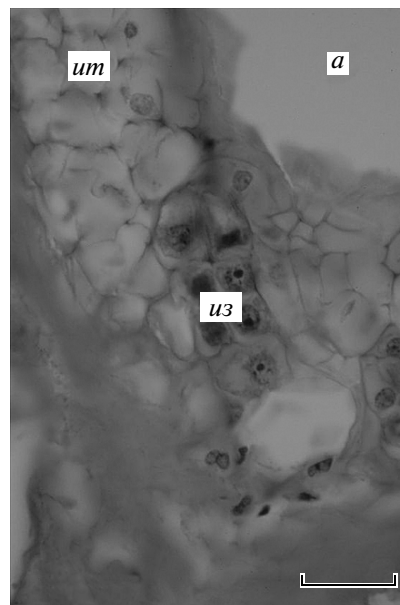


Рис. 6. Зародышевый мешок на 7-е сутки после опыления; интегументальный зародыш.

а – антипода, *вц* – вторичное ядро центральной клетки, *з* – завязь, *зм* – зародышевый мешок, *и* – интегумент, *ит* – интегументальный тапетум, *из* – интегументальный зародыш, *м* – микропиле, *сз* – семязачаток, *як* – яйцеклетка. Масштабная линейка, мкм: 1 – 100; 2, 3, 5 – 50; 4, 6 – 25.

дальнейшей гибели. В итоге к концу срока созревания мы наблюдали формирование шуплых семян без зародыша. В селекционной работе часто используется многократное опыление пыльцой дикого вида, если учитывать что вторичное ядро центральной клетки сохраняется довольно долго, то возможно его оплодотворение при повторных опылениях и формирование нормального эндосперма, необходимого для развития зародышей. По аналогии с реализованной и нереализованной апогамией (Камелина, 2000), мы можем говорить о реализованной и нереализованной интегументальной эмбрионии. В нашем исследовании мы обнаружили случаи интегументальной эмбрионии у подсолнечника и, опираясь на сходные данные для других видов сложноцветных, предполагаем, что она может быть реализована при нормальном развитии эндосперма.

Опираясь на литературные данные (Молчан, 1973; Петров, 1988), можно предположить, что опыление культурного подсолнечника пыльцой дикого вида *Helianthus* и отсутствие нормального оплодотворения служат стимулом к развитию репродуктивной системы по альтернативному пути и появлению различных аномалий в морфогенезе структур семязачатка.

Для разных систематических групп (Carman, 1995) отмечалось, что явления апомиксиса связаны с гибридизацией. ЦМС-линии получили стерильную цитоплазму от дикого вида подсолнечника (Leclercq, 1969) и, таким образом, имеют в своей родословной межвидовую гибридизацию (Воронова, Гаврилова, 2007). Вероятно, именно поэтому их репродуктивная система менее стабильна, чем у сортов, и в стрессовых условиях (опыление пыльцой другого вида, задержка или полное отсутствие оплодотворения) подключаются и начинают работать альтернативные пути в развитии (апоспория, интегументальная эмбриония), не характерные для системы размножения культурного подсолнечника, но присущие другим представителям сем. Asteraceae.

Ранее уже отмечалось для других объектов, что инициальные клетки интегументальных зародышей формируются на определенном этапе в развитии семязачатка, тогда, когда должен начинать свое развитие половой зародыш (Наумова, 2008). Сходную картину мы наблюдали и в нашем исследовании: интегументальные зародыши появлялись в семязачатках, где отсутствовал половой зародыш, в то время после опыления, когда в норме зародыш уже должен быть. Если нарушение происходило на более раннем этапе, то формировались альтернативные (апоспорические) зародышевые мешки. Формирование альтернативных (дополнительных) структур происходит в зависимости от общей стадии развития семязачатка и времени после опыления.

У амфимиктов реализация программы развития происходит без нарушений, а у апомиктов она происходит с некоторыми отклонениями, но, благодаря работе системы надежности репродукции (Батыги-

на, 1994б) и подключению альтернативных путей морфогенеза, приводит к положительному результату – формированию зародыша.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит за помощь в получении материала для исследований В.А. Гаврилову (ВНИИР им. Н.И. Вавилова), В.Т. Рожкову и Т.Т. Толстую, а также остальных сотрудников отдела Технической культуры и Интродукционно-карантинного питомника (КОС ВНИИР).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анащенко А.В., Попова А.И.* Коллекция дикорастущего подсолнечника и пути ее использования в селекции // Сельскохозяйственная биология. 1985. № 10. С. 9–12.
- Батыгина Т.Б., Виноградова Г.Ю.* Феномен полиэмбрионии. Генетическая гетерогенность семян // Онтогенез. 2007. Т. 38. № 3. С. 166–191.
- Воронова О.Н.* Аномалии в развитии репродуктивной системы подсолнечника // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008). Часть 1. Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск. Карельский научный центр РАН. 2008а. С. 262–265.
- Воронова О.Н.* Экспресс-анализ методом просветления и его использование в эмбриологии // Бот. журн. 2008б. Т. 93. № 10. С. 1620–1625.
- Воронова О.Н., Гаврилова В.А.* Апоспория у подсолнечника // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1535–1544.
- Гаврилова В.А., Анисимова И.Н.* Подсолнечник. СПб.: ВИР, 2003. 209 с.
- Дзюбенко Л.К.* Цитоембриологічне дослідження жіночої генеративної зони в насінному зачатку соняшника (*Helianthus L.*) // Укр. бот. журн. 1959. Т. 16. № 3. С. 8–19.
- Жинкина Н.А., Воронова О.Н.* К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 168–171.
- Камелина О.П.* Апогамия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Том. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 165–169.
- Лященко И.Ф.* Случаи отсутствия расщепления у гибридов подсолнечника // Докл. АН СССР. 1940. Т. 27. № 8. С. 824–826.
- Лященко И.Ф.* К гибридизации культурного подсолнечника с дикорастущим // Докл. АН СССР. 1941. Т. 30. № 3. С. 240–242.
- Лященко И.Ф.* Явление материнской наследственности у подсолнечника // Ученые записки Ростовского Гос. Университета. Т. 12. Труды биологического института. Вып. 1. 1948. С. 3–26.
- Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М.: Наука, 1954. 436 с.
- Молчан И.М.* О генетическом и физиологическом значении пыльцы у половых и апомиктических форм

- растений // Проблемы апомиксиса у растений и животных. Новосибирск, 1973. С. 220–228.
- Наумова Т.Н. Апомиксис и амфимиксис у цветковых растений // Цитология и генетика. 2008. Т. 42. № 3. С. 51–63.
- Орел Л.И., Вишнякова М.А., Константинова Л.Н. Ультраструктура экстратапетальной спорополлениновой мембраны пыльников подсолнечника // Цитология. 1984. Т. 26. № 7. С. 767–771.
- Петров Д.Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск: Наука, 1988. 211 с.
- Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М: Наука, 1976. 508 с.
- Пустовойт В.С. Основные направления селекционной работы // Подсолнечник. М: Колос, 1975. С. 153–163.
- Руденко Х.Ю. Апомиксис у деяких високогірних рослин Українських Карпат // Укр. бот. журн. 1961. Т. 18. № 5. С. 24–31.
- Симоненко В.К., Карпович Е.В. Цитологическое проявление различных типов мужской стерильности у подсолнечника // Научно-технический бюллетень Всесоюзного селекционно-генетического института. 1978. вып. 31. С. 32–38.
- Солнцева М.П. Семейство Asteraceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae–Asteraceae*. Л.: Наука, 1987. С. 318–331.
- Тодерич К.Н. Эмбриология подсолнечника (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* и другие): Дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 256 с.
- Устинова Е.Н. Явление апоспории у подсолнечника // Докл. АН СССР. 1955. Т. 100. № 6. С. 1163–1166.
- Устинова Е.Н. Изменчивость женского гаметофита у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 4. С. 111–117.
- Устинова Е.Н. Апомиксис у подсолнечника // Апомиксис и селекция. М: Наука, 1970. С. 110–116.
- Atlagic' J. Roles of interspecific hybridization and cytogenetic studies in sunflower breeding // *Helia*. 2004. V. 27, № 41. P. 1–24.
- Balk J., Leaver Ch.J. The PET1-CMS mitochondrial mutation in sunflower is associated with premature programmed cell death and cytochrome c release // *The Plant Cell*. 2001. V. 13. P. 1803–1818.
- Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // *Apomixis Newsletter*. 1995. № 8. P. 39–53.
- Christov M. Hybridization of cultivated sunflower and wild *Helianthus* species // *Compositae: Biology and utilization. Proceedings of the International Compositae Conference*. Kew: Royal Botanic Gardens. 1994. V. 2. P. 603–615.
- Faure N., Serieys H., Cazaux E., Kaan F., Berville A. Partial hybridization in wide crosses between cultivated sunflower and the perennial *Helianthus* species *H. mollis* and *H. orgyalis* // *Annals of Botany*. 2002. V. 39. P. 31–39.
- Gavrilova V.A., Tolstaya T.T., Rozhkova V.T. Analysis of interspecific hybrids resulting from crosses between perennial wild *Helianthus* species and the cultivated sunflower // *FAO Progress Report 1995–1996*. Germany, 1997. P. 75–80.
- Gotelli M.M., Galati B.G., Medan D. Embryology of *Helianthus annuus* (Asteraceae) // *Ann. Bot. Fennici*. 2008. V. 45. № 2. P. 81–96.
- Horner Y.T., Jr. A comparative light- and electron-microscopic study of microsporogenesis in male-fertile and cytoplasmic male-sterile sunflower (*Helianthus annuus*) // *American Journal of Botany*. 1977. V. 64, № 6. P. 745–759.
- Leclercq P. Une sterilité cytoplasmique chez le tournesol // *Ann. Amélior. Plant*. 1969. T. 19. P. 99–106.
- Maheswari Devi H., Pullaiah T. Embryological investigations in the *Melampodinae*. I. *Melampodium divaricatum* // *Phytomorphology*. 1976a. V. 26. № 1. P. 77–86.
- Maheswari Devi H., Pullaiah T. Embryology of safflower (*Carthamus tinctorius*) // *Botanique (Nagpur)*. 1976b. V. 7. P. 63–70.
- Maheswari Devi H., Pullaiah T. Embryological abnormalities in *Carthamus tinctorius* Linn. // *Acta Bot. Indica*. 1977. V. 5. P. 8–15.
- Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization // *Can. J. Bot.* 1973a. V. 51. P. 863–878.
- Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization // *Can. J. Bot.* 1973b. V. 51. P. 879–890.
- Naumova T.N. Apomixis in Angiosperms. Nucellar and integumentary embryony. Boca Ration: CRC Press, 1993. 144 p.
- Pocan E., Wcisło H. Embryological analysis of *Hieracium pilisella* L. from Poland // *Acta Biologica Cracovensia. Series Botanica*. 1995. V. 37. P. 53–61.
- Yan H., Yang H.-Y., Jensen W.A. Ultrastructure of the developing embryo sac of sunflower (*Helianthus annuus*) before and after fertilization // *Can. J. Bot.* 1991. V. 69. № 1. P. 191–202.

Integumental Embryony in CMS Sunflower Line

O. N. Voronova

Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 197376 Russia
e-mail: o_voronova@list.ru

Abstract—In ovules of cultural sunflower (*Helianthus annuus* L.) CMS line VIR 116, which were pollinated by wild perennial specie *H. occidentalis*, the integumentary embryos have been revealed. They are found out at 7–9 days after pollination in embryo sacs where there was no normal fertilization. The integumentary embryos arise from somatic cells of a parent organism and their occurrence can be one of the reasons matroclinal inheritances at interspecific hybrids.

Keywords: integumentary embryony, interspecies hybridization, CMS, sunflower