

УДК 581.3+58.086 (477.75) (091)  
DOI 10.36305/0201-7997-2019-149-177-198

## **ИССЛЕДОВАНИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ В НИКИТСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ**

**Светлана Васильевна Шевченко, Юрий Владимирович Плугатарь**

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН  
пгт. Никита, г. Ялта, 298648, Россия e-mail: shevchenko\_nbs@mail.ru

**Аннотация.** В работе представлены результаты изучения репродуктивной биологии ряда высших растений и показаны особенности формирования их генеративных структур, опыления, оплодотворения и семяобразования; установлено, что изученные виды обладают высоким репродуктивным потенциалом, им свойственны сопряженность в развитии мужских и женских гаметофито- и гаметогенезов, связь и соответствие развития элементов цветка и насекомых-опылителей и т.д. Указано, что лимитирующими факторами высокого результата воспроизведения и размножения изученных растений являются аномалии процессов формирования генеративных структур, возникающие в критические периоды под воздействием экстремальных факторов внешней среды, слабый обмен генетической информацией вследствие прерывистости ареала и малочисленности ценопопуляций, а также антропогенное воздействие. Показано, что современное состояние природных ценопопуляций изученных редких видов флоры Крыма вызывает необходимость разработки и строгого соблюдения научно обоснованных мер их охраны

**Ключевые слова:** генеративные структуры, мужской и женский гаметофиты, опыление, репродукция, семяобразование

Одной из важнейших проблем современности является проблема сохранения биоразнообразия, в том числе фиторазнообразия, поскольку «... угроза сохранению отдельных видов и экосистем еще никогда не была так велика, как сегодня, когда рост населения и последствия его хозяйственной деятельности приводят к необратимым изменениям природы нашей планеты» [1]. «... И если не принять в ближайшее время действенные меры..., то к середине XXI века могут быть потеряны 2/3 из 300 000 видов растений, обитающих в настоящее время на Земле» [48]. Исследования по репродуктивной биологии растений, включающие процессы формирования мужских и женских генеративных структур, дифференциации половых элементов, опыления, оплодотворения, семяобразования и диссеминации, позволяют выявить закономерности воспроизведения и размножения растений в условиях их естественного произрастания, в процессе создания новых форм и сортов, а также при интродукции [2, 3, 4, 5, 6, 7, 27, 34, 42, 43, 44, 60, 61, 72, 79 и др.]. Следует подчеркнуть, что значение сведений репродуктивной биологии для систематики и филогении, генетики, селекции и интродукции известно давно и об этом свидетельствуют работы В.А. Поддубной-Арнольди [42], М.С. Яковлева [84], Т.Б. Батыгиной [6], Е.Л. Кордюм [23, 24], А.А. Чеботаря [67, 68], О.П. Камелиной [21], Шамрова И.И. [69, 70] и других отечественных ученых. Однако, несмотря на всю значимость этих процессов, по мнению известного ученого-теоретика и практика Эдуарда Семеновича Терехина, «Изучению процессов воспроизведения и размножения растений в современной ботанике уделяется явно недостаточное внимание. Этот вывод основывается на сознании того исключительного значения, которое процессы репродукции имеют не только в регулярном возобновлении растительного покрова, но восстановлении нарушенной вследствии все возрастающего антропогенного давления самой основы нашего существования – многообразного мира растений. Поэтому вполне оправданы возобновляющиеся времена от времени попытки привлечь внимание научных кругов к проблемам репродукции и особенно семенной репродукции растений» [61, С.21]. Особенno важны знания

указанных процессов для редких и исчезающих видов растений, поскольку дают возможность установить причины снижения их численности и разработать научно-обоснованные приемы оптимизации воспроизведения и размножения и, в конечном итоге, сохранения вида, расселения его и удержания им территорий. Этим вопросам в Никитском ботаническом саду (НБС), начиная с 70-х годов прошлого столетия, уделяется очень большое внимание. В целом же, в НБС цитолого-эмбриологические исследования проводятся с 70-х годов XIX века, и первыми в этом плане считаются работы по растительной гистологии, в которых описаны особенности строения клетки растения и указывается, что клетка ограничивается плотной оболочкой и имеет ядро и водянистое содержимое [64, 65]. В это же время большое внимание уделялось изучению винограда, результаты его изложены в ряде публикаций, в том числе в «Руководстве по виноградарству», в котором дана ботаническая характеристика винограда, описано распространение его в мире, подчеркнуто значение виноградарства для России и даны рекомендации по размножению и уходу за виноградом и виноградниками [66].



1



2



3

**Некоторые ведущие сотрудники лаборатории цитологии НБС (1 – Елманов С.И., 2 – Здруйковская А.И., 3 – Ругузов И.А.).**

Позднее, в начале XX века в созданном отделе генетики и селекции НБС активно проводились работы по культуре табака, причем сначала на зарубежных сортах, семена которых получали из стран Северной и Южной Америки, Турции. Затем, в результате проведенных сотрудниками сада опытов по отдаленной гибридизации, полиплоидии, экспериментальному мутагенезу, были созданы отечественные рентгеномутантные формы и полипloidные сорта (Дюбек, Никитский 44, Американ 572 и др.), использование которых позволило создать табачные плантации по всему югу России. При этом проводились цитологические исследования получаемых гибридов и сортов, их карио- и фенотипы, взаимосвязь этих признаков [62, 63]. В отделе проводились генетико-селекционные работы и овощных культур (томата, перца, баклажана), изучалась наследуемость различных признаков, способность к естественному скрещиванию [8, 9]. В 50-е годы значительное внимание было обращено на цитолого-эмбриологические исследования плодовых, технических и декоративных культур в связи с их селекцией и интродукцией. Был проведен цитологический анализ вишне-черешневых, яблоне-айловых и миндально-персиковых гибридов. Особое внимание было уделено изучению процессов формирования генеративных почек, опыления и оплодотворения плодовых культур в связи с их морозо- и зимостойкостью. В результате была установлена корреляция между стадией развития генеративных почек и их морозостойкостью, а разработанная методика определения морозо- и зимостойкости используется и до сих пор [10, 13, 14, 15, 37].

В 50-70-е годы прошлого столетия были начаты исследования с применением метода культуры *in vitro* изолированных органов и тканей. В НБС впервые в Советском Союзе был разработан метод изолированных зародышей, позволивший получить ряд ценных сортов черешни, груши, персика, миндаля, хурмы [17,18,19, 20]. Ряд исследований были посвящены вопросам самоплодности и апомиксиса у абрикоса (*Armeniaca vulgaris* Lam.), а также особенностям эмбриологии *Withania somnifera* (L.) Dunal. и *Coffea arabica* L. [28,29]. Активно проводились исследования репродуктивных особенностей плодовых, цветочных декоративных и эфирномасличных растений [49,50,51].

На основании многолетних исследований составлена математическая модель продуктивности лаванды, а также показана перспективность использования в селекции лаванды комплекса генетических методов – межвидовой гибридизации, полипloidии и инбридинга, которая позволяет дифференцированно подходить к решению теоретических и практических задач [45, 46, 47].

В НБС были также организованы исследования структурной организации хромосом высших растений, в результате которых было показано влияние промышленного загрязнения и гамма-облучения на уровень хромосомных аберраций [12, 25, 83].

С целью выявления общих закономерностей формирования мужских и женских генеративных структур высших растений были проведены исследования ряда покрытых и голосеменных растений [39, 40, 41, 72, 81 и др.]. На основании установленных закономерностей разработаны некоторые гипотезы и теории: гомеостатической теории двойного оплодотворения, концепции неоплазмогенеза, органеллогенеза и др. В результате анализа тапетогенеза цветковых растений показано, что «тапетум обладает наиболее мощным метаболическим потенциалом по сравнению с другими слоями стенки микроспорангия. Он приспособлен к использованию промежуточных и конечных продуктов метаболизма других слоев стенки микроспорангия...» [67]. Также сформулирован морффункциональный статус гаметогенеза, раскрывающий «наследственно закрепленные проявления структуры и функции, на которых зиждется гаметная селективность, эмбриональная детерминация, адаптация и устойчивость популяций» [68].

Как известно, репродуктивная биология растений – это весьма сложная и важная отрасль ботанической науки, включающая изучение ряда последовательных и взаимосвязанных процессов развития генеративных элементов цветка, а также цветение, опыление, семяобразование, диссеминацию и прорастание семян. Знание указанных процессов позволяет установить критические периоды в репродукции того или иного вида, определить и показать особенности формирования генеративных структур и их функции, разработать приемы улучшения воспроизведения и размножения редких и исчезающих видов, а также разработать приемы повышения эффективности селекционной и интродукционной работы.

В течение ряда лет в НБС проводилось изучение особенностей эмбриологии и семенного размножения голосеменных растений, интродуцированных на юг Крыма, и представителей местной флоры. В результате получены новые данные по репродуктивной биологии некоторых голосеменных: подробно описаны процессы формирования мужских и женских генеративных структур у *Cedrus deodara* (D.Don) G.Don., *C. libani* A. Rich., *C. atlantica* Manetti, *Pinus pallasiana* Lamb., *Juniperus excelsa* Bieb., *J. foetidissima* Willd., *J. oxycedrus* L., *Taxus baccata* L.; разработаны методические рекомендации по элитному семеноводству тиса ягодного и можжевельника высокого; способы определения мутагенного канцерогенного и тератогенного эффекта химических соединений в воздухе; проращивания пыльцы тисовых, таксодиевых и

кипарисовых; контролируемого опыления хвойных из семейства сосновых; создано устройство для сепарации пыльцы хвойных пород [52, 53, 54, 57, 58 и др.). Даны детальная характеристика особенностей репродуктивной биологии 5 видов рода *Ephedra*, 3 из которых интродуцированы в НБС, и 2 другие – представители флоры Крыма [56]. На основании изучения некоторых видов из семейств Taxodiaceae, Taxaceae, Ephedraceae, Cephalotaxaceae и Cupressaceae показаны особенности процессов формирования их мужских и женских спорангииев, антэкологии и семяобразования [55, 56].

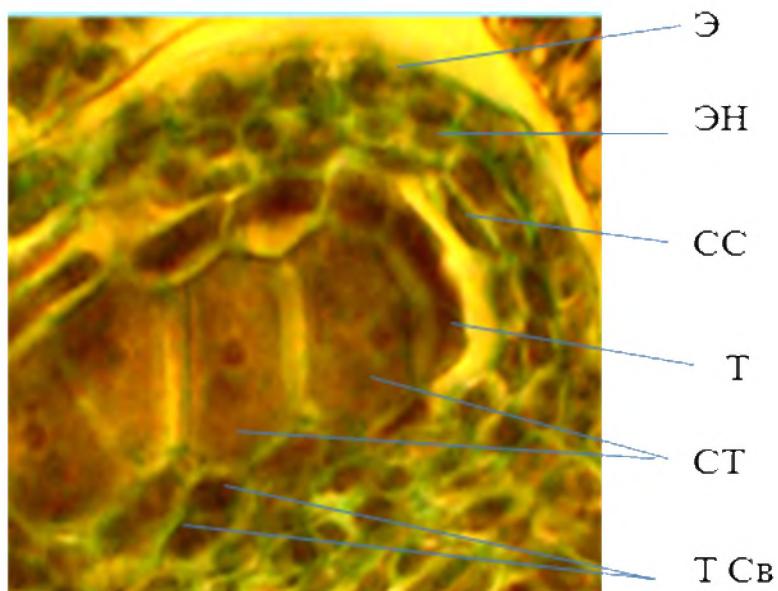
В результате изучения процессов развития репродуктивных структур у ряда интродуцированных в ГНБС представителей семейств Magnoliaceae (*Magnolia grandiflora* L., *M. kobus* DC., *Liriodendron tulipifera* L.), Annonaceae (*Asimina triloba* (L.) Dun, Davidiaceae (*Davidia involucrata* Baill.), Nyssaceae (*Camptotheca acuminata* Decne), Rhamnaceae (*Zizyphus jujuba* Mill.), Oleaceae (*Olea europaea* L.), Ranunculaceae (*Clematis heracleifolia* DC. var. *davidiana*) выявлены особенности формирования их генеративных структур, процессов опыления, оплодотворения и эмбриогенеза в зависимости от систематической принадлежности таксона. Сравнительный анализ изученных видов позволил установить у них как черты сходства (симультанный тип образования тетрады микроспор, за исключением *Asimina triloba*, у которой тетрада микроспор образуется сукцессивно, секреторный тапетум, анатропный семязачаток, наличие гипостазы), так и различия (типы формирования стенки микроспорангия, строение пыльцы, зародышевого мешка, эмбрио-и эндоспермогенеза). Согласно разработанным В.А. Поддубной-Арнольди [42], А.Л. Тахтаджяном [59] и G.L. Davis [89] морфолого-эволюционных рядов, у изученных видов выявлены признаки примитивности и продвинутости. Это свидетельствует о наличии явления гетеробатии в их репродуктивной сфере, показывающее, что эволюционные преобразования генеративных структур происходят гетерохронно и не всегда совпадают с темпами эволюции других морфологических признаков, хотя и явно прослеживается тенденция к прогрессивной эволюции комплекса признаков системы репродукции. Определено также, что тапетум может быть производным не только париетального слоя стенки пыльника и меристемы связника, но также и спорогенной ткани, как, например, у представителей семейства Annonaceae (*Asimina triloba*), что иллюстрирует возможность двойственной судьбы спорогенной ткани и способности дифференциации ее как в микроспороциты, так и в тапетум. В данном случае следует говорить об отсутствии у части клеток спорогенной ткани процесса дифференциации в микроспороциты, а не об их "стерилизации". Кроме того, эти данные служат дополнительным показателем полифункциональной роли тапетума в формирования микроспор и пыльцевых зерен [72, 73].

Результаты антэкологических наблюдений показали, что синдром опыления представлен специфическими для каждого из изученных таксонов и весьма совершенными приспособлениями, обеспечивающими перекрестное опыление (протогиния у *Asimina triloba*, протерандрия и геркогамия у *Zizyphus jujuba*, протерандрия у *Magnolia kobus* и *Olea europaea*). Явно прослеживается взаимосвязь между способом опыления и морфологией пыльцевых зерен, например, крупная, с толстой экзиной и покрытая полленкитом пыльца у энтомофильной *Asimina triloba*, и мелкая, легкая пыльца у анемофильной *Davidia involucrata*; сочетание признаков, способствующих как энтомофилии, так и анемофилии у *Olea europaea* и *Camptotheca acuminata*, для которых характерен смешанный тип опыления. Эти данные иллюстрируют специфические идиоадаптации, обеспечивающие эффективное опыление. Установленные особенности формирования генеративных структур и семян у *Zizyphus jujuba* и *Olea europaea* позволили разработать способ повышения

эффективности гибридизации и ускоренного получения гибридного потомства [72, 80, 82]. На основании сравнительного изучения генеративной сферы *Davida involucrata* и представителей семейств Alangiaceae, Nyssaceae, Cornaceae выявлен ряд эмбриологических признаков, подтверждающих самостоятельность семейства Davidiaceae в порядке Cornales. Сравнительный анализ эмбриологических особенностей представителей разных семейств порядка Magnoliales подтвердил целесообразность выделения из него самостоятельного порядка Annonales [22, 72, 73, 78].

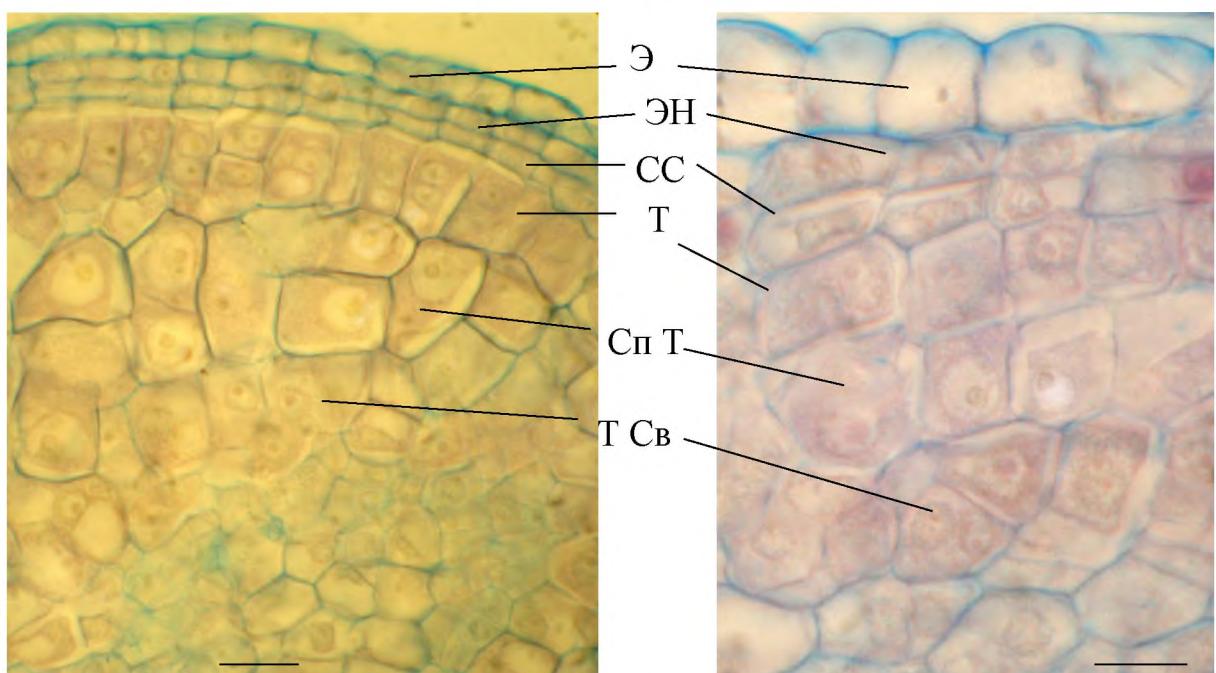
На сегодняшнем этапе исследования репродуктивной биологии ценных интродуцированных видов растений и редких и исчезающих видов флоры Крыма сотрудниками НБС продолжаются и активно развиваются. По данным В.Н. Голубева [11] и А.В. Ены [16], во флоре Крыма насчитывается более 15% видов, имеющих тот или иной статус редкости. Объектами наших исследований являются представители различных семейств: Ericaceae (*Arbutus andrachne* L.), Anacardiaceae (*Pistacia mutica* Fisch et Mey), Ranunculaceae (*Adonis vernalis* L., *Clematis* sp.), Brassicaceae (*Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel., *Cardamine graeca* L.), Lamiaceae (*Lamium glaberrimum* (C.Koch) Taliev, *Sideritis syriaca* L.), Papaveraceae (*Glaucium flavum* Crantz.), Orchidaceae (*Orchis purpurea* Huds, *Orchis provincialis* Balb. ex DC, *Dactylorhiza romana* (Seb. Et Mauri) SOO, *Cistaceae* (*Fumana thymifolia* (L.) Spach et Webb, *Campanulaceae* (*Adenophora taurica* (Sukach) Juz., *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz., *C. talievii* Juz.), Asphodelaceae (*Asphodeline lutea* (L.) Rchb. и *A. taurica* (Pall. et Bieb.) Endl. Paeoniaceae (*Paeonia tenuifolia* L.) и др. Цель исследований заключается в выявлении закономерностей формирования генеративных структур, определении причин снижения численности редких видов и стратегии их воспроизведения и размножения, а также возобновления ценопопуляций [71, 78, 79 и др.]. На основании изучения репродуктивной биологии орхидей установлены некоторые закономерности формирования их генеративных структур, показаны весьма своеобразные особенности системы опыления и выявлен наиболее уязвимый этап в этой системе – взаимоотношение цветок-опылитель [30, 31, 32, 33, 90].

Известно, что андроцей является одной из важнейших структурно-функциональных частей цветка и представляет собой совокупность тычинок. От того, как будет развиваться андроцей, сколько пыльников в цветке, какова последовательность их развития, какое положение в пространстве они занимают, достаточно ли для эффективного опыления образуется фертильной пыльцы во многом зависит стратегия жизнедеятельности вида. Развитие стенки микроспорангия у одних видов идет по центробежному типу (*Lamium glaberrimum*, *Sideritis syriaca*, *Fumana thymifolia*, *Campanula sibirica*, *C. taurica*, *C. talievii*), у других – по центростремительному (*Arbutus andrachne*, *Pistacia mutica*, *Glaucium flavum*, *Asphodeline lutea* и *A. taurica*). При общем типе генезиса у ряда видов, для большинства характерны и некоторые специфические черты. Так, например, у *Fumana thymifolia* спорогенная ткань представлена одним слоем радиально вытянутых крупных клеток, а у *Lamium glaberrimum* центробежного типа спорогенная ткань состоит из 2-х четко выраженных и плотно прижатых друг к другу слоев [77, 79, 87] (рис. 1, 2).



**Рис. 1. Фрагмент микроспорангия *Fumana thymifolia* (Э – эпидерма, ЭН – эндотеций, СС – средний слой, Т – тапетум, СпТ – спорогенная ткань, Т Св – тапетум связника)**

Fig. 1 - Microsporangium fragment of *Fumana thymifolia* (Э – epidermis, ЭН – endotecium, СС – middle layer, Т – tapetum, СпТ – sporogenous tissue, Т Св – tapetum of connective)



**Рис. 2. Фрагменты микроспорангия *Lamium glaberrimum***  
Fig. 2 - Microsporangium fragment of *Lamium glaberrimum*

У *Glaucium flavum*, *Asphodeline lutea* и *A. taurica* с центростремительным типом формирования стенки микроспорангия спорогенная ткань 3-4 слойная [74, 75] (рис. 3).

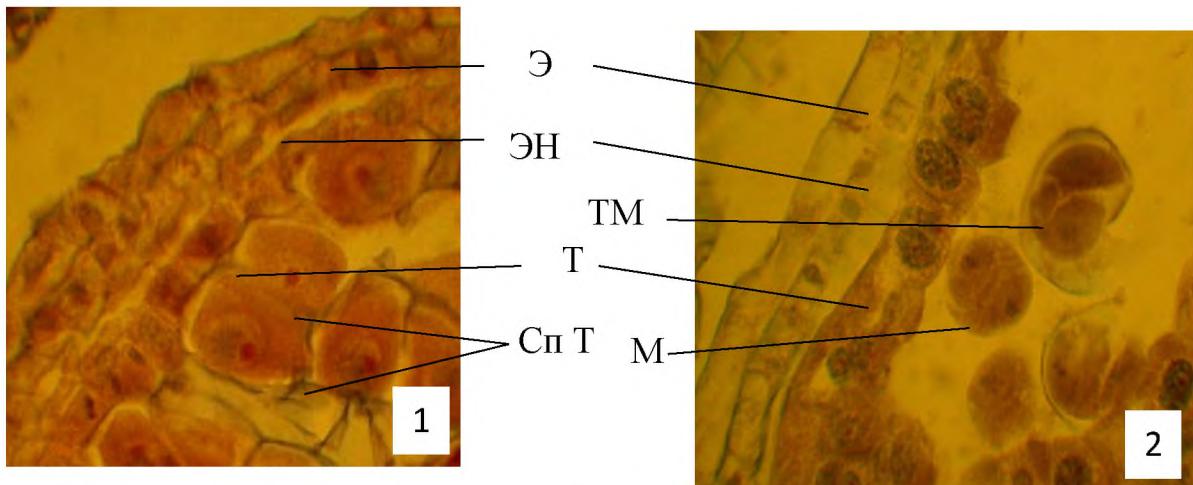


Рис. 3. Фрагменты микроспорангииев *Asphodeline lutea* на стадии спорогенной ткани (1) и на стадии мейоза и тетрадогенеза (2) (ТМ – тетрада микроспор, М – мейоз)

Fig. 3. Microsporangium fragment of the *Asphodeline lutea* at stage of sporogenous tissue (1) and at stage meiosis and tetradeogenesis (2) (TM – tetrads of microspores, M – meiosis)

Особое место занимает *Arbutus andrachne*, у которого стенка микроспорангия тоже формируется центростремительно, спорогенная ткань представлена 2-3 рядами, но при этом в эндотеции не откладываются фиброзные утолщения, а в клетках эпидермиса образуются танины, препятствующие слипанию стенок микроспорангия и способствующие оставаться открытыми верхушечным порам, через которые происходит поллинация (рис. 4). Зрелые пыльцевые зерна *Arbutus andrachne* тетраидные, тетрады микроспор не распадаются, спермиогенез проходит в пыльцевых зернах (рис. 4) [72, 79].

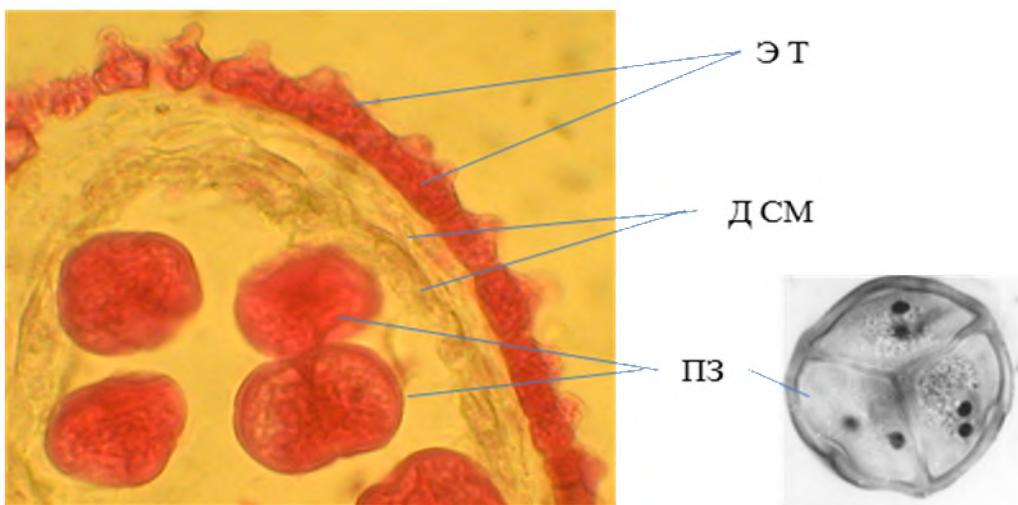


Рис. 4. Фрагмент микроспорангия *Arbutus andrachne* на стадии зрелых пыльцевых зерен (ЭТ – клетки эпидермы, заполненные танином; Д СМ – дегенерирующие клетки стенки микроспорангия; ПЗ – пыльцевые зерна)

Fig. 4. Microsporangium fragment of the *Asphodeline lutea* at stage of mature pollen grains (ЭТ – cells of epidermis, which are thick with tannin; Д СМ – degenerative cells of the microsporangium well; ПЗ – pollen grains)

В процессе формирования мужских генеративных структур наиболее уязвимым является мейоз, который проходит в довольно узком диапазоне температур (своем для

разных видов) и резкие колебания температуры приводят к нарушениям в процессах генезиса. Эти нарушения выражаются в выбросе хромосом за пределы пластинки на стадии метафазы I, отставании хромосом и выбросов их за пределы ахроматинового веретена на стадии анафазы I. Наблюдаются нарушения и в процессе дифференцирующего митоза. Все это в конечном итоге приводило к образованию дефектных пыльцевых зерен и их дегенерации, при этом среднее количество аномальной пыльцы составляло около 20% [27, 35, 36]. Образование тетрады микроспор у большинства изученных нами видов происходит симультанно, и только у *Asphodeline lutea* и *A. taurica* наблюдался сукцессивный тип тетраудообразования [76].

Женская генеративная сфера – одна из наиболее стабильных и защищенных частей цветка, относительно устойчивая к влиянию внешних факторов, и патология ее свидетельствует, как правило, о серьезных проблемах воспроизведения и семенного размножения вида. Семязачатки формируются на плаценте и представляют собой защищенный покровами мегаспорангий. Состоит семязачаток из нуцеллуса, окруженного одним или двумя интегументами и прикрепленного к плаценте фуникулусом. В зависимости от того, каково положение микропиле по отношению к плаценте и фуникулусу, семязачаток может быть атропным, анатропным или гемитропным. У большинства нами изученных видов семязачаток анатропный, и только у *Fumana thymifolia* он атропный (ортотропный), а у *Pistacia mutica* – гемитропный. По степени развитости нуцеллуса семязачатки у анализируемых нами видов крассинуцеллятные (*Adonis vernalis*, *Pistacia mutica*, *Glaucium flavum*, *Fumana thymifolia*, *Asphodeline lutea* и *A. taurica*) (рис. 5), тенуинуцеллятные (*Arbutus andrachne*, представители рода *Jasminum*) или медионуцеллятные (*Lamium glaberrimum*, *Campanula sibirica*, *C. taurica*, *C. talievi*) (рис. 6). Для *Arbutus andrachne* характерно наличие гипостазы, для *Lamium glaberrimum*, *Cardamine graeca*, *Campanula sibirica*, *C. taurica*, *C. talievi*, *Asphodeline lutea*, *A. taurica* и *A. temnior* свойственно развитие постаментоподиума. Эти структуры способствуют процессам генезиса элементов зародышевого мешка [26, 76, 85, 86].

Важнейшим этапом репродуктивной биологии вида, который иллюстрирует его пластичность, направление эволюции структур, является антэкологический аспект, включающий особенности цветения, развитие цветка и его элементов, взаимодействие с векторами опыления. Успешность опыления обеспечивается системами несовместимости, включая структурные особенности цветка (гетеростилия, протерандрия, протогиния, геркогамия), разные типы опыления у одного и того же вида (например, аллогамия и возможность автогамии у *Glaucium flavum*; полленкит на пыльцевых зернах *Lamium glaberrimum*, *Sideritis syriaca* [74, 87].

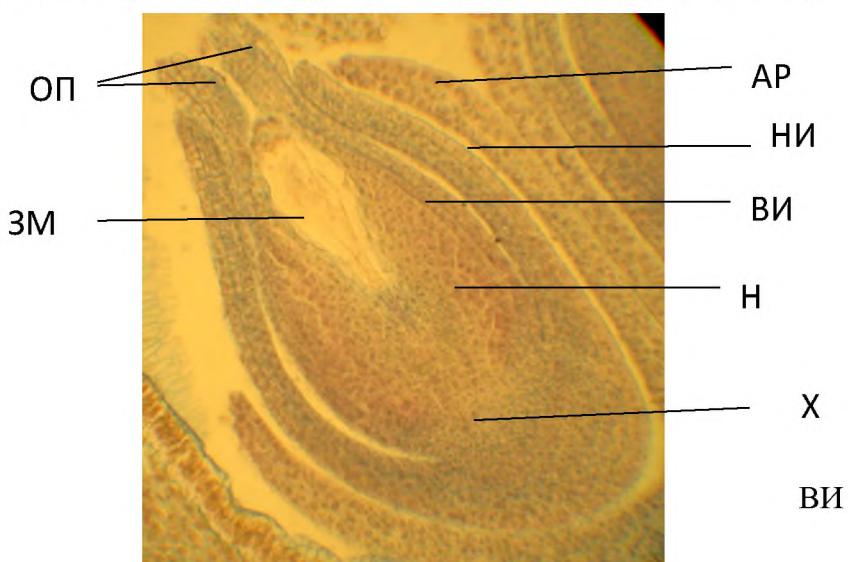


Рис. 5. Общий вид семязачатка *Asphodeline lutea* (ОП – оперкулум, АР – ариллус, ЗМ – зародышевый мешок, ВИ – внутренний интегумент; НИ – наружный интегумент; Н – нуцеллус; Х – халаза)

Fig. 5. General view of the *Asphodeline lutea* ovule (ОП – operculum, АР – aril, ЗМ – embryo sac, ВИ – inner integument; НИ – outside integument; Н – nucellus; Х – chalaza)

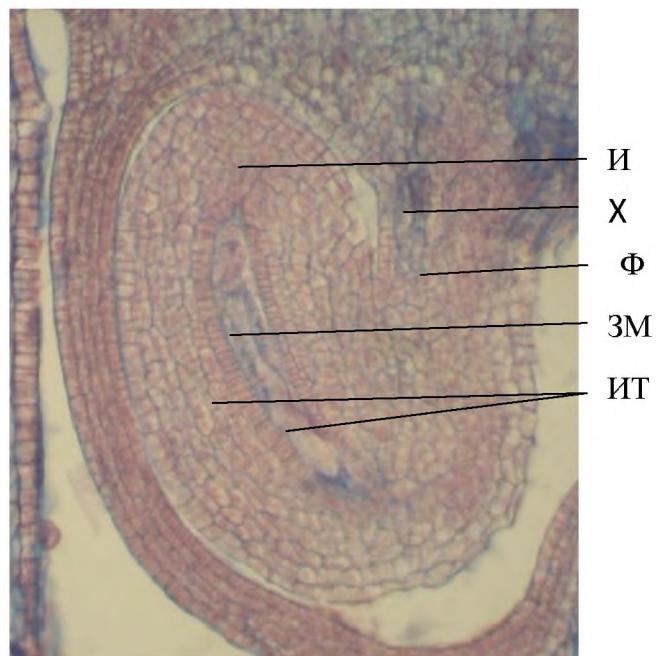
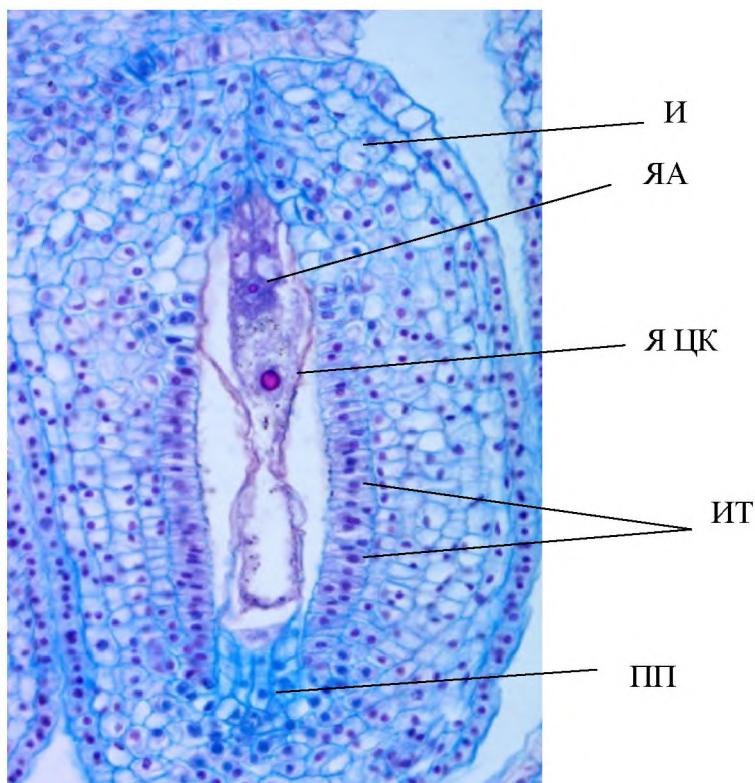


Рис. 6 А. Общий вид семязачатка *Lamium glaberrimum* (И – интегумент, ЗМ – зародышевый мешок, Ф – фуникулус, ИТ – интегументальный тапетум)

Fig. 6 A. General view of the *Lamium glaberrimum* ovule (И – integument, ЗМ – embryo sac, Ф – funiculus, ИТ – integumentary tapetum)

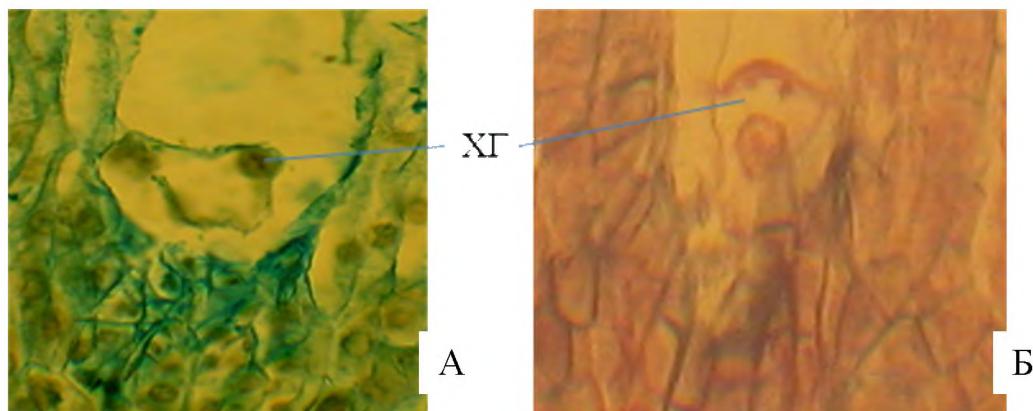


**Рис. 6 Б. Фрагмент семязачатка *Adenophora taurica* со зрелым зародышевым мешком (И – интегумент, ЯА – яйцевой аппарат, Я ЦК – ядро центральной клетки, ИТ – интегументальный тапетум, ПП – постаментоподиум)**

**Fig. 6 B. Ovule fragment of the *Adenophora taurica* with mature embryo sac (И – integument, ЯА – egg apparatus, Я ЦК – nucleus of the central cell, ИТ – integumentary tapetum, ПП – postamentopodium)**

Немаловажное значение в период цветения и опыления приобретают погодные условия: для энтомофильных растений необходимы наличие насекомых-опылителей, которые привлекаются нектаром (например, у *Campanula sibirica*, *C. taurica*, *C. talievii*, *Asphodeline lutea* и *A. taurica*) и яркой окраской цветка (*Glaucium flavum*), а также возможность переноса ими пыльцы, для анемофильных – солнечные ветренные дни.

Ключевыми звенями семенного размножения растений являются процесс оплодотворения, эндоспермо- и эмбриогенез. Уязвимость этих процессов может существенно повлиять на показатели воспроизведения и сохранения вида в условиях его природного ареала. В пределах изученных нами видов наблюдается определенное разнообразие типов эндоспермо- и эмбриогенеза, хотя таксоноспецифичность данных процессов существует. Эффективному протеканию опыления и оплодотворения способствуют различные приспособления, такие, как тяжи вытянутых клеток нуцеллуса в красинуцеллятных семязачатках, нуцеллярные колпачки, плацентарные и функулярные обтураторы и т.д. На успешность протекания ранних стадий эмбриогенеза при тубифлоральном типе эндоспермогенеза также оказывает влияние развитие гаусториев (рис. 7). Например, у *Campanula sibirica*, *C. taurica*, *C. talievii* формируются микропилярные и халазальные гаустории, а у *Asphodeline lutea* и *A. taurica* – халазальные.



**Рис. 7. Фрагменты семязачатков *Asphodeline lutea* (А) и *A. taurica* (Б) с халазальными гаусториями (ХГ)**

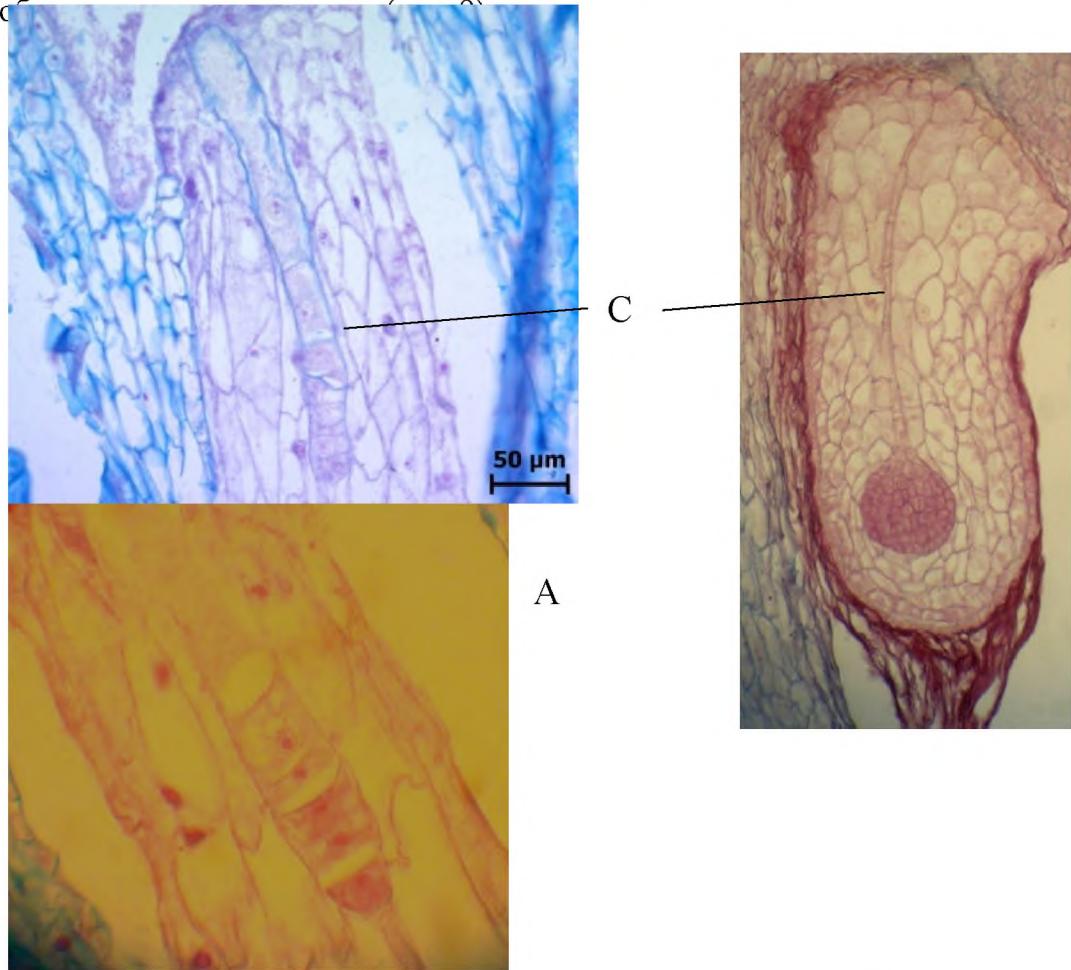
**Fig. 7. Ovules fragments of *Asphodeline lutea* (A) and *A. taurica* (B) with chalazal haustorium**

Немаловажную роль в развитии зародыша на ранних этапах эмбриогенеза играет супензор, который не только выносит проэмбрио в благоприятную для него среду (эндосперм), но и снабжает зародыш питательными веществами [91], участвует в регуляции ростовых процессов при помощи фитогормонов [88, 92]. Известно, что нитевидный тип супензора характерен для таксонов с тенуинуцеллятным семязачатком и целлюлярным эндоспермом с гаусториями [38]. Такого типа супензор мы наблюдали у видов рода *Campanula*, *Adenophora taurica* и у *Lamium glaberrimum* (рис. 8).

Эффективные процессы оплодотворения, эндоспермо- и эмбриогенеза приводят к формированию семян. У одних таксонов семена вполне сформированы и латентный

период у них довольно короткий. У других же семена при диссеминации имеют недоразвитые зародыши, и этим семенам необходим органический покой, во время которого происходит их дозревание. Такой тип семян характерен, например, изучаемым нами таксонам *Campanula* и *Lamium glaberrimum*, у которых органический покой предотвращает преждевременное их прорастание и способствует созданию банка семян в почве и выживанию вида.

Процесс диссеминации обеспечивается у разных видов различными способами и с помощью различных приспособлений, и образовавшиеся семена могут распространяться с помощью птиц (*Arbutus andrachne*), муравьев (*Adonis vernalis*), механического воздействия ветра или животных (*Campanula sibirica*, *C. taurica*, *C. talievi*, *Asphodeline lutea* A. *taurica*), чему также способствуют соответствующие осо-



**Рис. 8. Фрагменты семени *Adenophora taurica* (А) и *Lamium glaberrimum* (Б) на разных стадиях развития зародыша (С – супензор)**

**Fig. 8. Seed fragment of the *Adenophora taurica* (A) and *Lamium glaberrimum* (Б) at different stages embryo formation (C – suspensor)**

Анализируя полученные результаты изучения репродуктивной биологии ряда редких видов флоры Крыма можно сделать заключение, что репродуктивная система изученных таксонов обладает довольно высоким репродуктивным потенциалом, основным способом размножения является семенной и в качестве резервного отмечается вегетативное размножение. В качестве закономерностей, свойственных изучаемым видам, следует указать сопряженность развития мужских и женских генеративных структур, способствующая аллогамии, взаимозависимость стадий развития генеративных структур и фаз цветения; связь и соответствие развития

элементов цветка и насекомых-опылителей; наличие структурных элементов репродуктивной сферы, способствующих диссеминации, что особенно выражено у растений-баллистов, к которым относятся виды родов *Asphodeline* и *Campanula*, а также их слабую эксплерентность, то есть слабую способность к заселению незанятых территорий.

Наблюдаемые различные приспособления для эффективных опыления и диссеминации являются дополнительной иллюстрацией своего рода адаптаций, обеспечивающих эти процессы. Лимитирующими факторами высоко результативного воспроизведения и размножения являются аномалии процессов формирования генеративных структур, возникающие в критические периоды под влиянием экстремальных гидротермических условий внешней среды; отсутствие насекомых-опылителей в период цветения; слабый обмен генетической информацией вследствие прерывистости ареала и малочисленности ценопопуляций; а также антропогенное воздействие.



**Рис. 9. Плоды и семена *Asphodeline lutea* (А) и *Campanula talievii* (Б)**  
**Fig. 9. Fruits and seeds of the *Asphodeline lutea* (A) and *Campanula talievii* (B)**

Следует подчеркнуть, что современное состояние природных ценопопуляций изученных редких видов растений вызывает необходимость разработки и строгого соблюдения мер их охраны, определения условий антропогенного воздействия, введения в культуру и последующей репатриации.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев Л.Н., Горбунов Ю.Н. Роль ботанических садов России в сохранении биологического разнообразия растений / Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Мат-лы Третьей Междунар. научн. конф. (23-25 сентября 2003 г, Санкт-Петербург). Санкт-Петербург, 2003. С.5-7.
2. Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Ленинград: Колос, 1974. 206с.

3. Батыгина Т.Б. Пыльник как модель изучения морфогенетических потенций и путей морфогенеза / Развитие мужской генеративной сферы растений (морбофизиологические аспекты). Симферополь, 1983. С.9-10.
4. Батыгина Т.Б. Системный подход к проблеме дифференциации зародыша покрытосеменных растений / Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Ташкент, 1983 а. С.25-26.
5. Батыгина Т.Б. Завязь и семяпочка – сложная интегрированная система (сопряженность развития структур и некоторые аспекты транспорта веществ в генеративных структурах) / Морбофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений. Телави, 1984. С.6-8.
6. Батыгина Т.Б., Шамров И.И. Новый подход к трактовке структуры базальной области семязачатка / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Генеративные органы цветка. Санкт-Петербург: Мир и семья, 1994. С. 166-167.
7. Батыгина Т.Б. Феномен двойного оплодотворения / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Санкт-Петербург: Мир и семья, 1997. С. 31-45.
8. Борисенко Ф.Ф. К вопросу о генетической классификации винограда // Дневник Ленинградского съезда ботаников. 1928. С. 71-72.
9. Борисенко Ф.Ф. Селекция масличных и эфиромасличных культур в Государственном Никитском опытном ботаническом саду // Маслобойно-жировое дело. 1928 а. №2. С.41-46.
10. Браилко В.А., Губанова Т.Б. Морозостойкость и зимостойкость декоративных лиан рода *Lonicera* L. (Caprifoliaceae) на Южном берегу Крыма // Субтропическое и декоративное садоводство. 2018. №67. С. 142-152.
11. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма / Второе издание. Ялта, 1996. 126 с.
12. Гостев А.А., Крылов В.С., Орлянский Н.В. Роль выявляемой методом дифференциальной окраски структурной организации хромосом в процессах наследственности и изменчивости // Сб. научн. трудов Никит.бот. сада. 1983. Т.9. С.7-16.
13. Елманов С.И. Зимнее развитие цветковых почек персика и абрикоса // Сб. научн. трудов Никит.бот. сада. 1959. Т.29. С. 251-268.
14. Елманов С.И., Яблонский Е.А., Шолохов А.М., Судакевич Ю.В. Зимовыносливость генеративных органов персика, абрикоса и миндаля в связи с особенностями их развития // Сб. научн. трудов Никит.бот. сада. 1962. Т.37. С. 237-256.
15. Елманов С.И., Шолохов А.М., Яблонский Е.А. Анатомо-морфологические и физиологические исследования цветковых почек абрикоса в связи с особенностями их развития // Тез докл. На пленуме ВАСХНИЛ. Ялта, 1965. С. 7-9.
16. Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова / Симферополь, 2012. 232 с.
17. Здруйковская А.И. Культура зародышей в искусственных условиях как метод селекции раносозревающих сортов черешни, персика и груши // Сб. научн. трудов Никит.бот. сада. 1964. Т 37. С.256-270.
18. Здруйковская А.И., Бабасюк М.С. Опыление и оплодотворение семяпочек в культуре *invitro* // Докл. АН СССР. 1974. Т.218, №6. С.1482-1484.
19. Здруйковская А.И. Культура зародышей *in vitro* и получение новых форм растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1981. 33 с.
20. Здруйковская А.И. Эмбриокультура изолированных зародышей, генеративных структур и получение новых форм растений. Ялта, 2003. 336 с.

21. Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул: Изд-во «Арктика», 2009. 501 с.
22. Камелина О.П., Шевченко С.В. К эмбриологии *Davidia involucrata* (Davidiaceae) // Бот. журн. 1988. Т.73, №2. С.203-213.
23. Кордюм Е.Л. Значение эмбриологии для решения вопросов систематики и филогении покрытосеменных растений / Проблемы ботаники. Киев, 1971. С.196-215.
24. Кордюм Е.Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. К.: Наук. Думка, 1979. 220 с.
25. Кративенко Е.Ф., Башмакова Е.Ю., Иванова Е.В., Шкуратова Н.Н. Особенности дифференциальной окраски хромосом растений семейств лилейных, сложноцветных, зонтичных и розоцветных // Сб. научн. трудов Никит.бот. сада. 1983. Т. 91. С. 17-25.
26. Кузьмина Т.Н. Эмбриология и особенности естественного возобновления *Cardamine graeca* L. и *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. (сем.Brassicaceae) в Крыму: автореф. дис.... канд. биол. наук, Ялта, 2009. 21 с.
27. Кузьмина Т.Н. Формирование мужских генеративных структур у *Jasminum fruticans* L. (Oleaceae) // Ботанический журнал. 2018. Т. 103, № 5. С. 654–663.
28. Лагутова Е.И. Биологические и цитоэмбриологические особенности самоплодности абрикоса: автореф. дис. ... канд.биол.наук. Ялта, 1992. 26 с.
29. Лагутова Е.И. Эмбрио- и эндоспермогенез у самоплодных сортов *Armeniaca vulgaris* Lam. (Rosaceae) // Укр. бот.журн. 1993. Т.50, № 1. С.150-153.
30. Лагутова О.И. Цитоэмбриологическое исследование дикорастущих видов орхидей Южного берега Крыма: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 1992. 22 с.
31. Лагутова О.И. Эмбриогенез *O. purpurea* и *Orchis provincialis* Bailb. (Orchidaceae) // Бот.журн. 1993. Т.77, №12. С.53-58.
32. Лагутова О.И., Назаров В.В., Шевченко С.В. Семенное воспроизведение *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму // Бот.журн. 1996. Т. 81, №5. С. 56-59.
33. Лагутова О.И., Чеботарь А.А. Эмбриологические аспекты репродукции *Orchis provincialis* Bailb. в Крыму // Докл. АН России. 1993. Т.334, №4. С.59-60.
34. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.1981.96 с.
35. Марко Н.В. Эмбриология и особенности естественного возобновления *Adonis vernalis* L. и *Paeonia tenuifolia* L. в Крыму: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 2008. 21 с.
36. Марко Н.В. Шевченко С.В. Особенности мужской генеративной сферы *Paeonia tenuifolia* L. (Paeoniaceae) // Український бот. журн. 2008. Т.65, №2. С.252-262.
37. Мязина Л.Ф., Губанова Т.Б. Влияние некоторых климатических факторов на урожайность маслины европейской (*Olea europaea* L.) // Бюллетень Государственного ботанического сада. 2018. №129. С.101-105.
38. Никитичева З.И. Суспензор / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.2. Семя. (Ред. Т.Б. Батыгина). Санкт-Петербург: Мир и семья, 1997. С. 325-332.
39. Никифоров Ю.Л. Некоторые закономерности развития мужского гаметофита покрытосеменных растений / Половой процесс и эмбриогенез растений. М., 1973. С.167-168.
40. Никифоров Ю.Л., Кузнецов С.И. Структура пола и семеношение кедров (*Cedrus* Trew) на юге СССР // Половая репродукция хвойных. Т.2, Новосибирск: Наука, 1973. С. 135-138.
41. Никифоров Ю.Л., Ругузов И.А., Кузнецов С.И. Анализ развития пыльцевого зерна кедра ливанского (*Cedrus libani* A.Rich.) в культурных насаждениях // Онтогенез. 1975. Т.6, №3. С. 277-283.

42. Поддубная – Арнольди В.А. Значение эмбриологических исследований для филогенетической системы / Проблемы ботаники. М., Л.: Наука, 1958. Вып. III. С.196-247.
43. Поддубная – Арнольди В.А. Значение цитологии и эмбриологии для интродукции и акклиматизации // Бюл. Гл. бот. сада. 1967. Вып. 65. С. 58-64.
44. Поддубная – Арнольди В.А. Значение цито-эмбриологических методов для филогении и систематики покрытосеменных растений // 4-е Московское совещание по филогении растений. – 1971. – С. 75-77.
45. Работягов В.Д. Преодоление стерильности у лавандинов (*L. angustifolia* Mill. и *L. latifolia* Medic.) // Цитология и генетика. 1975. Т.9, №5. С. 443-446.
46. Работягов В.Д. Проблема синтеза лавандина // Сб. научн. трудов Никит.бот. сада. 1983. Т.91. С. 92-101.
47. Работягов В.Д., Свиденко Л.В. Создание высокопродуктивных форм лаванды примежвидовых скрещиваниях: Методические рекомендации. Ялта, 2010. 36 с.
48. Ревин П. Речь на XVI Международном ботаническом конгрессе / Информ. Бюллю Совета ботанических садов России и Московского отд. Междунар. Совета ботан. садов по охране растений. 2000. Вып. 11. С. 38-47.
49. Романова Г.С.Цитоэмбриологические исследования некоторых видов цистуса // Сб. научн. трудов Никит.ботан. сада. 1970. Т. 46. С. 184-193.
50. Романова Г.С.Экспериментальная полиэмбриония некоторых видов цистуса // Труды по прикладной бот., ген. и сел. 1975. Т.54, Вып. 2. С. 93-100.
51. Романова Г.С. Эмбриология индуцированного апомиксиса у *Ficus* L. // Бюлл. Главного ботан. сада. 1979. Вып 113. С.84-90.
52. Ругузов И.А., Левон Ф.М., Склонная Л.У. Методические рекомендации по оценке генетического груза и повышению жизнеспособности семян охраняемых хвойных растений. Ялта, ГНБС, 1986. 26 с.
53. Ругузов И.А., Склонная Л.У., Ругузова А.И. Новые данные по репродуктивной биологии некоторых хвойных растений // Бюлл. ГБС. 2003. Вып. 185. С. 148-159.
54. Ругузов И.А., Склонная Л.У., Чеботарь А.А. Об опылительной капле у хвойных // Бот.журн. РАН. 1992. Т.77, №12. С.40-52.
55. Ругузова А.И. Морфо-физиологические особенности формирования пыльцевых зерен и опыления у некоторых видов семейства Cupressaceae // Бот.журн. 2004. Т.87, №7. С.1111-1121.
56. Ругузова А.И. Формирование женской репродуктивной сферы у *Ephedra distachya*L. и *Ephedra arborea*Lag (Ephedraceae) в Крыму // Сб. научн. трудов Никит.бот. сада. 2008. Т.129. С. 37-46.
57. Склонная Л.У., Ругузов И.А. Методические рекомендации по элитному семеноводству тиса ягодного и можжевельника высокого. Ялта: ГНБС, 1982. 13 с.
58. Склонная Л.У., Ругузов И.А. Формирование женского гаметофита у сосновых, кипарисовых и тисовых // Сб. научн. трудов Никит. бот. сада. 1992. Т.113. С.74-90.
59. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 610 с.
60. Терехин Э.С. Семя и семенное размножение. СПб: Мир и семья, 1996. 376 с.
61. Терехин Э.С. Репродуктивная биология / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. 2000. Т.3. С. 72-73.
62. Терновский М.Ф. Межвидовая гибридизация у *Nicotiana* – получение полиплоидных и гаплоидных растений // Труды по прикладной бот., ген. и сел. Сер. 2. 1936. №9. С.125-130.

63. Терновский М.Ф., Миссюра М.Т. Рентгеномутанты табака // Сборник работ по селекции, генетике и семеноведению табака и махорки. 1936. Т.2, Вып. 132. С.150-195.
64. Цабель Н.Е. Движение вещества, содержащегося в растительной клеточке // Вестник Российского об-ва сад-ва в СПб. 1860. Т.1, №6. С.32-38.
65. Цабель Н.Е. Растительная гистология. Вып 1. Общие законы развития растительной клеточки. Санкт-Петербург, 1964. – 188 с.
66. Цабель Н.Е. Руководство по виноградарству. Одесса, 1973. 166 с.
67. Чеботарь А.А. Морфофункциональный статус гаметогенеза и стратегия полового процесса у высших растений // Известия АН Молд. ССР, сер.биол. 1986. №3. С. 13-16.
68. Чеботарь А.А. Морфофункциональный статус тапетогенеза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. (Том 1. Пыльник. Семязачаток). Санкт-Петербург: Мир и семья, 1994. С.101-102.
69. Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификация структур // Бот. журн. 1999. Т.84, № 10. С. 1-35.
70. Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / Под редакцией Т.Б. Батыгиной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 350 с.
71. Шевченко С.В. Археспорий / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. (Т. 1. Пыльник. Семязачаток).Санкт-Петербург: Мир и семья, 1994. С. 68-69.
72. Шевченко С.В. Репродуктивная биология ряда ценных субтропических плодовых и декоративных растений Крыма: автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Ялта, 2001. 33 с.
73. Шевченко С.В. Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма / К.: Аграрная наука. 2009. 336 с.
74. Шевченко С.В. Некоторые морфо-биологические особенности *Glaucium flavum* Crantz. (Papaveraceae) // Сб. научн. трудов ГНБС. 2014. Т. 139. С. 127-135.
75. Шевченко С.В. Формирование мужских генеративных структур *Asphodeline lutea* (L.) Rchb. (семейство Asphodelaceae) // Бюлл. ГНБС. 2017. Вып. 124. С.97-103.
76. Шевченко С.В. Некоторые черты эмбриологии *Asphodeline tenuior* (Fisch ex M.Bieb.) Ledeb. (семейство Asphodelaceae) // Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2018, № 2. С. 166-174.
77. Шевченко С.В., М.А. Гафарова. Репродуктивная биология *Fumana thymifolia* (Cistaceae) // Бот.журн. 2015. Т. 100. № 1. С. 39-43.
78. Шевченко С.В., Камелина О.П. Эмбриология семейства Davidiaceae / Сравнительная эмбриология цветковых. Davidiaceae-Asteraceae. Л.: Наука, 1987. С. 7-12.
79. Шевченко С.В., Кузьмина Т.Н., Марко Н.Н., Ярославцева А.Д. Репродуктивная биология некоторых редких видов флоры Крыма / К.: Аграрная наука, 2010. 392 с.
80. Шевченко С.В., Литвинова Т.В. Биология цветения, опыления и оплодотворения *Zizyphus jujuba* Mill. // Сб. научн. трудов ГНБС. 2004. Т.122. С 116-120.
81. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Сб. научн. трудов Никит.бот. сада. 1992. Т.113. С.52-61.
82. Шевченко С.В. Шолохова В.А., Мязина Л.Ф. Эмбриокультура маслины европейской // Бюл. Никитского ботан. сада. 2009. Вып. 99. С. 97–100.
83. Шкуратова Н.Н. Хромосомный анализ персика при индуцированном мутагенезе // Сб. научн. трудов Никит.бот. сада. 1992. Т.113. С.120-123.

84. Яковлев М.С. О единстве эмбриогенеза покрытосменных и голосеменных растений (предварительное сообщение) // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР: Морфология и анатомия растений. М., Л.: Наука, 1961. Вып. 2. С.356-363.
85. Ярославцева А.Д. Репродуктивная биология *Lamium glaberrimum* (C.Roch) Taliev (сем. Lamiaceae) // Вестник Киевск. Ун-та им. Тараса Шевченко. 2007. Вып.12-14. С. 100-107.
86. Ярославцева А.Д. Репродуктивная биология некоторых видов семейства Lamiaceae: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 2009. 21 с.
87. Ярославцева А.Д., Шевченко С.В. Репродуктивная биология некоторых представителей семейства Lamiaceae // Сб. научн. трудов Никит.бот. сада: «Эмбриологические и физиологические исследования семенных растений» / под ред. д.б.н. С.В. Шевченко и к.б.н. Т.Б. Губановой. 2008. Вып. 129. С.100-118.
88. Alpi A., Lorenzi R., Cionini R.G., Bennici F., D'Amato F. Identification of gibberellins A in the embryo suspensor of *Phaseolus coccineus* // Planta. 1979. Vol. 147. P.225-228.
89. Davis G.L. Systematic embryology of the Angiosperms. New York-London-Sydney, 1966. – 528 p.
90. Lagutova O.I., Chebotaru A.A. Pollination ecology of *Orchis provincialis* Balb. / Proceedings of the XI International symposium “Embryology and seed reproduction” (Leningrad, July 3-7, 1990). Leningrad, 1992. P.306-308.
91. Newcomb W., Fowke L.C. Stelaria media embryogenesis. The development ultrastructure of the suspensor // Can. J. Bot. 1974. Vol.52. P.607-614.
92. Yeung E.C., Sussex I.M. Embryogeny of *Phaseolus coccineus*: The suspensor and the growth of the embryo proper *in vitro* // Z. Pflanzenphysiol. 1979. Vol.91. P.423-433.

## REFERENCES

1. Andreev L.N., Gorbunov Yu.N. The role of Russian botanical gardens in the conservation of plant biological diversity. *Biological diversity. Plant introduction. Materials of the Third Intern. scientific conf. (September 23-25, 2003, St. Petersburg)*. St. Petersburg, 2003: 5-7 [In Russian]
2. Batygina T.B. *Embryology of wheat*. Leningrad: Kolos, 1974. 206 p. [In Russian]
3. Batygina T.B. Anther as a model for studying morphogenetic potentials and pathways of morphogenesis. *Development of the male generative sphere of plants (morphophysiological aspects)*. Simferopol, 1983: 9-10 [In Russian]
4. Batygina T.B. A systematic approach to the problem of differentiation of the embryo of angiosperms. *Problems of gametogenesis, fertilization and embryogenesis*. Tashkent, 1983 a: 25-26 [In Russian]
5. Batygina T.B. The ovary and ovule are a complex integrated system (the conjugation of the development of structures and some aspects of the transport of substances in generative structures). Morphofunctional aspects of the development of female generative structures of seed plants. Telavi, 1984: 6-8. [In Russian]
6. Batygina T.B., Shamrov I.I. A new approach to the interpretation of the structure of the basal region ovule. *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. T. 1. Generative organs of the flower*. St. Petersburg: Mir I sem'ya, 1994: 166-167 [In Russian]
7. Batygina T.B. The phenomenon of double fertilization. *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. St. Petersburg: Mir I sem'ya, 1997: 31-45. [In Russian]
8. Borisenco F.F. On the genetic classification of grapes. *Diary of the Leningrad Congress of Botanists*. 1928: 71-72. [In Russian]
9. Borisenco F.F. Selection of oil seeds and essential oil crops in the State Nikitsky Experimental Botanical Garden. *Oil and fat business*. 1928 a. 2: 41-46. [In Russian]

10. Brailko V.A., Gubanova T.B. Frost and winter hardiness of decorative vines of the genus *Lonicera* L. (Caprifoliaceae) on the southern coast of the Crimea. *Subtropical and ornamental horticulture*. 2018. 67: 142-152. [In Russian]
11. Golubev V.N. *Biological Flora of Crimea. Second Edition*. Yalta, 1996. 126 p. [In Russian]
12. Gostev A.A., Krylov V.S., Orlyansky N.V. The role of the structural organization of chromosomes detected by the method of differential coloring in the processes of heredity and variability. *Proceedings of Nikit. Bot. Gardens*. 1983. 9: 7-16. [In Russian]
13. Elmanov S.I. Winter development of flowering buds of peach and apricot. *Proceedings of Nikit. Bot. Gardens*. 1959. 29: 251-268. [In Russian]
14. Elmanov S.I., Yablonsky E.A., Sholokhov A.M., Sudakevich Yu.V. Winter hardiness of the generative organs of peach, apricot and almond in connection with the peculiarities of their development. *Proceedings of Nikit. Bot. Gardens*. 1962. 37: 237-256. [In Russian]
15. Elmanov S.I., Sholokhov A.M., Yablonsky E.A. Anatomical, morphological and physiological studies of apricot flower buds in connection with the peculiarities of their development. *Abstract. At the plenum*. Yalta, 1965: 7-9 [In Russian]
16. Yena A.V. *The natural flora of the Crimean peninsula*. Simferopol, 2012. 232 p. [In Russian]
17. Zdruykovskaya A.I. Embryo culture in artificial conditions as a method of selection of wound-ripening cultivars of cherries, peaches and pears. *Proceedings of Nikit. Bot. Gardens*. 1964. 37: 256-270 [In Russian]
18. Zdruykovskaya A.I., Babasyuk M.S. Pollination and fertilization of ovules in vitro culture. *Reports. AS of the USSR*. 1974. 218(6): 1482-1484. [In Russian]
19. Zdruykovskaya A.I. *In vitro embryo culture and the production of new plant forms: abstract. dissertation of dr. of biol. sciences*. Moscow, 1981. 33 p. [In Russian]
20. Zdruykovskaya A.I. *Embryoculture of isolated embryos, generative structures and obtaining new forms of plants*. Yalta, 2003. 336 p. [In Russian]
21. Kamelina O.P. *Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledonous*. Barnaul: Publishing house "Arctic", 2009. 501 p. [In Russian]
22. Kamelina O.P., Shevchenko S.V. To embryology *Davida involucrata* (Davidiaceae). *Bot. journal*. 1988. 73(2): 203-213 [In Russian]
23. Kordyum E.L. The importance of embryology for solving the problems of systematics and phylogeny of angiosperms. *Problems of Botany*. Kiev, 1971: 196-215 [In Russian]
24. Kordyum E.L. *Evolutionary cytoembryology of angiosperms*. Kiev: Naukova dumka, 1979. 220 p. [In Russian]
25. Krapivenco E.F., Bashmakova E.Yu., Ivanova E.V., Shkuratova N.N. Peculiarities of differential staining of chromosomes of plants of the families of liliaceae, Asteraceae, Umbrella and Rosaceae. *Proceedings of the Nikit. Bot. Gard.* 1983. 91: 17-25 [In Russian]
26. Kuzmina T.N. *Embryology and features of natural regeneration Cardamine graeca L. and Brassica taurica (Tzvel.) Tzvel. (family Brassicaceae) in the Crimea: author. Dissertation of Cand. of biol. Sciences*. Yalta, 2009. 21 p. [In Russian]
27. Kuzmina T.N. The formation of male generative structures in *Jasmimum fruticans* L. (Oleaceae). *Botanical Journal*. 2018. 103(5): 654-663. [In Russian]
28. Lagutova E.I. *Biological and cytoembryological features of apricot self-fertility: abstract. Dissertation of Cand. of biol. Sciences*. Yalta, 1992. 26 p. [In Russian]
29. Lagutova E.I. Embryo- and endospermogenesis in self-fertile cultivars of *Armeniaca vulgaris* Lam. (Rosaceae). *Ukr. bot. journal*. 1993. 50(1): 150-153. [In Russian]
30. Lagutova O.I. *Cytoembryological study of wild-growing species of orchids of the Southern coast of Crimea: author. Dissertation of Cand. of biol. Sciences*. Yalta, 1992. 22 p.

[In Russian]

31. Lagutova O.I. Embryogenesis of *O. purpurea* and *Orchis provincialis* Bailb. (Orchidaceae). *Bot.* 1993. 77(12): 53-58 [In Russian]
32. Lagutova O.I., Nazarov V.V., Shevchenko S.V. Seed reproduction of *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) in the Crimea. *Bot. Jour.* 1996. 81(5): 56-59 [In Russian]
33. Lagutova O.I., Chebotar A.A. Embryological aspects of *Orchis provincialis* Bailb reproduction in the Crimea. *Reports of the RAS.* 1993. 334(4): 59-60 [In Russian]
34. Levina R.E. *Reproductive biology of seed plants.* Moscow, 1981. 96 p. [In Russian]
35. Marko N.V. *Embryology and features of natural regeneration of Adonis vernalis L. and Paeonia tenuifolia L. in the Crimea: author. Dissertation of Cand. of biol. Sciences.* Yalta, 2008. 21 p. [In Russian]
36. Marko N.V. Shevchenko C. B. Features of the male generative sphere of *Paeonia tenuifolia* L. (Paeoniaceae). *Ukrainian bot. journal.* 2008. 65(2): 252-262 [In Russian]
37. Myazina L.F., Gubanova T.B. The influence of some climatic factors on the yield of European olive (*Olea europaea* L.). *Bulletin of the State Botanical Garden.* 2018. 129: 101-105 [In Russian]
38. Nikiticheva Z. I. Suspensor. *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts.* T.2. *Seed.* / T.B. Batygin (Ed.). St. Petersburg: Mir I sem'ya, 1997: 325-332 [In Russian]
39. Nikiforov Yu.L. Some patterns of development of male gametophyte of angiosperms. *Sexual process and plant embryogenesis.* Moscow, 1973: 167-168. [In Russian]
40. Nikiforov Yu.L., Kuznetsov S.I. Sex structure and seed bearing of cedars (*Cedrus* Trew) in the south of the USSR. *Sexual reproduction of conifers.* V.2. Novosibirsk: Nauka, 1973: 135-138. [In Russian]
41. Nikiforov Yu.L., Ruguzov I.A., Kuznetsov S.I. Analysis of the development of pollen grains of Lebanese cedar (*Cedrus libani* A.Rich.) in cultural plantations. *Ontogenesis.* 1975. 6(3): 277-283 [In Russian]
42. Poddubnaya - Arnoldi V.A. The importance of embryological research for the phylogenetic system. *Problems of botany.* Moscow, Leningrad: Nauka, 1958. III: 196-247 [In Russian]
43. Poddubnaya - Arnoldi V.A. The importance of cytology and embryology for introduction and acclimatization. *Bull. Ch. bot. sad.* 1967. 65: 58-64 [In Russian]
44. Poddubnaya - Arnoldi V.A. The importance of cyto-embryological methods for phylogeny and systematics of angiosperms. *4th Moscow meeting on plant phylogeny.* 1971: 75-77. [In Russian]
45. Rabotyagov V.D. Overcoming sterility in lavenderines (*L. angustifolia* Mill. And *L. latifolia* Medic.). *Cytology and Genetics.* 1975. 9(5): 443-446 [In Russian]
46. Rabotyagov V.D. The problem of synthesis of lavender. *Proceedings of Nikit. Bot. Gardens.* 1983. 91: 92-101 [In Russian]
47. Rabotyagov V.D., Svidenko L.V. *The creation of highly productive forms of lavender in interspecific crosses: guidelines.* Yalta, 2010. 36 p. [In Russian]
48. Revin P. Speech at the XVI International Botanical Congress. *Inform. Bulletin of the Council of Botanical Gardens of Russia and Moscow Department. Int. Council Bot. Gard. on plant protection.* 2000. 11: 38-47 [In Russian]
49. Romanova G.S. Cytoembryological studies of certain types of cystus. *Proceedings of Nikit. Bot. Gardens.* 1970. 46: 184-193 [In Russian]
50. Romanova G.S. Experimental polyembryony of some types of cystus. *Transactions on applied bot.* 1975. 54(2): 93-100 [In Russian]
51. Romanova G.S. Embryology of induced apomixis in *Ficus* L. *Bull. Central Bot. Gard.* 1979. 113: 84-90 [In Russian]

52. *Ruguzov I.A., Levon F.M., Sklonnaya L.U.* Guidelines for assessing the genetic load and increasing the viability of seeds of protected conifers. Yalta: GNSS, 1986. 26 p. [In Russian]
53. *Ruguzov I.A., Sklonnaya L.U., Ruguzova A.I.* New data on the reproductive biology of some conifers. *Bull. GNBS.* 2003. 185: 148-159 [In Russian]
54. *Ruguzov I.A., Sklonnaya L.U., Chebotar A.A.* About a pollinating drop in conifers. *Bot. Jour. of the RAS.* 1992. 77(12): 40-52 [In Russian]
55. *Ruguzova A.I* Morpho-physiological features of the formation of pollen grains and pollination in some species of the Cupressaceae family. *Bot.* 2004. 87 (7): 1111-1121. [In Russian]
56. *Ruguzova A.I.* The formation of the female reproductive sphere in *Ephedra distachya* L. and *Ephedra arborea* Lag (Ephedraceae) in the Crimea *Proceedings of Nikit. Bot. Gardens.* 2008. 129: 37-46 [In Russian]
57. *Sklonnaya L.U., Ruguzov I.A.* Guidelines for elite seed production of yew berry and high juniper. Yalta: GNSS, 1982. 13 p. [In Russian]
58. *Sklonnaya L.U., Ruguzov I.A.* The formation of female gametophyte in pine, cypress and yew. *Proceedings of Nikit. Bot. Gardens.* 1992. 113: 74-90 [In Russian]
59. *Takhtadzhyan A.L.* System and phylogeny of flowering plants. Moscow; Leningrad: Nauka, 1966. 610 p. [In Russian]
60. *Terekhin E.S.* Seed and seed propagation. St. Petersburg: Mir i sem'ya, 1996. 376 p. [In Russian]
61. *Terekhin E.S.* Reproductive biology. *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts.* St. Petersburg, 2000. 3: 72-73 [In Russian]
62. *Ternovsky M.F.* Interspecific hybridization in Nicotiana – production of polyploid and haploid plants. *Transactions on applied bot. Ser. 2.* 1936. 9: 125-130. [In Russian]
63. *Ternovsky MF, Missura M.T.* X-ray mutants of tobacco. *Collection of works on selection, genetics and seed science of tobacco and shag.* 1936. 2 (132): 150-195 [In Russian]
64. *Zabel N.E.* The movement of the substance contained in the plant cell. *Bulletin of the Russian Society of the gardening in St. Petersburg.* 1860. 1(6): 32-38. [In Russian]
65. *Zabel N.E.* Plant histology. Issue 1. General laws of the development of a plant cell. St. Petersburg, 1964. 188 p. [In Russian]
66. *Zabel N.E.* Viticulture Guide. Odessa, 1973. 166 p. [In Russian]
67. *Chebotar A.A.* Morphofunctional status of gametogenesis and the sexual process strategy in higher plants. *Izvestiya AN Mold. SSR, ser. Biol.* 1986. 3: 13-16 [In Russian]
68. *Chebotar A.A.* Morphofunctional status of tapetogenesis. *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. (Volume 1. Anther. Ovary).* St. Petersburg: Mir i sem'ya, 1994: 101-102 [In Russian]
69. *Shamrov I. I.* Ovule as the basis of seed reproduction of flowering plants: classification of structures. *Bot. journal.* 1999. 84(10): 1-35 [In Russian]
70. *Shamrov I.I.* Ovule of flowering plants: structure, function, origin / T. B. Batygina (Ed.) Moscow: Partnership of scientific publications of KMK, 2008. 350 p. [In Russian]
71. *Shevchenko S.V.* Archesporium. *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. (T. 1. Anther. Ovule).* St. Petersburg: Mir i sem'ya, 1994: 68-69 [In Russian]
72. *Shevchenko S.V.* Reproductive biology of a number of valuable subtropical fruit and ornamental plants of Crimea: author. dissertation of Dr. Biol. sciences. Yalta, 2001. 33 p. [In Russian]
73. *Shevchenko S.V.* Reproductive biology of ornamental and subtropical fruit plants of the Crimea. Kiev: Agrarna nauka. 2009. 336 p. [In Russian]
74. *Shevchenko S.V.* Some morphological and biological features of *Glaucium flavum* Crantz. (Papaveraceae). *Sat. scientific GNSS proceedings.* 2014. 139: 127-135 [In Russian]

75. Shevchenko S.V. The formation of male generative structures *Asphodeline lutea* (L.) Rchb. (Asphodelaceae family). *Bull. GNSS*. 2017. 124: 97-103 [In Russian]
76. Shevchenko S.V. Some features of embryology *Asphodeline tenuior* (Fisch ex M. Bieb.) Ledeb. (Asphodelaceae family). *Bulletin of the Perm University. Biology Series*. 2018, 2: 166-174 [In Russian]
77. Shevchenko S.V., M.A. Gafarova. Reproductive biology of *Fumana thymifolia* (Cistaceae). *Bot.* 2015. 100 (1): 39-43 [In Russian]
78. Shevchenko S.V., Kamelina O.P. Embryology of the Davidiaceae Family. *Comparative Flowering Embryology. Davidiaceae-Asteraceae*. Leningrad: Nauka, 1987: 7-12 [In Russian]
79. Shevchenko S.V., Kuzmina T.N., Marko N.N., Yaroslavtseva A.D. *Reproductive biology of some rare species of the Crimean flora*. Kiev: Agrarna nauka, 2010. 392 p. [In Russian]
80. Shevchenko S.V., Litvinova T.V. The biology of flowering, pollination and fertilization of *Zizyphus jujuba* Mill. *Sat scientific GNSS proceedings*. 2004. 122: 116-120 [In Russian]
81. Shevchenko S.V., Chebotar A.A. Features of the embryology of European olive (*Olea europaea*) *Proceedings of Nikit. Bot. Gardens*. 1992. 113: 52-61 [In Russian]
82. Shevchenko S.V. Sholokhova V.A., Myazina L.F. Embryo culture of European olives. *Bul. Nikita Botan. garden*. 2009. 99: 97-100 [In Russian]
83. Shkuratova N.N. Chromosomal analysis of peach in induced mutagenesis. *Proceedings of Nikit. Bot. garden*. 1992. 113: 120-123 [In Russian]
84. Yakovlev M.S. On the unity of embryogenesis of angiosperms and gymnosperms (preliminary report). *Transactions of Bot. Institute n.a. V.L. Komarov, USSR Academy of Sciences: Morphology and anatomy of plants*. Moscow, Leningrad: Nauka, 1961. 2: 356-363 [In Russian]
85. Yaroslavtseva A.D. Reproductive biology of *Lamium glaberrimum* (C. Roch) Taliev (family Lamiaceae). *Bulletin of Taras Shevchenko Kiev. University*. 2007. 12-14: 100-107 [In Russian]
86. Yaroslavtseva A.D. *Reproductive biology of some species of the Lamiaceae family: author. Dissertation of Cand. of biol. Sciences*. Yalta, 2009. 21 p. [In Russian]
87. Yaroslavtseva A.D., Shevchenko S.V. Reproductive biology of some representatives of the Lamiaceae family. *Sat. scientific Proceedings of Nikit. Garden: "Embryological and physiological studies of seed plants" / S.V. Shevchenko, Doctor of Biological Sciences, and T.B. Gubanova, Ph.D (Eds.)*. 2008. 129: 100-118 [In Russian]
88. Alpi A., Lorenzi R., Cionini R.G., Bennici F., D'Amato F. Identification of gibberellins A in the embryo suspensor of *Phaseolus coccineus*. *Planta*. 1979. 147: 225-228.
89. Davis G.L. *Systematic embryology of the Angiosperms*. New York-London-Sydney, 1966. 528 p.
90. Lagutova O.I., Chebotaru A.A. Pollination ecology of *Orchis provincialis* Balb. *Proceedings of the XI International symposium "Embryology and seed reproduction"* (Leningrad, July 3-7, 1990). Leningrad, 1992: 306-308.
91. Newcomb W., Fowke L.C. Stelaria media embryogenesis. The development ultrastructure of the suspensor. *Can. J. Bot.* 1974. 52: 607-614.
92. Yeung E.C., Sussex I.M. Embryogeny of *Phaseolus coccineus*: The suspensor and the growth of the embryo proper *in vitro*. *Z. Pflanzenphysiol.* 1979. 91: 423-433.

**Shevchenko S.V., Plugatar Yu. V. Studies of reproductive biology of seed plants in the Nikita Botanical Gardens // Works of the State Nikit. Botan. Gard. 2019. Vol. 149. P. 177-198.**

Abstract. The paper presents the results of study the reproductive biology of a number of higher plants and shows the features of the formation of their generative structures, pollination, fertilization and seed formation. It has been established that the studied species have a high reproductive potential, they are characterized by the conjugacy in the development of male and female gametophyte and gametogenesis, the relationship and relevance of the development of flower elements and pollinating insects, etc. It is indicated that the limiting factors of high productive reproduction and reproduction of the studied plants are anomalies of the processes of formation of generative structures that occur during critical periods under the influence of extreme environmental factors, weak exchange of genetic information due to discontinuity of the area and small number of cenopopulations, as well as human impact. It is shown that the current state of natural cenopopulations of the studied rare species of the Crimean flora necessitates the development and strict observance of scientifically based measures for their protection.

**Key words:** *generative structures, male and female gametophytes, pollination, reproduction, seeds formation*