

УДК 582.675.5:581.4  
 DOI: 10.36305/2019-2-151-44-54

## НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОЛОГИИ КЕНДЫРЯ ВЕНЕЦИАНСКОГО *POACYNUM ARMENUM* (APOCYNACEAE)

Светлана Васильевна Шевченко

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН  
 298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52  
 E-mail: Shevchenko\_nbs@mail.ru

В работе представлены результаты изучения процессов формирования микро- и мегаспорангия, мужского и женского гаметофитов и развития эндосперма у *Poacynum armenum* (Pobed.) Mavrodiev, Laktionov et Yu.E.Alexeev. Растительный материал для изучения эмбриологических особенностей был собран в районе мыса Сарыч на Южном берегу Крыма в период цветения и плодоношения. Установлено, что тип формирования стенки микроспорангия центробежный, образование тетрады микроспор симультанное, зрелая пыльца 3-клеточная с трехборозднопоровой оболочкой, семязачаток антропный, унитегмальный, тенуинуклеяльный. Эндосperm целлюлярный с халазальным гаусторием. Показано, что одной из причин низкой семенной продуктивности могут быть значительные отклонения в развитии мужских гаметофитов и гамет, а также отсутствие в период цветения насекомых-опылителей. Отрицательное влияние оказывают также деятельность моря и антропогенное воздействие. Однако формирование полноценных семян, наличие в данной ценопопуляции наряду с генеративными особями проростков и ювенильных особей свидетельствуют о семенном размножении вида и возможности его естественного возобновления.

**Ключевые слова:** *Poacynum armenum*; пыльник, пыльца; семязачаток; зародышевый мешок; эндосperm

### Введение

Кендырь венецианский *Poacynum armenum* (Pobed.) Mavrodiev, Laktionov et Yu.E.Alexeev (син. *Trachomitum venetum* (L.) Woodson s. l.) – редкий вид флоры Крыма, распространен от Балканского полуострова и юго-восточной Европы до Дальнего Востока. Вид включен в "Красную книгу Республики Крым" (Ена, Свирин и Шатко, 2015) и «Красную книгу города Севастополя» (Ена, Свирин, Рыфф, 2018) (с 3 категорией статуса редкости). Это третичный реликт с дизъюнктивным сокращающимся ареалом, имеет низкую численность во всех районах своего произрастания (Рыфф, 2018), в связи с чем необходимо его всестороннее исследование для разработки приемов сохранения. Вопросам истории изучения вида в Крыму, его распространения и сравнительного морфологического анализа посвящены работы А.В. Ены (Ена, Свирин и Шатко, 2015; Ена, Свирин, Рыфф, 2018), Л.Э. Рыфф (2016, 2018). Целью нашего исследования является выявление особенностей формирования генеративных структур и возможностей семяобразования данного вида.

### Объекты и методы исследования

Материалом исследований служили структурные элементы цветка, генеративные структуры *Poacynum armenum*. Растительный материал для приготовления постоянных препаратов фиксировали смесью Карнума (спирт этиловый 96% – 6 частей, хлороформ – 3 части, ледяная уксусная кислота – 1 часть). Парафиновые срезы толщиной 10–12  $\mu\text{m}$  готовили с использованием ротационного полуавтоматического микротома RMD-3000 (Россия). Постоянные препараты для эмбриологических исследований приготовлены по общепринятым методикам и окрашены метиловым зеленым и пиронином с подкраской алциановым синим (Паушева, 1990; Шевченко, Ругузов, Ефремова, 1986; Шевченко, Чеботарь, 1992). Анализ препаратов проводили с помощью микроскопов Jenamed 2, Axio Scope A.1 (Carl

Zeiss) и системы анализа изображения Axio Cam ERc5s. Фото изготовлены также с помощью цифрового аппарата Sony Cyber-shot.

### Результаты и обсуждение

*Poacutum armenum* – редкий вид, входящий в состав рода *Poacutum* Baill. s.l семейства Аросунасеae Juss., многолетнее, длиннокорневищное растение. По данным А.Е. Ены [2], Л.Э Рыфф [5] и нашим наблюдениям, в Крыму произрастает на глыбово-валунных побережьях и песчаных и галечниковых пляжах, в устьях приморских балок (рис. 1).



Рис. 1 Общий вид места произрастания и отдельной особи кендыря  
Fig. 1 General view of the place of growth and a separate individual kendyr

Цветет в июне – августе, обильно, цветки колокольчатые, сростнолепестные, розово-сиреневые, собраны в цимозные соцветия, обычно пятичленные. Чашечка 5-лопастная, внутри покрыта железистыми волосками, венчик трубчатый, сростнолепестный. Андроцей представлен 5-ю тычинками, приросшими нитями к трубке венчика. Пыльники 4-гнездные, во всех четырех гнездах развивается пыльца, вскрываются продольно (рис. 2).

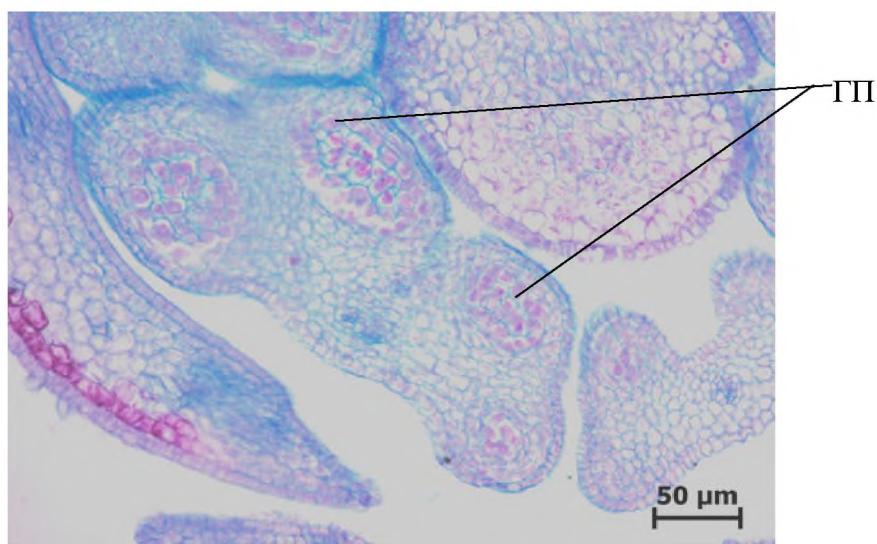
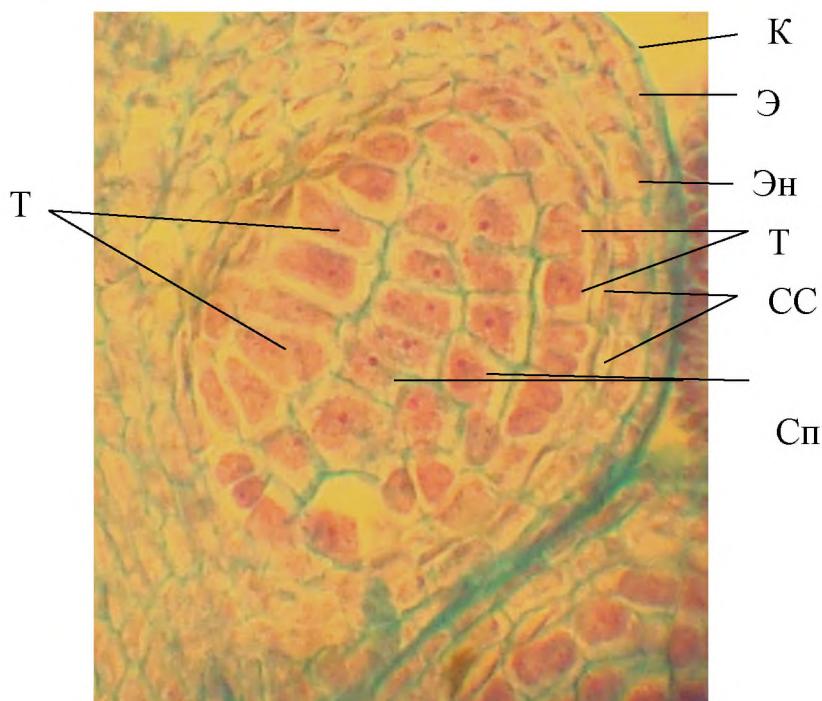


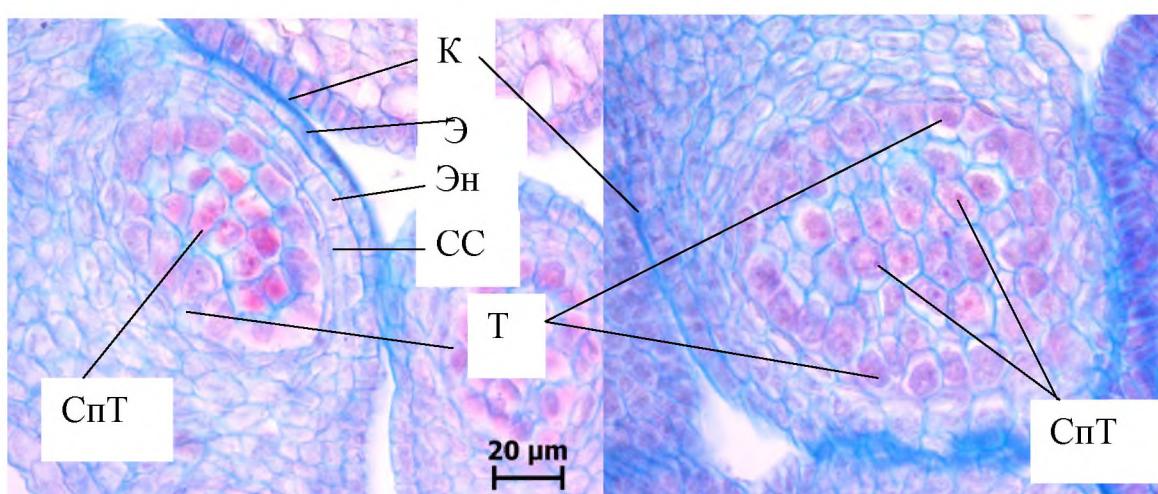
Рис. 2 Поперечный срез пыльника *Poacutum armenum* (ГП – гнезда пыльника)  
Fig. 2 Cross section of anther *Poacutum armenum* (GP – antherlobes )

Связник массивный, клетки его внутренних слоев крупные с толстыми оболочками. Стенка микроспорангия развивается по типу двудольных центробежно, и сформированная состоит из эпидермы, эндотеция, 2-3-х рядов среднего слоя и секреторного клеточного тапетума. Клетки тапетума крупные, со стороны связника тапетум двурядный. Прилегающие к спорогенной ткани со стороны связника клетки тапетума радиально вытянуты, крупнее, чем во втором ряду (рис. 3). Спорогенная ткань обычно состоит из 2-3-х рядов клеток (рис. 4).



**Рис. 3 Фрагмент пыльника (К – кутикула, Э – эпидерма, Эн – эндотеций, Т – тапетум, СС – средний слой, Сп Т – спорогенная ткань, Тсв – тапетум со стороны связника)**

**Fig. 3 Anther fragment (K - cuticle, E - epidermis, En - endothecium, T - tapetum, SS - middle layer, Cn T - sporogenous tissue, Tsv - tapetum from the side of the binder)**



**Рис. 4 Фрагменты микроспорангииев на разных стадиях формирования (К – кутикула, Э – эпидерма, Эн – эндотеций, Т – тапетум, СпТ – спорогенная ткань, СС – средний слой)**

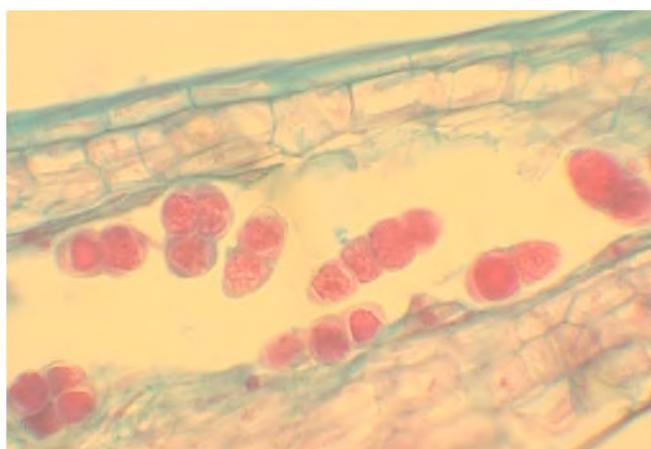
**Fig. 4 Fragments of microsporangia at different stages of formation (K - cuticle, E - epidermis, En - endothecium, T - tapetum, SPT - sporogenous tissue, SS - middle layer)**

Ко времени обособления микроспороцитов клетки тапетума дегенерируют и сплющиваются. Образование тетрады микроспор симультанное, расположение микроспор в тетрадах разнообразное: тетраидное, квадратное, ромбоидальное, линейное и крестообразное (рис. 5, 6).



**Рис. 5 Фрагмент микроспорангия на стадии тетрады микроспор (К – кутикула, Э – эпидерма, Эн – эндотеций, Т – тапетум, ТМ – тетрады микроспор)**

Fig. 5 A fragment of microsporangia at the stage of a tetrad of microspores (K - cuticle, E - epidermis, En - endothecium, T - tapetum, TM - tetrads of microspores)

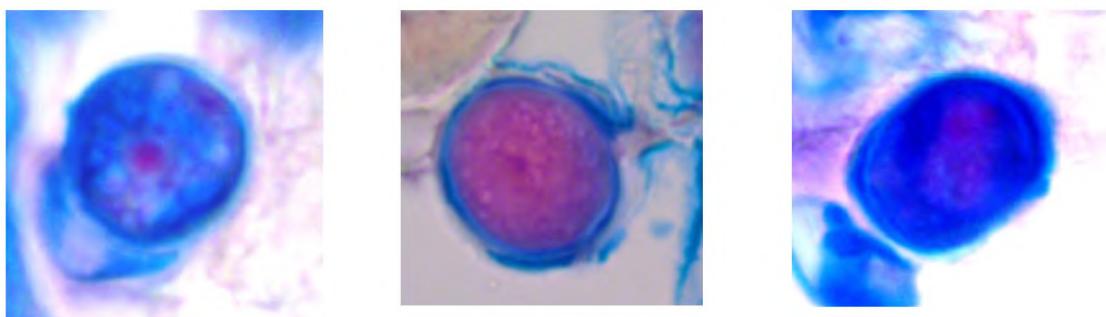


**Рис. 6 Фрагмент микроспорангия с тетрадами разной формы**  
Fig. 6 Fragment of microsporangium with notebooks of various shapes

Часто в тетраде микроспор функционирующими остаются две или одна, остальные дегенерируют; например, из 70 тетрад только 4 были со всеми 4-мя нормальными микроспорами, остальные – с двумя или одной, что в конечном итоге уменьшает общее количество нормальных пыльцевых зерен и снижает возможности

эффективного опыления. Результатом дифференцирующего митоза в микроспоре является двуклеточное пыльцевое зерно (рис. 7). Спермиогенез протекает в пыльцевом зерне. Важно подчеркнуть, что развитие микроспор и пыльцевых зерен в одном гнезде происходит асинхронно, в нем можно наблюдать дифференцирующий митоз, 2-клеточные пыльцевые зерна и 3-клеточные пыльцевые зерна с двумя спермиями (рис. 7 и 8).

Стенка микроспорангия на стадии тетрады микроспор состоит из эпидермы, покрытой кутикулой, эндотеция, остатками сплющенных клеток среднего слоя и тапетумом (см. рис. 7). Со стороны связника клетки тапетума часто бывают 2-ядерные. В оболочках клеток эндотеция появляются фиброзные утолщения. Следует заметить, что ко времени дифференцирующего митоза в клетках эпидермы с внешней стороны микроспорангия откладывается латекс.



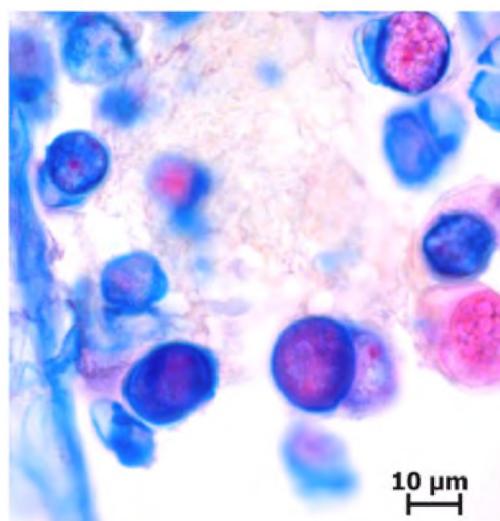
А

Б

В

**Рис 7. Последовательные стадии формирования мужского гаметофита: А – дифференцирующий митоз, Б – 2-клеточное пыльцевое зерно, В – 3-клеточное пыльцевое зерно**

**Fig. 7. Successive stages of male gametophyte formation: A - differentiating mitosis, B - 2-cell pollen grain, C - 3-cell pollen grain**



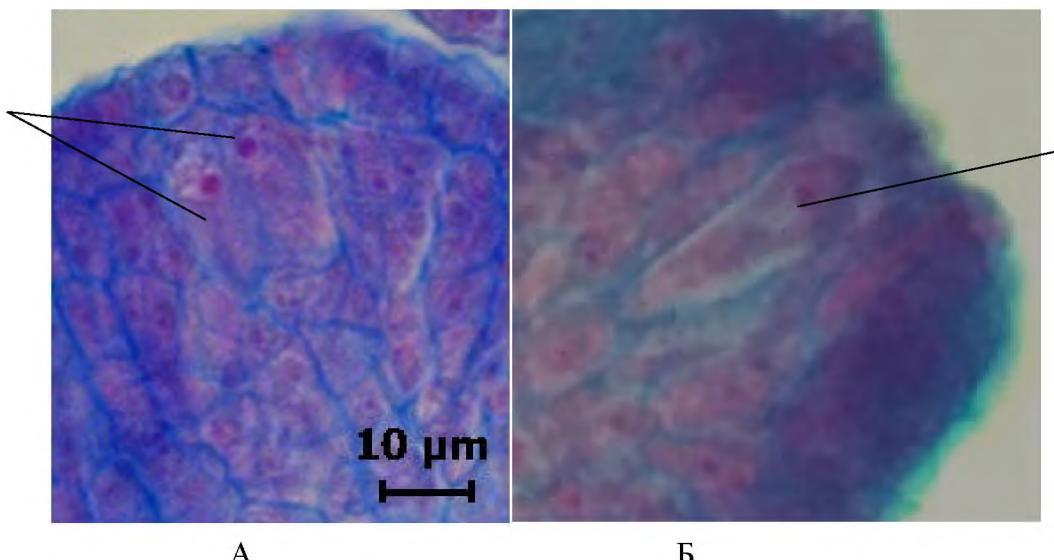
**Рис. 8 Фрагмент гнезда пыльника**

**Fig. 8 Fragment of antherlobe**

Зрелая пыльца 3-клеточная, оболочка пыльцевых зерен 3-борозднопоровая, стенка зрелого пыльника представлена сплющеными клетками эпидермы, покрытыми кутикулой, и фиброзным эндотецием.

Гинецей кендыря ценокарпный, состоит из 2-х сросшихся у основания плодолистиков, завязь 2-гнездная с множеством семязачатков в каждом гнезде. Рыльце

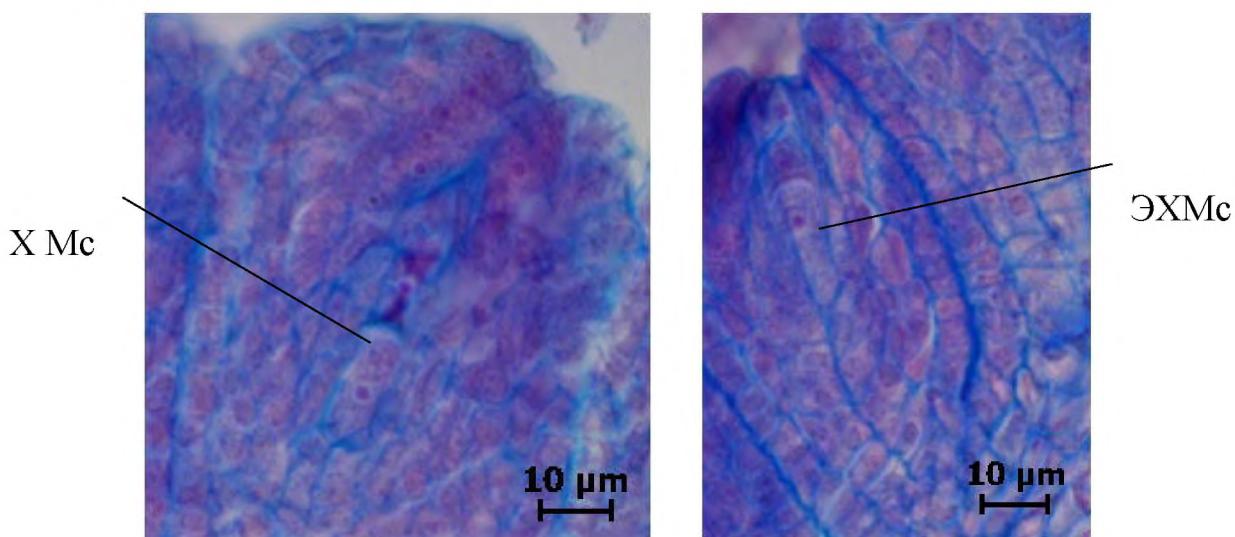
столбика представлено расширенной головкой, прикрытой сомкнутыми пыльниками. Семязачаток анатропный или гемитропный, унитетгмальный, интегумент многорядный. Микропиле прямое. В субэпидермальном слое меристематического бугорка дифференцируется археспориальная клетка (иногда их бывает две (рис. 9 А), которая по мере развития семязачатка трансформируется в мегаспороцит (рис. 9 Б).



**Рис. 9 Фрагменты семязачатков археспориальными клетками (А) и с дифференцированным мегаспороцитом (Б) (Arx – археспориальные клетки, MS – мегаспороцит)**

**Fig. 9 Fragments of the ovules by archesporial cells (A) and with differentiated megasporocyte (B) (Arch – archesporial cells, MS – megasporocyte)**

Результатом мейоза в мегаспороците является линейная тетрада мегаспор, функционирующей из которых обычно является халазальная мегаспора (рис. 10 А). Иногда функционирует эпихалазальная мегаспора (рис. 10 Б).



**Рис. 10 Тетрады мегаспор (Х Mc – халазальная мегаспора, ЭХМс – эпихалазальная мегаспора)**

**Fig. 10 Tetradas of megasporangia (X Ms - chalazal megasporangium, ECMs - epichalazal megasporangium)**

Нуцеллус представлен одним рядом клеток, разрушающимся в процессе развития зародышевого мешка. По мере разрушения нуцеллуса наблюдается дифференциация интегументального тапетума, состоящего из таблитчатых клеток,

которые в микропилярной зоне довольно крупные и расположены наискось к зародышевому мешку и микропиле. Зародышевый мешок моноспорический, *Polygonum*-типа. В халазе развивается гипостаза, представленная несколькими небольшими клетками с толстыми оболочками. Между зародышевым мешком и гипостазой развивается подиум. Развитие семязачатков в одном гнезде асинхронное, наряду со сформированными зародышевыми мешками встречаются семязачатки с 2-ядерными зародышевыми мешками, с 8-ядерными недифференцированными зародышевыми мешками. Следует отметить в развитии мужских и женских генеративных структур ярко выраженную протерандрию: когда в микроспорангиях сформированы тетрады микроспор, в семязачатках только наблюдается дифференциация мегаспороцитов.

Кендырь венецианский, как и другие представители семейства Аросупасеae (Цвелеv, 1981), энтомофильное растение. Опылителями являются насекомые с довольно длинным хоботком, которым они через отверстие между тычиночными нитями достигают нектар у основания завязи. Когда насекомое вынимает хоботок, к нему приклеивается пыльца из расположенных выше пыльников и переносится на другие цветки, осуществляя таким путем опыление. Препятствиями эффективного опыления могут служить дожди и сильные ветры со стороны моря, которые уносят насекомых, что было отмечено также Л.Э. Рыфф (2018).

Полярные ядра у кендыря сливаются до оплодотворения. Первичное ядро эндосперма крупное, ядро его с несколькими ядрышками (рис. 11).

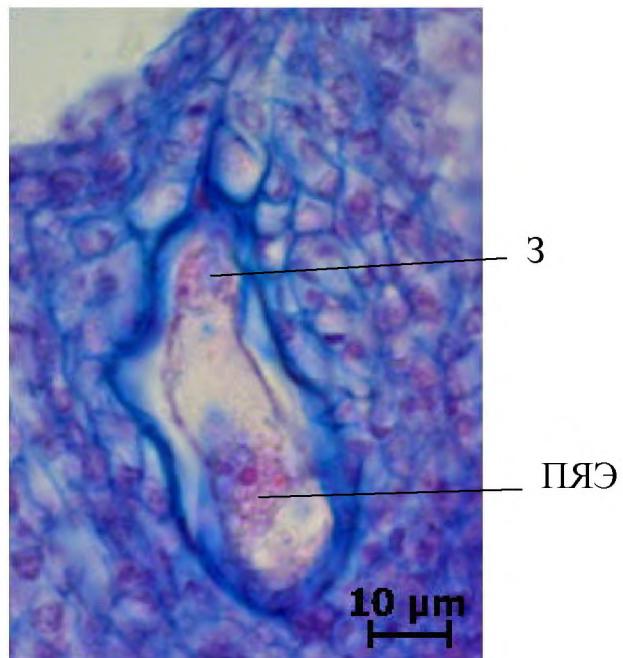
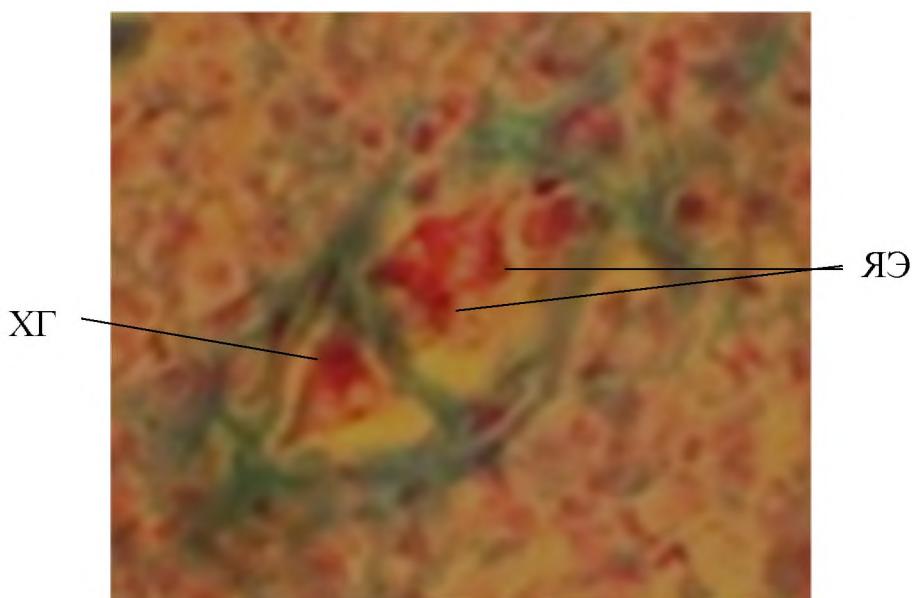


Рис. 11 Зародышевый мешок с первичным ядром эндосперма и зиготой  
(З – зигота, ПЯЭ – первичное ядро эндосперма)

Fig. 11 Embryo sac with primary endosperm nucleus and zygote (Z - zygote, PNE - primary nucleus of the endosperm)

Сначала оно расположено в центре, затем постепенно опускается к халазальному концу центральной клетки, и там происходит первое деление эндосперма с образованием двух неравнозначных клеток – микропилярной и халазальной (рис. 12).



**Рис. 12 Развитие эндосперма и дифференциация халазального гаустория  
(ХГ – халазальный гаусторий, ЯЭ – ядра эндосперма)**

**Fig. 12 Development of the endosperm and differentiation of the chalazal haustorium  
(CG - chalazal haustorium, nuclear cells - endosperm nuclei)**

Дальнейшее их развитие различно – халазальная клетка остается одноядерной и функционирует как гаусторий, а собственно эндосперм формируется за счет микропилярной клетки, в которой происходят сначала только кариокинезы до образования ценоцитной структуры. Свободные ядра эндосперма располагаются по периферии зародышевого мешка, в центре которого образуется большая вакуоль. Закладка клеточных перегородок начинается с периферии и продолжается внутрь зародышевого мешка, постепенно заполняя его клеточной тканью. Согласно типизации эндосперма в связи с проблемой его эволюции, предложенной И.И. Шамровым (2008, 2017), этот тип эндосперма является целлюлярным, подтип его микропилярный с халазальным гаусторием.

Таким образом, эмбриологические черты кендыря подобны многим другим представителям семейства Аросупасеae (Шевченко, 1987).

В сентябре – октябре кендырь образует плоды и семена. Плodoобразование слабое. Плод – двойная вскрывающаяся по брюшным швам листовковидная коробочка примерно 15 см длиной. Семенная продуктивность низкая, обусловлена отклонениями в процессе формирования элементов мужской генеративной сферы, а также неэффективным процессом опыления. В коробочке содержится несколько десятков семян с хохолком, семена мелкие с прямым маленьким зародышем и эндоспермом. Хохолки семян увеличивают их парусность и способствуют их диссеминации с помощью ветра.



**Рис. 13 Проростки и ювенильные особи *Poacypnum armenum***  
**Fig. 13 Germs and juvenile individuals of *Poacypnum armenum***

Наблюдаемая ценопопуляция *Poacypnum armenum*, несмотря на незначительное завязывание семян, представлена растениями разных возрастных категорий, в основном это генеративные особи, но встречаются и проростки и экземпляры ювенильных растений (рис. 13). Эти данные свидетельствуют о том, что возможное введение в культуру с последующей репатриацией может способствовать сохранению вида.

### Выводы

Таким образом, анализируя полученные нами результаты наблюдений, можно заключить, что *Poacypnum armenum*, в основном, свойственны эмбриологические характеристики, присущие и другим представителям семейства Аросупасеae (центробежное формирование стенки микроспорангия, симультанное образование тетрады микроспор, 3-клеточные пыльцевые зерна с 3-борозднапоровой оболочкой, анатропный, унитегмальный, тенунинцеллятный семязачаток, целлюлярный с халазальным гаусторием эндосперма). Однако данному виду свойственны и черты, обусловленные не только его видовой принадлежностью, но и условиями произрастания. Так, отрицательное влияние оказывает деятельность моря в период цветения и опыления, негативное антропогенное воздействие и уничтожение растений в зоне пляжей, снижение численности особей в популяциях при застройке приморских территорий. Наличие в наблюдаемых популяциях выполненных семян, проростков и ювенильных особей свидетельствуют о том, что данному виду свойственно семенное размножение, и он может быть введен в культуру с последующей репатриацией.

### Благодарности

Автор приносит свою искреннюю благодарность ведущему научному сотруднику лаборатории флоры и растительности НБС-ННЦ, кандидату биологических наук Любови Эдуардовне Рыфф за помощь в проведении исследований.

### Литература / References

Ена А.В., Свирик С.А., Шатко В.Г. Кендырь венецианский *Trachomitum venetum* (L.) Woodson s.l. / Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / Отв.

ред. д.б.н., проф. А.В. Ена и к.б.н. А.В. Фатерыга. – Симферополь: ООО «ИТ «Ариал», 2015. 256 с.

[Ena A.V., Svirin S.A., Shatko V.G. Kendyr Venetian Trachomitum venetum (L.) Woodson s.l. / Red Book of the Republic of Crimea. Plants, algae and mushrooms / Ed. ed. Doctor of Biological Sciences, prof. A.V. Jena and Ph.D. A.V. Fateryga. - Simferopol: LLC IT Arial, 2015.256 p.]

*Ена А.В., Свирин С.А., Рыфф Л.Э. Кендырь сарматский / Красная книга города Севастополя. Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя. Калининград, Севастополь: ИД «РОСТ – ДОАФК», 2018. С. 150.*

[Ena A.V., Svirin S.A., Ryff L.E. Kendyr Sarmatian / Red Book of the city of Sevastopol. The Main Directorate of Natural Resources and Ecology of the City of Sevastopol - Kaliningrad, Sevastopol: Publishing House "ROST - DOAFC", 2018. P. 150.]

*Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1990. 283 с.*

[Pausheva Z.P. Workshop on plant cytology. M., 1990. 283 p.]

*Рыфф Л.Э. О новом морфотипе *Trachomitum venetum* (L.) Woodson из окрестностей Балаклавы // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыян». 2016. Вып. 7. С. 166 – 170.*

[Ryff L.E. On the new morphotype *Trachomitum venetum* (L.) Woodson from the vicinity of Balaklava // Scientific notes of the Cape Martyan Natural Reserve. 2016. Issue. 7. S. 166 - 170.]

*Рыфф Л.Э. *Poacynum armatum* (Pobed.) Mavrodiev, Laktionov et Yu.E.Alexeev (Apocynaceae) в Юго-западном Крыму // Бюлл. ГНБС. 2018. Вып. 127. С. 78 – 87.*

[Ryff L.E. *Poacynum armatum* (Pobed.) Mavrodiev, Laktionov et Yu.E. Alexeev. 87.]

*Цвелев Н.Н. Семейство Кутровые (Apocynaceae) / Жизнь растений. Цветковые растения. Гл. ред. академик А.Л. Тахтаджян. Т. 5 (2). С. 359 – 361.*

[Tsvelev N.N. Family of Apocynaceae (Apocynaceae) / Plant Life. Flowering plants. Ch. ed. Academician A.L. Takhtadzhyan. T. 5 (2). S. 359 - 361.]

*Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / Под редакцией Т.Б. Батыгиной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 350 с.*

[Shamrov I.I. Ovule of flowering plants: structure, function, origin / Edited by T. B. Batygina. - M.: Partnership of scientific publications of KMK, 2008. 350 p.]

*Шамров И.И. Морфологические типы семязачатков цветковых растений. Бот. журн. 2017. 102 (2). С. 129 – 146.*

[Shamrov I.I. Morphological types of ovules of flowering plants. // Bot. journal. 2017. 102 (2). S. 129 - 146.]

*Шевченко С.В. Семейство Апосиновые / Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae – Asteraceae / Отв. ред. Т.Б. Батыгина, М.С. Яковлев. Л.: Наука, 1987. – С. 128 – 132.*

[Shevchenko S.V. Apocynaceae family / Comparative embryology of flowering plants. Davidiaceae - Asteraceae / Rep. ed. T.B. Batygina, M.S. Yakovlev. L : Nauka, 1987. S. 128 - 132.]

*Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюлл. Гос. Никит. ботан. сада, 1986. Вып. 60. С. 99 – 101.*

[Shevchenko S.V., Ruguzov I.A., Efremova L.M. Method of staining of permanent preparations with methyl green and pyronin // Bull. Gos. Nikita. Bot. Gard., 1986. Vol. 60. S. 99 - 101.]

Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Сб. научн. трудов Гос. Никит. ботан. сада, 1992. Т. 113. С. 52 – 61.  
[Shevchenko S.V., Chebotar A.A. Features of the embryology of European olive (*Olea europaea*) // Sb. scientific Proceedings of the State. Nikita. bot. gard, 1992. T. 113. S. 52 - 61.]

Статья поступила в редакцию 16.10.2019 г.

**Shevchenko S.V. Some aspects of embryology of the *Poacynum armenum* (Apocynaceae) //** Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2019. № 2(151). P. 44-54.

The article presents some aspects of *Poacynum armenum* (Pobed.) Mavrodiev, Laktionov et Yu.E. Alexeev embryology. The processes of the male and female generative structures, endosperm formation have been described. Plant material was collected in the area of Cape Sarych on the Southern Coast of the Crimea during flowering and fruiting *Poacynum armenum*. It has been established that the type of microsporangium wall formation is centrifugal, the formation of microspores tetrads is simultaneous, the mature pollen is 3-cell with a three-furrow shell, the ovule is anatropic, unitegmal, tenuinucellate. Endosperm is cellular with chalazal haustorium. It is shown that one of the reasons for low seed productivity can be significant deviations in the development of male gametophytes and gametes, as well as the absence of pollinating insects during the flowering period. The activity of the sea and anthropogenic impact also have a negative effect, as well as the absence of pollinating insects during the flowering period. However, the formation of full seeds, the presence in this coenopopulation along with generative individuals of seedlings and juvenile individuals indicate seed reproduction of the species and the possibility of its natural renewal.

**Key words:** *Poacynum armenum*; anther; ovule; pollen; embryo sac; endosperm