

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ**

УДК 581.3:582.5/9:504.062(477.75)

DOI: 10.36305/2019-3-152-15-25

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ  
И ЗАДАЧИ РАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ****Светлана Васильевна Шевченко, Юрий Владимирович Плугатарь**

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 приведены результаты изучения репродуктивной биологии ряда ценных интродуцированных на юг России растений, а также редких видов флоры Крыма. Сравнительный анализ и осмысление процессов формирования генеративных структур, опыления, оплодотворения и завязываемости семян представителей разных семейств (Anacardiaceae, Annonaceae, Ericaceae, Magnoliaceae, Rosaceae, Rhamnaceae, Davidiaceae, Nyssaceae) позволил установить некоторые закономерности в системе репродукции, сделать заключение о систематической принадлежности и довольно высоком репродуктивном потенциале изученных видов. Показаны возможности использования знаний репродуктивных процессов цветковых растений при решении различных биологических задач: систематики и филогении, выявлении закономерностей формирования генеративных структур, определении стратегии размножения и сохранения фиторазнообразия, значения антропоэкологических аспектов в репродукции растений, селекции и охраны природы. Материал представляет научный интерес для специалистов различных направлений.

**Ключевые слова:** цветение; опыление; пыльник; пыльца; семязачаток; зародышевый мешок; плодо- и семяобразование; диссеминация

В последние десятилетия все большее внимание ученых привлекает такое серьезное и важное направление науки, как репродуктивная биология растений, которая предполагает изучение ряда последовательных и взаимосвязанных процессов развития элементов цветка, цветения, опыления, семяобразования, диссеминации и прорастания семян. Знание этих процессов, сравнительный их анализ позволяют установить закономерности в формировании генеративных структур, выявить критические периоды в репродукции, установить причины снижения численности и разработать приемы оптимизации воспроизведения и размножения редких и исчезающих видов растений, решить определенные вопросы систематики и филогении, а также найти способы повышения эффективности селекционной и интродукционной работы (Поддубная-Арнольди, 1951, 1958, 1967, 1973; Яковлев, 1958; Кордюм, 1971, 1978, 1991, 2010; Батыгина, 1974, 2014; Терехин, 1975, 1991, Камелина, 1994; 2009; Шамров, 2008, 2017; Шевченко, 2009; Шевченко, 2019; Шевченко и др., 2010; Плугатарь и др., 2018; Шевченко, Плугатарь, 2019; Plugatar and other, 2019; и др.). Широкий спектр возможностей использования знаний репродуктивной биологии и сегодня определяет актуальность, а порой и необходимость изучения указанных выше процессов и структур, что и является целью наших исследований.

В результате проведенных нами исследований установлено, что в процессе формирования мужских генеративных структур наиболее уязвимыми являются период мейоза, при котором резкие колебания температуры воздуха могут приводить к нарушениям его нормального хода (происходят выбросы хромосом за пределы метафазной пластинки на стадии метафазы I, отставание хромосом при расхождении их

к полюсам на стадии анафазы I), а также дифференцирующий митоз. Эти нарушения приводят в конечном итоге к снижению числа морфологически нормальных пыльцевых зерен. Женская генеративная сфера менее подвержена действию экстремальных условий и нарушения в ее развитии встречаются реже. Запас прочности в женской сфере выражается, например, в закладке нескольких семязачатков, из которых только часть дает полноценные семена, дифференциации двух или нескольких археспориев (Шевченко и др., 2010).

Чрезвычайно важными в репродуктивном процессе растений являются особенности антэкологии, которые характеризуются различными приспособлениями, обеспечивающими эффективность опыления. Они включают структурные особенности развития и строения цветка (гетеростилия, протандрия, протогиния, геркогамия), разные типы опыления у одного и того же вида растения (аллогамия и автогамия), а также особое строение экины пыльцевых зерен (наличие висциновых нитей, полленкита). Немаловажное значение при этом имеет наличие насекомых-опылителей, а для анемофильных растений – погодные условия. Процессы диссеминации и расширения ареала за счет освоения новых территорий обеспечиваются также рядом специфических приспособлений, и образовавшиеся семена могут распространяться с помощью птиц, муравьев; у растений-баллистов особое значение имеет механическое воздействие ветра или животных (Шевченко, 2009).

Несмотря на то, что приведенные выше особенности являются довольно частными и характеризуют определенные таксоны, знание их необходимо при решении тех или иных практических задач. Так, например, в Крыму произрастает редкий, включенный в Красную книгу Республики Крым вид – земляничник мелкоплодный (*Arbutus andrachne* L., сем. Ericaceae). Это декоративное вечнозеленое дерево до 12 м высотой, с очередными листьями без прилистников. Кора гладкая, кораллового цвета, плод – оранжевая морщинистая ягода. По экологоморфологическим признакам вид может быть охарактеризован как литофит, мезоксерофит, гелиофит, гликофит (Голубев, 1996). *A. andrachne* – третичный реликт, изредка встречается в Абхазии и Аджарии, в Крыму произрастает на Южном берегу в виде небольших рощиц или отдельных деревьев от мыса Айя на западе до горы Кастель на востоке. По данным В.Г. Ены и А.В. Ены (1971), в Крыму насчитывается около 1000 взрослых деревьев высотой от 3-4 до 10-14 м высотой, средний возраст которых составляет 200-300 лет, хотя встречаются экземпляры в возрасте до 1000 лет. В результате изучения возрастной структуры популяций *A. andrachne* установлено, что на мысе Мартыан и особенно на мысе Батилиман наблюдается снижение числа всходов, ювенильных особей и остальных возрастных групп подроста (Голубева, 1981). По нашим наблюдениям, основной причиной слабого естественного возобновления можно считать низкую семенную продуктивность, которая обусловлена отклонениями в процессах формирования генеративных элементов, отсутствием процесса оплодотворения и гибели зародыша на разных этапах эмбриогенеза, что приводит к реализации всего 2-3% семязачатков. Проведение дополнительного опыления цветков растений одной популяции пыльцой с цветков другой популяции приводило к увеличению завязываемости семян втрое. Эти явления можно объяснить наличием инбредной депрессии у *A. andrachne* в Крыму, поскольку данный вид является третичным реликтом, здесь проходит северная граница его ареала, произрастает он небольшими группами, составляющими изолированные малочисленные популяции; продолжительность жизни особи составляет несколько сот лет (известны 1000-летние экземпляры), что приводит к постоянному близкородственному скрещиванию, результатом чего, в конечном итоге, и является инбредная депрессия (Шевченко, 2001, 2010). Для увеличения численности *A.*

*andrachne* в условиях природного ареала нами разработан способ репатриации вида с применением метода культуры *in vitro*.

Редким, внесенным в Красную книгу Республики Крым, является и фисташка туполистная *Pistacia mutica* Fisch. et Mey. из семейства Anacardiaceae. Естественно произрастает также в районе Новороссийска, в южном и восточном Закавказье. Согласно классификации Е.Л. Кордюм и Г.И. Глущенко (1976), *P. mutica* относится к однодомным, двудомным полигамным растениям, поскольку в популяциях встречаются: а) формы с мужскими и женскими цветками на одной особи; б) формы только с мужскими или только с женскими цветками; в) формы с мужскими или женскими цветками, у которых могут образовываться побеги или отдельные цветки противоположного пола. *P. mutica* – это дерево до 20 м высотой, которое по классификации В.Н. Голубева (1996) может быть охарактеризовано как аэропедофит, литофит, эуксерофит, гелиофит, гликофит. Размножается вид семенами, однако в Крыму он слабо возобновляется вследствие высокой степени пустосемянности, которая обусловлена повреждением или полным уничтожением развивающихся зародышей фисташковым семеедом – *Megastigmus pistaciae* Wlk. (Шевченко, Васильева, 1992; Shevchenko, 1992). Испытанные нами различные способы защиты от семееда (механическая перекопка подстилки, обработка ядохимикатами и др.) показали, что самые лучшие результаты можно получить, используя биологический метод – изоляцию ветвей семенных растений с помощью бязевых мешков на период лета вредителей. Этот метод дает возможность получить до 80% здоровых выполненных семян, и он может быть рекомендован для повышения семенной продуктивности *P. mutica*.

Чрезвычайно важны знания репродуктивной биологии при решении спорных вопросов систематической принадлежности того или иного таксона. По мнению В.А. Поддубной-Арнольди (1976), обнаруженное в настоящее время многообразие типов эмбрионального развития и строения покрытосеменных растений показали, что не только строение цветка, пыльника, пестика, плода и семени, но и типы развития и строения тапетума, мужского и женского гаметофита, прорастания пыльцевой трубки, оплодотворения, эндосперма, гаусториев и т.д., являются систематическими и филогенетическими признаками. Эмбриологические черты важны как для установления родственных отношений между основными типами высших растений, так и для характеристики отдельных подклассов, порядков, семейств. Наряду с другими признаками они легли в основу ряда филогенетических и систематических построений (Тахтаджян, 1966, 1987).

Так, в 1934 году Никитским ботаническим садом из Англии были получены семена *Davidia involucrata* Baill., в настоящее время из 4-х сеянцев сохранилось одно, которое представляет собой дерево выше 5 м. В репродуктивную фазу оно вступило в возрасте 22 лет, регулярное цветение и плодоношение наблюдается с 1983 года. В естественном виде произрастает в горах Китая, где ее и обнаружил французский натуралист Д. Давид, чьим именем и назван этот вид. Цветет давидия в Крыму в мае. Голые мужские цветки с ярко окрашенными красными пыльниками собраны в шаровидное соцветие. Среди мужских цветков почти на верхушке цветоложа располагается единственный обоеполый цветок с редуцированным околоцветником и звездчатым рыльцем пестика. У основания соцветий формируются обертки из двух, иногда трех, брактеев, которые ко времени цветения становятся снежно белыми, очень яркими на фоне зеленых листьев, что придает растению особую прелесть и декоративность. В литературе активно обсуждался вопрос о систематической принадлежности *D. involucrata*. Ряд исследователей (Cronquist, 1981; Thorne, 1983) включали давидию в семейство Nyssaceae порядка Cornales. По ряду признаков данный

вид сближали с представителями семейств Alangiaceae (Horne, 1909) и Cornaceae (Eyde, 1967; Тахтаджян, 1987). По некоторым признакам *D. involucrata* сравнивали также с сем. Araliaceae (Тахтаджян, 1966) и Actinidiaceae (Markgraf, 1963). На основании проведенных нами исследований особенностей репродуктивной биологии *D. involucrata* и сравнительного анализа с указанными семействами установлено, что по совокупности эмбриологических признаков давидия более близка к семейству Cornaceae, чем к семействам Nyssaceae и Alangiaceae. Представители каждого из этих семейств обладают своими индивидуальными чертами, что свидетельствует об их самостоятельности в этом ранге. Так, по признакам мужских генеративных структур давидия отличается от *Nyssa sylvatica* и *Camptotheca acuminata* (сем. Nyssaceae) меньшим числом слоев в сформированной стенке микроспорангия, нерегулярно-двуслойным тапетумом, 3-слойной стенкой зрелого пыльника. В то же время все эти признаки являются сходными с представителями семейства Cornaceae, а многослойная спорогенная ткань, симультанный тип тетрадогенеза, одиночные 2-клеточные зрелые пыльцевые зерна – признаки, общие для всех трех семейств. По признакам женских генеративных структур *D. involucrata* отличается от Nyssaceae типом нуцеллуса (красинуцеллятный в отличие от тенуинуцеллятного у ниссовых), линейной тетрадой мегаспор (у Nyssaceae она Т-образная), наличием интегументального тапетума.

Сравнение эмбриологии *D. involucrata* с сем. Araliaceae и Actinidiaceae также показало значительное количество отличительных признаков, в связи с чем возможность их сближения исключается (Камелина, Шевченко, 1988). Иными словами, эмбриологические признаки наряду со строением соцветия и другими анатомо-морфологическими особенностями подтверждают наличие индивидуальных черт и справедливость выделения рода *Davidia* в самостоятельное семейство Davidiaceae (Тахтаджян, 1966; Шевченко, Камелина, 1987).

*Asimina triloba* (L.) Dunal. – древесное растение с одиночными цветками, обитатель мезофильных лесов в поймах рек на плодородных землях Флориды. В Крыму цветет в конце мая-начале июня. Цветки красно-коричневого цвета, имеют 3 чашелистика, 6 лепестков, издают неприятный запах, привлекающий мух и жуков. По большинству эмбриологических признаков *A. triloba* сходна с другими представителями семейства Annonaceae и порядков Annonales (Коробова, 1981; Маметьева, Камелина, 1981; Parulecar, 1965, 1970) и Magnoliales (Фрейберг, Камелина, 1981). Учитывая множественные черты сходства эмбриологических особенностей наряду с другими морфологическими признаками эти порядки многими исследователями объединялись в один порядок Magnoliales (Annonales) (Гроссгейм, 1945; Козо-Полянский, 1948; Тахтаджян, 1948, 1954). Однако исследования последних десятилетий позволили установить ряд важных различий между семействами, в результате чего наряду с другими был выделен самостоятельный порядок Annonales. Представители семейства Annonaceae этого порядка отличаются от таковых семейства Magnoliaceae редуцированным мутувчатым околоцветником, отсутствием прилистников, расположением микроспорангия на абаксиальной стороне спорофилла и наличием руминированного эндосперма. В то же время представители семейств Annonaceae и Magnoliaceae имеют сходные эмбриологические черты, такие, как секреторный тапетум с двоядерными клетками, однобороздные пыльцевые зерна, анатропные, битегмальные, красинуцеллятные семязачатки, Polygonum-тип формирования зародышевого мешка, целлюлярный эндосperm. Все это указывает на их близкое родство, что, по мнению А. Еames (1961), позволяет предположить их происхождение от одного древнего ствола, причем семейство Annonaceae по некоторым признакам в эволюционном плане является более продвинутым.

Вместе с тем, по определенным свойствам эти семейства значительно различаются. Так, у Magnoliaceae тетрады микроспор вскоре после их образования распадаются на отдельные микроспоры, а у Annonaceae есть представители с отдельными микроспорами (*Miliusa*, *Uvaria* и др.), есть виды с нераспадающимися тетрадами (*Asimina*, *Xilopia*), а у некоторых представителей микроспоры объединены в полиады (Disepalum). Средних слоев в микроспорангии представителей Annonaceae 2-3, у Magnoliaceae – 3-4, не обнаружены у Magnoliaceae и трабекулы, имеющиеся у Annonaceae. Эндосперм у Annonaceae руминированный в отличие от гладкого эндосперма у Magnoliaceae. Таким образом, можно заключить, что, несмотря на довольно близкое родство представителей семейств Magnoliaceae и Annonaceae, эмбриологические особенности этих семейств подтверждают их самостоятельность (Шевченко, 2009).

Известно, что в селекционной работе при использовании метода гибридизации весьма важным является подбор исходных материнских и отцовских форм. Показательным в этом отношении может быть абрикос (*Prunus armeniaca*), у которого сорта различаются разной жизнеспособностью генеративной сферы. Так, в 2017-2018 гг. высокой жизнеспособностью пыльцы (до 80%) отличались сорта Маркулешти, Медунец и Крымский Амур, у сорта Маркулешти пыльца характеризовалась и высокой скоростью прорастания – уже через 2 часа после посева в раствор сахарозы появились пыльцевые трубки, а через 4 часа они достигали 200 мкм длины. Сорт Крымский Медунец также имел большой процент морфологически нормальных пыльцевых зерен (примерно 90%), более 30% которых характеризовались их высокой жизнеспособностью. Наряду с анализом зрелой пыльцы при подборе родительских форм для гибридизации следует учитывать и состояние женской генеративной сферы, о котором можно судить и по строению цветка.

В цветках с короткими пестиками зародышевые мешки недоразвиты, яйцевой аппарат не дифференцирован, в связи с чем оплодотворение не может быть осуществлено. В цветках с длинными пестиками обычно женские генеративные структуры дифференцированы и готовы к восприятию спермиев. Например, у сорта Маркулешти более 70% цветков имели недоразвитый пестик, а у сорта Крымский Амур цветков с недоразвитыми пестиками было около 30% (Shevchenko, Mitrofanova, Gorina, 2019), что свидетельствует о том, что сорт Маркулешти при гибридизации лучше использовать в качестве отцовского родителя, а Крымский Амур – в качестве материнской формы. Часто в цветках с длинными пестиками закладываются два семязачатка, один из которых обычно постепенно дегенерирует, а второй нормально развивается.

Ценным субтропическим плодовым растением является зизифус настоящий *Zizyphus jujuba* Mill. (сем. Rhamnaceae) – раскидисто-ветвистый колючий кустарник 6-8 м высотой или дерево 10-12 м высотой с широкораскидистой или пирамидальной кроной. Родина его Китай. За много веков народной селекции в Китае отобраны многочисленные формы, но возделывается зизифус на незначительных площадях в Азербайджане, Грузии, Таджикистане и в Крыму. Одной из причин слабого распространения этой культуры является недостаток крупноплодных, урожайных сортов и довольно малая изученность существующего сортимента. Между тем, по комплексу биологических свойств, относительной нетребовательности к уходу, зимостойкости и ценности плодов зизифус заслуживает широкого внедрения в культуру. Цветет *Z. jujuba* в Крыму в июне-июле, цветки мелкие, обоеполые, зеленовато-желтого цвета, опыляется с помощью насекомых, привлекаемых сильным приятным запахом и нектаром, собирающимся на околопестичном нектарном диске. Пыльцевые зерна зизифуса покрыты полленкином, благодаря которому они

склеиваются в комочки, прикрепляются к насекомым и переносятся с цветка на цветок. Следует отметить, что *Z. jujuba* имеет место особый механизм цветения и опыления, выражающийся в наличии двух типов обоеполых цветков, различающихся ритмами цветения. Цветки первого типа раскрываются утром и функционируют сначала как мужские, а к вечеру – как женские. Вечером раскрываются цветки второго типа и, выполняя сначала мужскую функцию, опыляют цветки утренней генерации, утром же эти цветки опыляются пылью с цветков первого типа. В только что раскрытом цветке тычинки наклонены к пестику, но женская сфера еще не готова к восприятию пыльцы, лопасти рыльца сомкнуты, зародышевый мешок недоразвит. Затем тычинки отгибаются наружу и вниз, лопасти рыльца раскрываются, зародышевый мешок уже дифференцирован, но пыльца с данного цветка не может попасть на рыльце пестика своего цветка. Рыльце пестика готово к восприятию цветка только через 13-17 часов после раскрытия цветка. При проведении гибридизации следует ориентироваться на состояние рыльца пестика и нектарного диска.

Наблюдаемый у *Z. jujuba* механизм разновременных функций обоеполого цветка перестает работать в конце цветения и может рассматриваться как своего рода адаптация к гейтоно- и ксеногамии.

Таким образом, проведенные авторами исследования и систематизация полученных результатов позволили разработать приемы повышения семенной продуктивности и воспроизведения в условиях природного ареала редких видов флоры Крыма (*Arbutus andrachne*, *Pistacia mutica*), определить особенности и сроки гибридизации при селекции некоторых плодовых культур (*Prunus armeniaca* и *Zizyphus jujuba*), а также подтвердить целесообразность выделения самостоятельных семейств цветковых растений *Davidiaceae* и *Annonaceae*. Знания процессов репродуктивной биологии, включающей изучение развития и строения элементов цветка, формирования мужских и женских генеративных структур, особенностей опыления и оплодотворения, пло- и семяобразования, а также диссеминации представляют особое и важное направление ботаники, и приведенные в данном сообщении примеры использования результатов исследования системы репродукции свидетельствуют о широких возможностях их применения при решении различных вопросов охраны редких и исчезающих видов, селекции и семеноводства, определения систематической принадлежности таксонов, что обуславливает дальнейшее развитие и расширение подобного направления исследований.

### Литература / References

- Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы / Ленинград: Колос, 1974. 206 с.  
[Batygina T.B. Embryology of wheat. Leningrad: Kolos, 1974. 206 p. [In Russian].
- Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни / СПб: Издательство МЕАН. 2014. 764 с.  
[Batygina T.B. Developmental biology of plants. *Symphony of life* / St.Petersburg. 2014. 764 p.]
- Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т.9, Вып. 2. С.287-296.  
[Vainagy I.V. The method of statistical processing of material on seed productivity of plants on the example of *Potentilla aurea* L. // Rast. resources. 1973. V.9, Issue 2. P. 287-296.]
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, №6. С.826-831.  
[Vainagy I.V. On the methodology for studying the seed productivity of plants // Bot. journal 1974. V. 59, No. 6. P.826-831].



- Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. Второе издание. 1996. 126 с.  
[Golubev V.N. Biological Flora of the Crimea. Second Edition. Yalta, 1996. 126 p.]
- Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры. Ялта, 1986. 38 с.  
[Golubev V.N., Volokitin Yu.S. Guidelines for the study of antecological features of flowering plants. Functional and environmental principles of reproductive organization. Yalta, 1986. 38 p.]
- Голубева И.В. Результаты популяционно-количественного изучения земляничника мелкоплодного // Бюлл. ГНБС. 1981. Вып. 1(44). С. 75-76.  
[Golubeva I.V. Results of a population-based quantitative study of small-fruited strawberries // Bull. SNBG. 1981. Issue. 1 (44). P. 75-76.]
- Гроссгейм А.А. К вопросу о графическом изображении систем цветковых растений // Сов. Ботаника. 1945. Т.13, № 3. С. 3-27.  
[Grossgeim A.A. On the question of the graphic representation of flowering plant systems // Sov. Botany. 1945. T. 13, No. 3. P. 3-27.]
- Ена А.В., Ена В.Г. Убежища земляничника в Крыму // Природа. 1971. №6. С.73-74.  
[Ena A.V., Ena V.G. Shelters of strawberries in the Crimea // Nature. 1971. No. 6. P.73-74.]
- Камелина О.П. Новый подход к классификации типов тапетума / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Генеративные органы цветка / ред. Т.Б. Батыгина. Санкт-Петербург. Изд-во «Мир и семья». 1994. С. 56-60.  
[Kamelina O.P. A new approach to the classification of tapetum types / Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. T. 1. Generative organs of the flower / ed. T.B. Batygin. St. Petersburg. Publishing House "Mir I Semiya". 1994. P. 56-60.]
- Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. / Изд-во «Арктика». Барнаул. 2009. 501 с.]  
[Kamelina O.P. Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledonous. Barnaul: Publishing house "Arctika", 2009. 501 p.]
- Камелина О.П., Шевченко С.В. К эмбриологии *Davidia involucrata* (Davidiaceae) // Бот. журн. 1988. Т.73, №2. С.203-213.  
[Kamelina O.P., Shevchenko S.V. To embryology *Davidia involucrata* (Davidiaceae). Bot. journal. 1988. 73(2): 203-213.]
- Козо-Полянский Б.М. К модернизации системы растительного мира // Труды Воронежск. Гос. ун-та. 1948. Т.15. С. 76-129.  
[Kozo-Polyansky B.M. To the modernization of the plant world system // Proceedings of the Voronezh State University. 1948. V.15. P. 76-129.]
- Кордюм Е.Л. Значение эмбриологии для решения вопросов систематики и филогении покрытосеменных растений / Проблемы ботаники. Киев, 1971. С. 196-215.  
[Kordyum E.L. The importance of embryology for solving the problems of systematics and phylogeny of angiosperms. Problems of Botany. Kiev, 1971: 196-215.]
- Кордюм Е.Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. К.: Наук. Думка, 1978. 219 с.  
[Kordyum E.L. Evolutionary cytoembryology of angiosperms. Kiev: Naukova dumka, 1979. 220 p.]
- Кордюм Е.Л., Глущенко Г.И. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных / Киев: Наук. Думка. 1976. 198 с.  
[Kordyum E.L., Glushchenko G.I. Cytoembryological aspects of the problem of sex of angiosperms / Kiev: Naukova dumka. 1976. 198 p.]



*Коробова С.Н.* Семейство Nyssaceae / Сравнительная эмбриология цветковых растений / Davidiaceae-Asteraceae. Л.: Наука, 1987. С. 41-45.

[*Korobova S.N.* Nyssaceae family / Comparative embryology of flowering plants / Davidiaceae-Asteraceae. L.: Nauka, 1987. P. 41-45.]

*Маметьева Т.Б., Камелина О.П.* Семейство Myristicaceae / Сравнительная эмбриология цветковых растений / Winteraceae - Juglandaceae Л.: Наука, 1981. С. 47-50.

[*Mametieva T.B., Kamelina O.P.* Family Myristicaceae / Comparative embryology of flowering plants / Winteraceae - Juglandaceae L.: Nauka, 1981. P. 47-50.]

*Наумов Н.А., Козлов В.Е.* Основы ботанической микротехники. М., 1954. 168 с.

[*Naumov N.A., Kozlov V.E.* Fundamentals of Botanical Microtechnology. M., 1954. 168 p.]

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

[*Pausheva Z.P.* Workshop on Plant Cytology. M.: Kolos, 1990. 283 p.]

*Плугатарь Ю.В., Бабина Р.Д., Супрун И.Н., Науменко Т.С., Алексеев Я.И.* Оценка сортов груши, выделенных из генофондовой коллекции Никитского ботанического сада по комплексу хозяйственно ценных признаков с помощью микросателлитных маркеров // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. Т. 22. №1. С.60-68.

[*Plugatar Yu.V., Babina R.D., Suprun I.N., Naumenko T.S., Alekseev Y.I.* Assessment of pear cultivars isolated from the gene pool of the Nikitsky Botanical Gardens by a set of economically valuable traits using microsatellite markers // Vavilovsky Journal of Genetics and Selection. 2018. Vol. 22. No. 1. P.60-68.]

*Поддубная-Арнольди В.А.* Значение эмбриологических исследований высших растений для систематики // Успехи совр. биол. 1951. Т.32, № 3 (6). С. 352-392.

[*Poddubnaya-Arnoldi V.A.* The significance of embryological studies of higher plants for taxonomy // Successes of the Sov. biol. 1951. V. 32, No. 3 (6). P. 352-392.]

*Поддубная-Арнольди В.А.* Значение эмбриологических исследований филогенетической системы // Проблемы ботаники. М.-Л.: Наука. 1958. Вып 3. С. 196-247.

[*Poddubnaya - Arnoldi V.A.* The importance of embryological research for the phylogenetic system. *Problems of botany*. Moscow, Leningrad: Nauka, 1958. III: 196-247.]

*Поддубная-Арнольди В.А.* Значение цитологии и эмбриологии для интродукции и акклиматизации // Бюлл. Гл. бот. сада. 1967. Вып. 65. С. 58-64.

[*Poddubnaya - Arnoldi V.A.* The importance of cytology and embryology for introduction and acclimatization. *Bull. Ch. bot. Gard.* 1967. 65: 58-64.]

*Поддубная-Арнольди В.А.* Значение цитоэмбриологии для генетики и селекции / Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1973. С. 3-15.

[*Poddubnaya-Arnoldi V.A.* The importance of cytoembryology for genetics and selection / Embryology of angiosperms. Chisinau: Shtiintsa, 1973. P. 3-15.]

*Пономарев А.Н.* Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М., Л., 1960. Т.2. С.9-19.

[*Ponomarev A.N.* The study of flowering and pollination of plants // Field geobotany. Moscow; Leningrad, 1960. V.2. P. 9-19.]

*Пономарев А.Н.* Предмет и некоторые аспекты антэкологии / Вопросы антэкологии. Л., 1969. С. 43-45.

[*Ponomarev A.N.* Subject and some aspects of antecology / Issues of antecology. Leningrad, 1969. P. 43-45.]

*Ромейс Б.* Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит-ры., 1954. 718 с.

[*Romeis B.* Microscopic technology. Moscow: Publishing house of foreign countries. lit., 1954. 718 p.]



*Тахтаджян А.Л.* Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: МОИП, 1948. 301 с.

[*Takhtadzhyan A.L.* Morphological evolution of angiosperms. Moscow: MOIP, 1948.301 p.]

*Тахтаджян А.Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.Л.: Наука, 1964. 236 с.

[*Takhtadzhyan A.L.* Fundamentals of evolutionary angiosperm morphology. Moscow; Leningrad: Nauka, 1964. 236 p.]

*Тахтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. М.Л.: Наука, 1966. 610 с.

[*Takhtadzhyan A.L.* System and phylogeny of flowering plants. Moscow; Leningrad: Nauka, 1966. 610 p.]

*Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

[*Takhtadzhyan A.L.* Magnoliophyte system. Leningrad: Nauka, 1987.439 p.]

*Терехин Э.С.* О способах, направлениях и эволюционном значении редукции биологических структур // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 10. С. 1401-1412.

[*Terekhin E.S.* About the methods, directions and evolutionary significance of the reduction of biological structures // Bot. journal 1975.V. 60, No. 10. P. 1401-1412.]

*Терехин Э.С.* Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений. Санкт-Петербург: Изд-во «Мир и семья», 1991. 70 с.

[*Terekhin E.S.* Problems of evolution of ontogenesis of seed plants. St. Petersburg: Publishing House "Mir I Semiya", 1991. 70 p.]

*Терехин Э.С.* Репродуктивная биология / Сравнительная эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Санкт-Петербург: Изд-во «Мир и семья», 2000. С.21-24.

[*Terekhin E.S.* Reproductive biology. Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg: Publishing House "Mir I Semiya", 2000. 3: 72-73].

*Фрейберг Т.Е., Камелина О.П.* Семейство Magnoliaceae / Сравнительная эмбриология цветковых растений / Winteraceae - Juglandaceae. Л.: Наука, 1981. С.36-41.

[*Freiberg T.E., Kamelina O.P.* Family Magnoliaceae / Comparative embryology of flowering plants / Winteraceae - Juglandaceae. Leningrad: Nauka, 1981. P.36-41.]

*Шамров И.И.* Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 2008.350 с.

[*Shamrov I.I.* Ovule of flowering plants: structure, function, origin / Т. В. Batygina (Ed.) Moscow: Partnership of scientific publications of КМК, 2008. 350 p.]

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

[*Shamrov I.I.* Morphological types of ovules of flowering plants // Bot. journal 2017.102 (2): 129–146.]

*Шевченко С.В.* Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма. Киев: Аграрная наука, 2009. 336 с.

[*Shevchenko S.V.* Reproductive biology of ornamental and subtropical fruit plants of the Crimea. Kiev: Agrarna nauka. 2009. 336 p.]

*Шевченко С.В.* Репродуктивная биология редких видов цветковых растений в связи с задачей сохранения фиторазнообразия Крыма и Кавказа / Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия и экологически сбалансированного природопользования на Западном Кавказе: Мат-лы Междунар. конф., посвященной 20-летию сотрудничества Абхазского гос. ун-та и Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, 25-летию Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН. Нальчик, 2019. С. 44-45.

[Shevchenko S.V. Reproductive biology of rare species of flowering plants in connection with the task of preserving the phyto-diversity of the Crimea and the Caucasus / Actual problems of maintaining biodiversity and environmentally balanced nature management in the Western Caucasus. Materials International Conf., dedicated to the 20th anniversary of cooperation of the Abkhaz state. University and the Institute of Ecology of Mountain Territories. A.K. Tembotova RAS, 25th anniversary of the Institute of Ecology of Mountain Territories named after A.K. Tembotova RAS. Nalchik, 2019.P. 44-45.]

Шевченко С.В., Васильева Е.А. Особенности воспроизведения *Pistacia mutica* в Крыму // Труды Никит. ботан. сада. 1992. Т. 113. С. 45-51.

[Shevchenko S.V., Vasilieva E.A. Features of the reproduction of *Pistacia mutica* in the Crimea // Proceedings of Nikita. bot. gard. 1992. Vol. 113. P. 45-51.]

Шевченко С.В., Камелина О.П. Эмбриология семейства *Davidiaceae* / Сравнительная эмбриология цветковых растений // *Davidiaceae-Asteraceae*. Л.: Наука, 1987. С. 7-12.

[Shevchenko S.V., Kamelina O.P. Embryology of the *Davidiaceae* family / Comparative embryology of flowering plants / *Davidiaceae-Asteraceae*. Leningrad: Nauka, 1987. P. 7-12.]

Шевченко С.В., Кузьмина Т.Н., Марко Н.В., Ярославцева А.Д. Репродуктивная биология некоторых редких видов флоры Крыма. Киев: Аграрная наука, 2010. 392 с.

[Shevchenko S.V., Kuzmina T.N., Marko N.V., Yaroslavtseva A.D. Reproductive biology of some rare species of the Crimean flora. Kiev: Agrarna Nauka, 2010. 392 p.]

Шевченко С.В., Плугатарь Ю.В. Исследования репродуктивной биологии семенных растений в Никитском ботаническом саду // Научные труды ГНБС. 2019. № 149. С. 210-231.

[Shevchenko S.V., Plugatar Yu.V. Studies of reproductive biology of seed plants in the Nikita Botanical Gardens // Scientific works of the SNBG. 2019. No 149. P. 210-231.]

Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюлл. ГНБС. 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. SNBG. 1986. Issue. 60. P. 99-101.]

Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea* L.) // Научные труды ГНБС. 1992. Т. 113. С. 52-61.

[Shevchenko S.V., Chebotar A.A. Features of the embryology of European olive (*Olea europaea* L.) // Scientific works of SNBG. 1992. Vol. 113. P. 52-61.]

Яковлев М.С. Принципы выделения основных эмбриологических типов и их значение для филогении покрытосеменных // Проблемы ботаники. 1958. Вып. 3. С. 168-195.

[Yakovlev M.S. The principles of identifying the main embryological types and their significance for angiosperm phylogeny // Problems of Botany. 1958. Issue. 3. P. 168-195.]

Croquist A. An integrated system of classification of flowering plants // New-York: Columbia Univ. Press. 1981. Vol. 18. 1262 p.

Eames A.J. Morphology of Angiosperms. New-York: Mc-Gawhill. 1961. 518 p.

Eyde R.H. The peculiar gynoeceal vasculature of *Cornaceae* and its systematic significance // Phytomorphology. 1967. Vol. 17, №2. P. 172-182.

Horne A.S. On the structure and affinities of *Davidia involucrata* // Trans. Lin. Socv. Lond., 2 ser. Bot. 1909 (1904-1913). Vol. 7. P. 303-326.

Markgraf F. Die phylogenetische Stellung der Gattung *Davidia* // Der Dtsch. Bot. Ges. 1963. Bd. 76. S. 63-39.

Parulekar N.S. *Annonaceae* // Bull. Indian Nat. sci. Acad. 1970. Vol. 41. P. 38-41.

*Plugatar Y.V., Klimenko Z.K., Ulanovskaya I.V., Zykova V.K., Plugatar S.A.* Prospects for the use of the Crimean flora resources in the floriculture // *Acta Horticulture*. 2019. 1240. P.65-68.

*Shevchenko S.V.* Special features of male and female gametophyte differentiation in *Zizyphus jujuba* Mill. in the Crimea // XII International congress in sexual plant reproduction. Columbus. Ohio. 1992. P. 63.

*Shevchenko S., I. Mitrofanova, V. Gorina.* Some morphological and biological features of apricot cultivars from fields collection of the Nikita botanical gardens – 4<sup>th</sup> Balkan Symposium on Fruit Growing. Book of Abstracts and Symposium Programme. 14-18 September, 2019, Istanbul. P. 29.

*Thorne R.F.* Proposed new realignments in the angiosperms // *Nord. J. Bot.* 1983. Vol. 3. №1. P. 85-117.

*Статья поступила в редакцию 18.11.2019 г.*

**Shevchenko S.V., Plugatar Yu.V. Reproductive biology of flowering plants and problems of rational nature management** // *Plant Biology and Horticulture: theory, innovation*. 2019. № 3 (152). P. 15-25.

The paper presents the results of the study of reproductive biology of a number of valuable plants introduced to the South of Russia, as well as rare species of flora of the Crimea. Comparative analysis and understanding of the processes of generative structures formation, pollination, fertilization and seed formation of representatives of different families (Anacardiaceae, Annonaceae, Ericaceae, Magnoliaceae, Rosaceae, Rhambaceae, Davidiaceae, Nyssaceae) allowed to establish some regularities in the reproduction system, to make a conclusion about the systematic affiliation and rather high reproductive potential of the studied species. The possibilities of using knowledge of reproductive processes of flowering plants in solving various biological problems: systematics and phylogeny, identifying patterns of formation of generative structures, determining the strategy of reproduction and conservation of plant diversity, the importance of antecological aspects in plant reproduction, breeding and nature protection are shown. The material is of scientific interest to specialists in various fields.

**Keywords:** *flowering; pollination; anther; pollen; seedling; embryo sac; fruit and seed formation; dissemination*