

МОРФОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.573.41:581.4

DOI 10.36305/2712-7788-2022-3-164-62-70

**НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ЭМБРИОЛОГИИ ЭНОТЕРЫ ПРЕКРАСНОЙ
(*OENOTHERA SPECIOSA* NUTT.)****Светлана Васильевна Шевченко**

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, Спуск Никитский, 52
Email: shevchenko_nbs@mail.ru

В работе изложены результаты изучения процессов формирования мужских и женских генеративных структур, а также оплодотворения у представителя семейства Onagraceae – энотеры прекрасной (*Oenothera speciosa* Nutt.), в естественном виде произрастающей на территории Европы, в южных регионах США и в Мексике. В условиях интродукции на Южном берегу Крыма основные репродуктивные процессы проходят в пределах нормы и могут образовывать жизнеспособные половые элементы, обеспечивающие эффективный процесс оплодотворения и развитие полноценных семян. Установлено, что стенка микроспорангия развивается центробежно, тапетум является результатом развития первичного париетального слоя, зрелые пыльцевые зерна обычно 2-клеточные. Семязачаток анатропный, битегмальный, крассиноцеллятный, зародышевый мешок моноспориальный *Oenothera*-типа, но встречаются зародышевые мешки и *Polygonum*-типа.

Ключевые слова: *Oenothera speciosa* Nutt.; мужские и женские генеративные структуры; оплодотворение

Введение

Семейство Onagraceae включает около 25 родов и 700 видов растений. Представители семейства в основном распространены в западных областях Северной Америки и Мексики и лишь некоторые из них произрастают в тропиках. Одним из наиболее крупных родов семейства является *Oenothera* (энотера), насчитывающая около 120 видов, среди которых есть многолетники, двулетники и однолетники. Многие виды *Oenothera*, в том числе и *Oenothera speciosa*, издавна используют в качестве декоративных растений (Иванина, 1981). Многие кипрейные обладают полезными свойствами. Например, иван-чай – один из лучших травянистых медоносов: с одного гектара зарослей иван-чая можно получить до 600 кг прекрасного меда. Листья этого вида используют в лекарственных целях благодаря большому содержанию в них дубильных веществ и витамина С. Кроме того, иван-чай – это ценное кормовое растение с высоким содержанием каротина, протеина и жира.

Oenothera speciosa Nutt. (энотера прекрасная) – корневищное травянистое растение из семейства кипрейные (Onagraceae), имеющее популярное название «розовая вечерняя примула». Вид широко распространен на территории Европы, Северной и Южной Америки. Корневая система *O. speciosa* хорошо развита, стебель прямой, вертикально растущий до 40 см высотой, густо покрытый ярко зеленой листвой. Листья небольшие, овальные, цветет обильно с поздней весны до осени, цветки довольно крупные. Плод – коробочка светло коричневого цвета. Растение энотеры обладает комплексом полезных веществ (каротиноиды, стероиды, флавоноиды, полисахариды, витамин С, кальций, магний, натрий и др.), которые широко используются при создании косметических средств. Как и *Oenothera missouriensis* Sims, *O. speciosa* используется также в народной медицине для лечения

простудных заболеваний. Все указанные полезные свойства энотеры обуславливают изучение ее биологии развития и возможностей размножения.

Объекты и методы исследования

Oenothera speciosa – раскидистое растение с массой чашеобразных одиночных цветков. Особенности цветения изучали по методическим рекомендациям В.Н. Голубева, Ю.С. Волокитина и А.Н. Пономарева (Пономарев, 1960; Голубев, Волокитин, 1986). Растительный материал фиксировали растворами Карнуа и FAA. Для изучения генеративных структур готовили постоянные препараты по общепринятым методикам (Жинкина, Воронова, 2000; Ромейс, 1954; Паушева, 1980; Шевченко, Ругузов, Ефремова, 1986). Парафиновые срезы готовили с помощью ротационного полуавтоматического микротомы RMD-3000 (Россия). Окрашивали препараты метиловым зеленым и пиронином с подкраской алциановым синим (Шевченко, Чеботарь, 1992). Анализ препаратов проводили с помощью микроскопа AxioScope A.1 (Carl Zeiss). Микрофотографии получены с помощью системы анализа изображения Axio CamERc 5s (Carl Zeiss).

Результаты и обсуждение

Oenothera speciosa – растение с вертикальным стеблем и большим количеством белых цветков, которые постепенно становятся розовыми, с глубокими яркими прожилками (рис. 1, А). Цветет растение продолжительное время, источая приятный тонкий аромат, начало цветения отмечается в июне, заканчивается глубокой осенью. Стилодий энотеры имеет канал, выстланный сосочковидными клетками. Цветки раскрываются во второй половине дня в хорошую погоду, привлекая различных насекомых. В облачные дни цветки и вовсе могут не раскрываться. Чашелистики светлые, в местах скрепления имеют красные полосы. При раскрывании венчика чашелистики винтообразно опадают (рис. 1, Б).



Рис. 1 *Oenothera speciosa* Nutt.: А – общий вид растения; Б – цветки *Oenothera speciosa* Nutt. с опадающими чашечками (ОЧ – опадающие чашечки)

Fig. 1 *Oenothera speciosa* Nutt.: А General view of *Oenothera speciosa* Nutt.; Б – flowers of *Oenothera speciosa* Nutt. with falling cups (ОЧ – falling cups)

Цветки *Oenothera speciosa* обоеполые, актиноморфные, 4-членные (рис. 2).

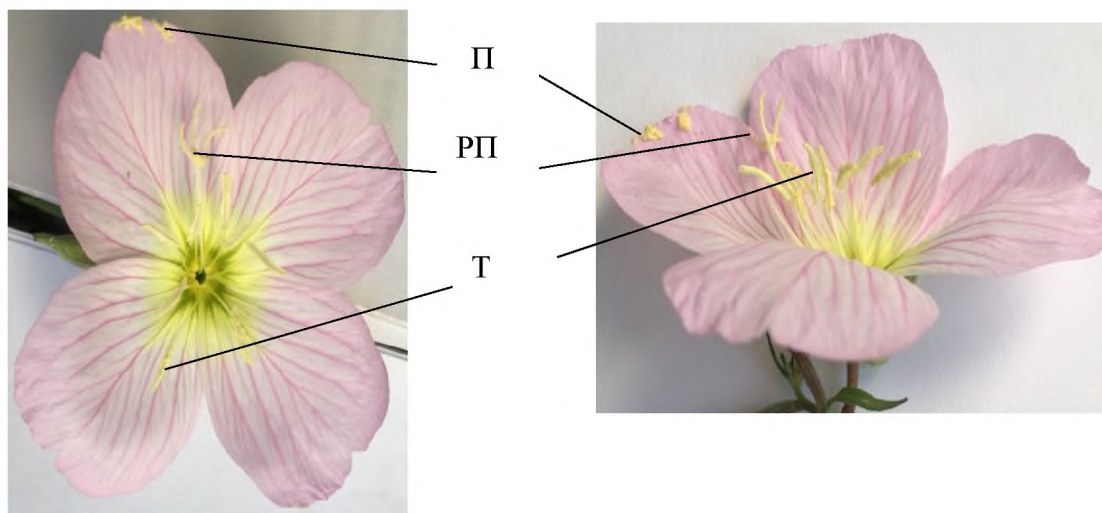


Рис. 2 Раскрытые цветки *Oenothera speciosa* Nutt. (П – зрелая пыльца на лепестках; РП – рыльце пестика; Т – тычинки)

Fig. 2 Open flowers of *Oenothera speciosa* Nutt. (П – mature pollen on the petals; РП – stigma of the pistil; Т – stamens)

Чашечка створчатая с красными полосками, после цветения опадающая, венчик с яйцевидно-округлыми лепестками. Андроцей *O. speciosa* состоит из 8 тычинок, пыльник 4-гнездный, двухтековый. Тычиночные нити довольно длинные и крепятся к середине пыльника, способствуя его движению и эффективному процессу опыления (рис. 3 А). Стенка микроспорангия развивается центробежно, тапетум является продуктом первичного париетального слоя. Сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума (рис. 3 Б).

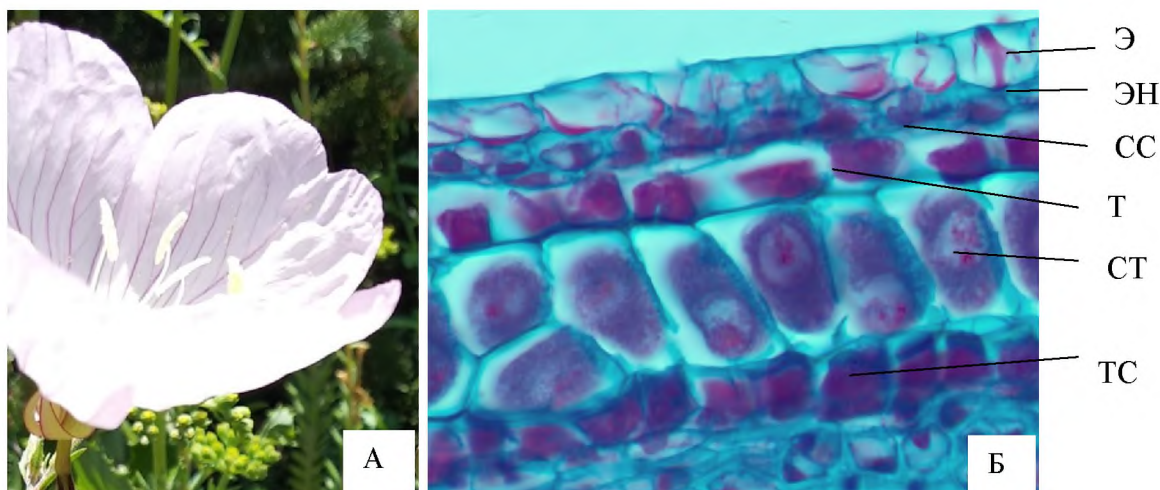


Рис. 3 Цветок (А) и фрагмент микроспорангия *Oenothera speciosa* Nutt. в период мейоза (Б) (Э – эпидерма; ЭН – эндотеций; СС – средний слой; Т – тапетум; СТ – спорогенная ткань; ТС – тапетум со стороны связника)

Fig. 3 Flower (A) and a fragment of microsporangium *Oenothera speciosa* Nutt. during meiosis (Б) (Э – epidermis; ЭН – endothecium; СС – middle layer; Т – tapetum; СТ – sporogenic tissue; ТС – tapetum from the side of the connective)

Клетки эпидермы ко времени мейоза начинают сплющиваться, кутинизироваться, а клетки эндотеция увеличиваются, появляются фиброзные пояски. Средний слой обычно представлен одним рядом, иногда двумя рядами деструктурированных клеток. Клетки тапетума сначала одноядерные, затем ядра активно делятся и становятся двуядерными, иногда четырехядерными. Спорогенная ткань представлена обычно одним рядом крупных клеток с большим ядром и ярко выраженным ядрышком, что свидетельствует об их высокой активности. Как и у *Oenothera missouriensis*, у *O. speciosa* образование тетрады микроспор происходит сукцессивно (Шевченко, 2022), при котором после каждого деления мейоза образуется клеточная перегородка. Фрагмопласт закладывается в телофазе гетеротипического деления (мейоза I) в центре микроспороцита и растет центробежно, разделяя его на две равные клетки. Подобным же образом происходит деление клеток диады после гомеотипического деления (мейоза II), которое завершается образованием четырех клеток микроспор. Расположение микроспор у *O. speciosa* (согласно классификации, Г. Эрлмана, 1956), может быть тетраидное, квадратное, крестообразное. Бутоны в этот период размером около 8 мм длиной.

После распада тетрад микроспоры увеличиваются в размерах, ядра в них четко выражены, начинают выпячиваться поры. В тапетуме происходит деструкция, тапетальная ткань распадается на отдельные клетки. В процессе дифференцирующего митоза ядро сдвигается из центра микроспоры к более широкой стенке, где и происходит деление (рис. 4). Затем ядро вегетативной клетки, а позднее и генеративная клетка располагаются в центре. Таким образом, в результате дифференцирующего митоза образуются двуклеточные пыльцевые зерна, которые значительно увеличиваются в размерах. К этому времени полностью сформированы поры, которые сильно выпячиваются. Зрелые пыльцевые зерна обычно 2-клеточные, но иногда встречаются и 3-клеточные. Стенка зрелого пыльника представлена клетками эпидермы и фиброзного эндотеция (рис. 4).

Следует заметить, что часто развитие генеративных структур в одном пыльнике происходит асинхронно: в то время, когда в одном микроспорангии наблюдается профазы мейоза, в других в это время может быть уже тетрада микроспор.

Гинецей *Oenothera speciosa* представлен 4-мя плодолистиками, столбик простой, с 4-лопастным рыльцем. Семязачаток анатропный, битегмальный, крассинуцеллярный, фуникулярный, имеется состоящая из нескольких слоев клеток гипостаза. Внутренний интегумент состоит из двух рядов клеток, наружный интегумент представлен тремя рядами вытянутых клеток. Разрастание наружного интегумента в микропиллярной зоне семязачатка формирует четко выраженный ариллоид – карункулу. Фуникулус короткий, развивается фуникулярный обтуратор. Микропиле прямое, образованное в основном внутренним интегументом, иногда в его образовании участвует и наружный интегумент (рис. 5).

Все три зоны нуцеллуса (апикальная, базальная и латеральная) сильно развиты. Проводящий пучок доходит до халазы. Археспорий одноклеточный, делясь, образует париетальную и спорогенную клетки. Париетальная клетка, далее развиваясь, формирует нуцеллус, а спорогенная клетка дифференцируется в мегаспороцит. В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор, из которых функционирующей является микропиллярная мегаспора. Зародышевый мешок моноспориальный, 2-митозный, однополюсный, *Oenothera*-типа (рис. 6). Микропиллярная мегаспора увеличивается в размерах, ядро ее расположено в микропиллярной зоне, где она дважды делится. В сформированном 4-клеточном зародышевом мешке имеется яйцевой аппарат, состоящий из двух синергид с нитчатым аппаратом, и яйцеклетки (рис. 6). Синергиды имеют по бокам выросты. Яйцеклетка

крупная с отчетливо выраженной вакуолью, расположена ниже синергид. Полярное ядро центральной клетки расположено вблизи с яйцевым аппаратом. Иногда встречаются зародышевые мешки Polygonum-типа (рис. 5 Б).

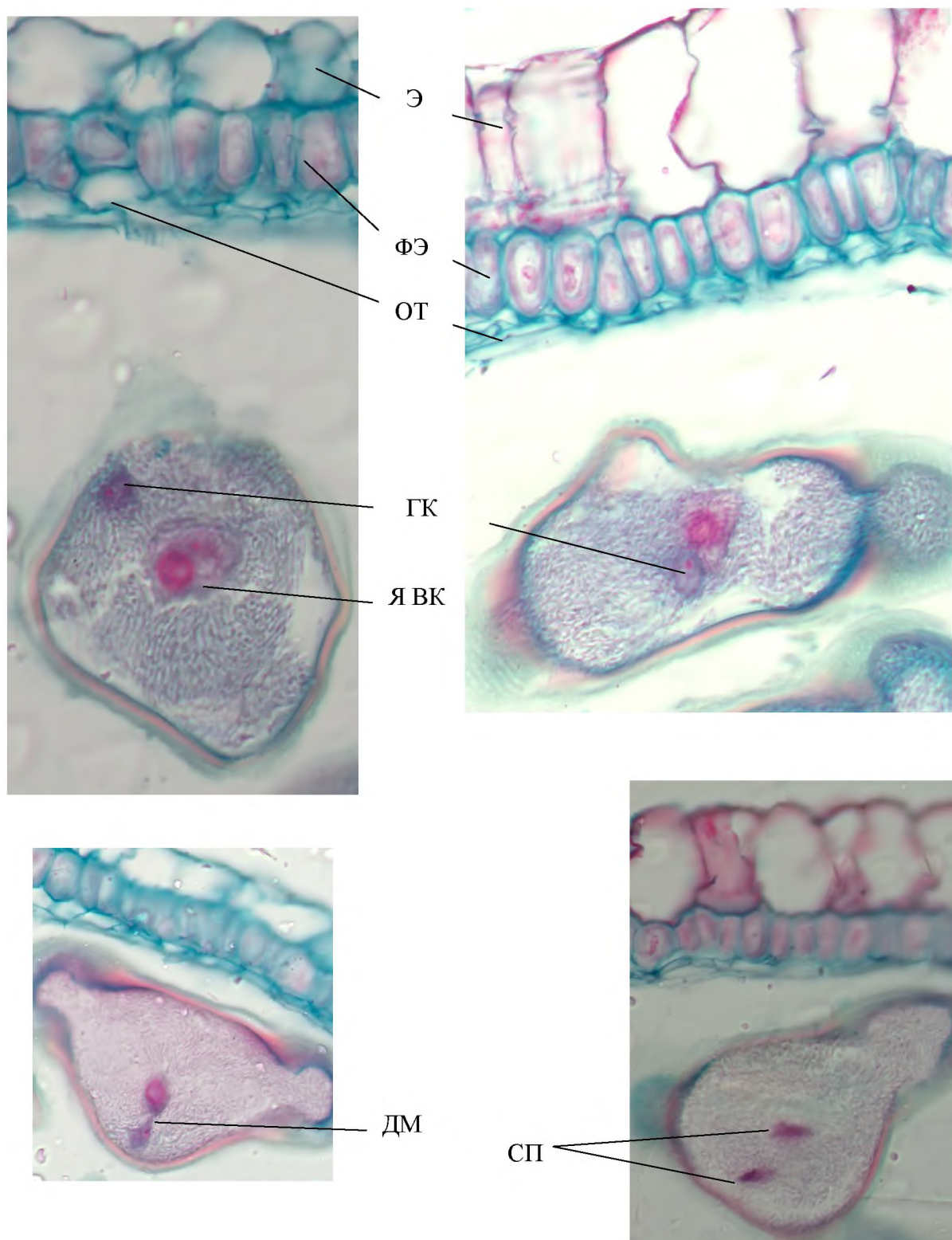


Рис. 4 Фрагменты микроспорангиев на разных стадиях формирования мужского гаметофита *Oenothera speciosa* Nutt.

Fig. 4 Fragments of microsporangia at different stages of formation of the male gametophyte *Oenothera speciosa* Nutt.

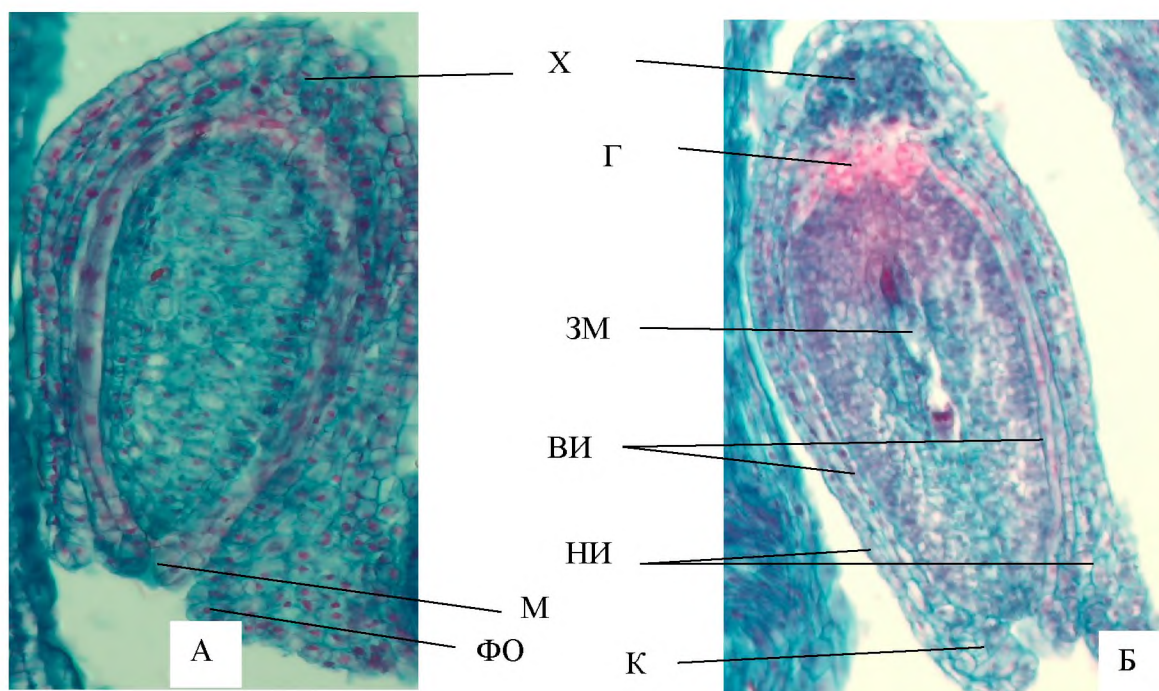


Рис. 5 Общий вид семязачатков *Oenothera speciosa* Nutt. (X – халаза; Г – гипостаза; ЗМ – зародышевый мешок; ВИ – внутренний интегумент; НИ – наружный интегумент; М – микропиле; ФО – фуникулярный обтуратор; К – оперкулум (карункула)

Fig. 5 General view of ovules of *Oenothera speciosa* Nutt. (X – chalase; Г – hypostasis; ЗМ – germ sac; ВИ – internal integument; НИ – external integument; М – micropile; ФО – funicular obturator; К – operculum (caruncula)

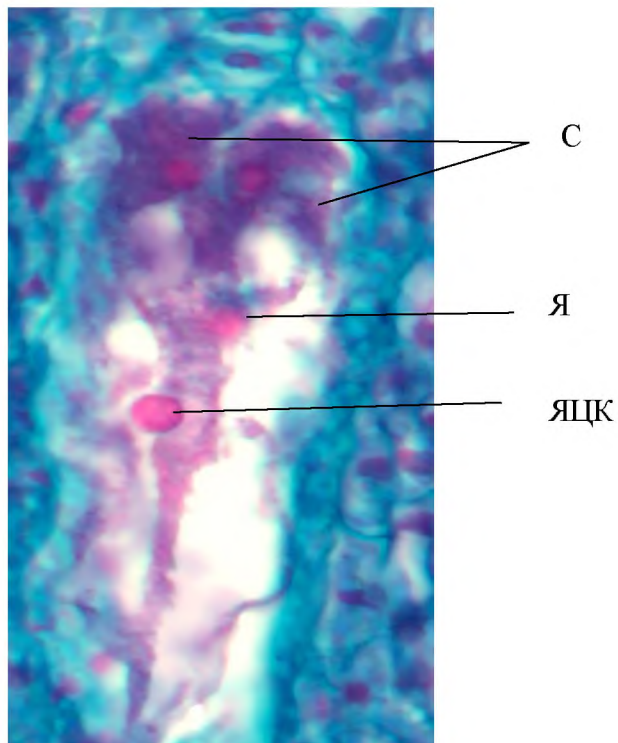


Рис. 6 Зародышевый мешок *Oenothera speciosa* Nutt. (С – синергиды; Я – яйцеклетка; ЯЦК – ядро центральной клетки)

Fig. 6 Germ sac of *Oenothera speciosa* Nutt. (С – synergids; Я – egg cell; ЯЦК – the nucleus of the central cell)

Пыльцевое зерно прорастает на рыльце пестика, образуемая пыльцевая трубка далее прорастает по каналу стилодия, выстланного сосочковидными клетками. По мере продвижения пыльцевой трубки по стилодию генеративная клетка делится с образованием двух спермиев, один из которых сливается с ядром центральной клетки (рис. 7 А), а другой – с яйцеклеткой (рис. 7 Б). Обычно пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок через одну из синергид, разрушая ее и оставляя вторую синергиду неповрежденной (рис. 7 А).

Последующие эффективно протекающие процессы оплодотворения, развития эндосперма и зародыша приводят к образованию плодов и семян специфического строения, которые присущи представителям данного семейства.

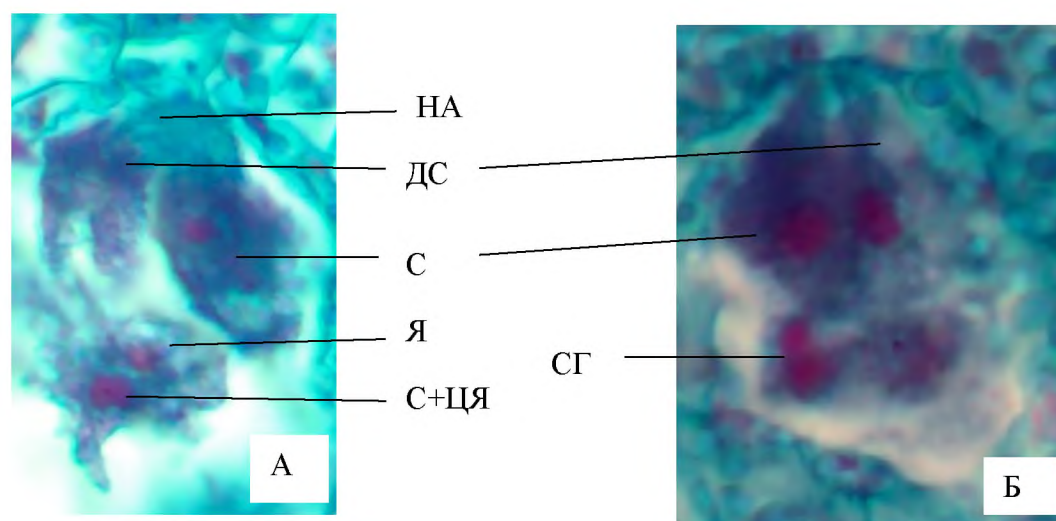


Рис. 7 Двойное оплодотворение у *Oenothera speciosa* Nutt. (НА – нитчатый аппарат; ДС – дегенерировавшая синергида; С – синергида; Я – яйцеклетка; С+ЦЯ – слияние спермия с ядром центральной клетки; СГ – сингамия)

Fig. 7 Double fertilization of *Oenothera speciosa* Nutt. (НА – filamentary apparatus; ДС – degenerated synergida; С – synergida; Я – egg; С+ЦЯ – fusion of sperm with the nucleus of the central cell; СГ – syngamy)

Выводы

Обобщая результаты настоящих исследований и сведения литературы, можно сделать заключение, что по основным чертам эмбриологии энотера прекрасная сходна с другими представителями семейства Onagraceae (Батыгина, 1985). Стенка микроспорангия развивается центробежно, который характеризуется образованием тапетума из первичной париетальной клетки. Семязачаток анатропный, красинуцеллярный, битегмальный, фуникулярный, зародышевый мешок моноспориический *Oenothera*-типа. Формирование мужских и женских генеративных структур *Oenothera speciosa* происходит с незначительными отклонениями, что обуславливает дальнейшее эффективное протекание процессов эндоспермо- и эмбриогенеза, и обеспечивают формирование плодов, представляющих собой многосемянную коробочку. Кроме семенного размножения, энотере прекрасной свойственно и вегетативное размножение корневищами. Согласно сведениям литературы (Иванина, 1981), энотере используют, как пищевое, лекарственное и косметическое средство. Кроме того, длительное цветение энотеры, приятный аромат и красота цветков придают растениям высокую декоративность и создают возможность использования его в садово-парковых экспозициях.

Литература / References

Батыгина Т.Б. Семейство Onagraceae / Сравнительная эмбриология цветковых растений / Brunelliaceae – Tremandraceae. Ленинград. Изд-во «Наука», 1985. С. 104–110.
[Batygina T.B. Family Onagraceae. *Comparative embryology of flowering plants. Brunelliaceae – Tremandraceae*. Leningrad: Nauka, 1985. P. 104–110]

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.]

Жинкина Н.А., Воронова О.Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Ботан. журн. 2000. Т. 85, № 6. С. 168–171.
[Zhinkina N.A., Voronova O.N. To the technique of coloring embryological preparations. *Bot. journal*. 2000. 85 (6): 168–171]

Иванина Л.И. Семейство кипрейные (Onagraceae) / Жизнь растений. Том 5, часть 2. Цветковые растения. Под ред. Акад. А.Л. Тахтаджяна. Москва: Просвещение, 1981. С. 224–228.
[Ivanina L.I. The cypress family (Onagraceae). *Plant life*. Volume 5, part 2. *Flowering plants*. Ed. akad. A.L. Takhtadzhyan. Moscow: Enlightenment, 1981. P. 224–228]

Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1990. 283 с.
[Pausheva Z.P. Workshop on plant cytology. M.: Kolos, 1990. 283 p.]

Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений / Полевая геоботаника: [в 5 т.] / под общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.: Наука, 1960. Т.2. С. 9–19.
[Ponomarev A.N. The study of flowering and pollination of plants. *Field geobotany*. Moscow, 1960. Vol. 2. P. 9–19]

Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. литер., 1954. 718 с.
[Romeis B. Microscopic technology. Moscow: Publishing house of foreign countries. Lit., 1954. 718 p.]

Шевченко С.В. Характеристика мужской генеративной сферы *Oenothera missouriensis* // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2022. Вып. 143. С. 90–95.
[Shevchenko S.V. Characteristics of the male generative sphere of *Oenothera missouriensis*. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens*. 2022. 143: 90–95]

Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 1986. Вып. 60. С. 99–101.
[Shevchenko S.V., Ruguzov I.A., Efremova L.M. The technique of coloring permanent preparations with methyl green and pyronine. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens*. 1986. 60: 99–101]

Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Труды Никитского ботанического сада. 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]

Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений (введение в палинологию). 1. Покрытосеменные. М., 1956. 486 с.
[Erdtman G. Pollen morphology and plant systematics (introduction to palynology). 1. Angiosperms. M., 1956. 486 p.]

Статья поступила в редакцию 16.06.2022 г.

Shevchenko S.V. Some features of showy sundrop (*Oenothera speciosa* Nutt.) // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2022. № 3 (164). P. 62–70.

The paper presents the results of studying the processes of formation of male and female generative structures, as well as fertilization in a representative of the Onagraceae family - evening primrose (*Oenothera speciosa* Nutt.), which naturally grows in Europe, in the southern regions of the United States and in Mexico. Under the conditions of introduction on the Southern Coast of the Crimea, the main reproductive processes are within the normal range and can form viable sexual elements that ensure an effective fertilization process and the development of valuable seeds. It has been established that the wall of the microsporangium develops centrifugally; mature pollen grains are usually 2-celled. The ovule is anatropic, bitegmal, crassinucellate, the embryo sac is monosporic of the *Oenothera*-type, but there are also embryo sacs of the *Polygonum*-type.

Key words: *Oenothera speciosa* Nutt.; male and female generative structures; fertilization