

УДК: 582.573.41:581.3 (477.75)

DOI 10.36305/2712-7788-2023-1-166-16-24

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ *OENOTHERA MISSOURIENSIS* НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

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 представлены результаты изучения некоторых процессов роста и развития ценного растения из семейства *Onagraceae* *Oenothera missouriensis*, естественно произрастающего на юге центральной части Северной Америки и интродуцированного на Южный берег Крыма. Установлены особенности формирования мужских и женских генеративных структур. Показано, что тип формирования тетрады микроспор сукцессивный, образующий тетраэдральные, крестообразные, квадратные и линейные тетрады микроспор. Пыльца 2- и 3-клеточная и *Oenothera*- или *Polygonum* – типа образования зародышевого мешка. Определено, что стенка микроспорангия развивается центробежно, тапетум является производным первичного париетального слоя и окружает гнездо пыльника со всех сторон. Наличие насекомых-опылителей, развитие морфологически нормальных пыльцевых зерен и зародышевых мешков, формирующихся у данного вида в условиях интродукции, свидетельствуют о возможном эффективном процессе опыления, получении семян и использовании данного вида как декоративного и лекарственного растения.

Ключевые слова: *Oenothera missouriensis*; мужские и женские генеративные структуры; пыльцевые зерна; зародышевый мешок; опыление.

Введение

Oenothera missouriensis Sims (syn. *Megapterium missouriense* (Sims) Spach) (энотера миссурийская) или ослинник миссурийский – представитель семейства *Onagraceae*, родина вида – прерии Северной Америки с сухими известковыми почвами. В Европу энотера миссурийская была завезена в XVII веке, и в настоящее время выращивается практически на всех континентах, в зонах умеренного климата (Иванина, 1981).

Энотера обладает многими полезными свойствами, которые обусловлены ее химическим составом, так как она содержит сапонины, каротиноиды, стероиды, флавоноиды, дубильные вещества, полисахариды, политерпеноиды, витамин С, кальций, магний, цинк, железо и др. Отвар корня ослинника в народной медицине применяют для лечения простудных заболеваний и туберкулеза легких. Ценным лекарственным препаратом является масло *Oenothera biennis* и *Oenothera missouriensis*, получаемое из семян. В его состав входят полиненасыщенные жирные кислоты, аминокислоты и белки. Препараты энотеры используют также для лечения артритов, астмы, при воспалении почек и сердечной невралгии (Aslam at all., 2021). Актуальность изучения *Oenothera missouriensis* обуславливается его полезными качествами как декоративного и лекарственного растения.

Объекты и методы исследования

Oenothera missouriensis – многолетнее растение со стелющимися стеблями, с богатым химическим составом и довольно длительным цветением. Особенности цветения изучали по методическим рекомендациям Голубева, Волокитина и Пономарева (Пономарев, 1960; Голубев, Волокитин, 1986; Пономарев, Демьянова, 2000). Растительный материал фиксировали растворами Карнуа и FAA. Для изучения мужских генеративных структур готовили постоянные препараты по общепринятым

методикам (Ромейс, 1954; Паушева, 1980; Шевченко и др., 1986). Парафиновые срезы готовили с помощью ротационного полуавтоматического микротом RMD-3000 (Россия). Окрашивали их метиловым зеленым и пиронином (Шевченко, Чеботарь, 1992), а также гематоксилином по разработанной в БИНе методике (Жинкина, Воронова, 2000) с подкраской алциановым синим. Анализ препаратов проводили с помощью микроскопа AxioScope A.1 (Carl Zeiss). Микрофотографии получены с помощью системы анализа изображения Axio CamERc 5s (Carl Zeiss).

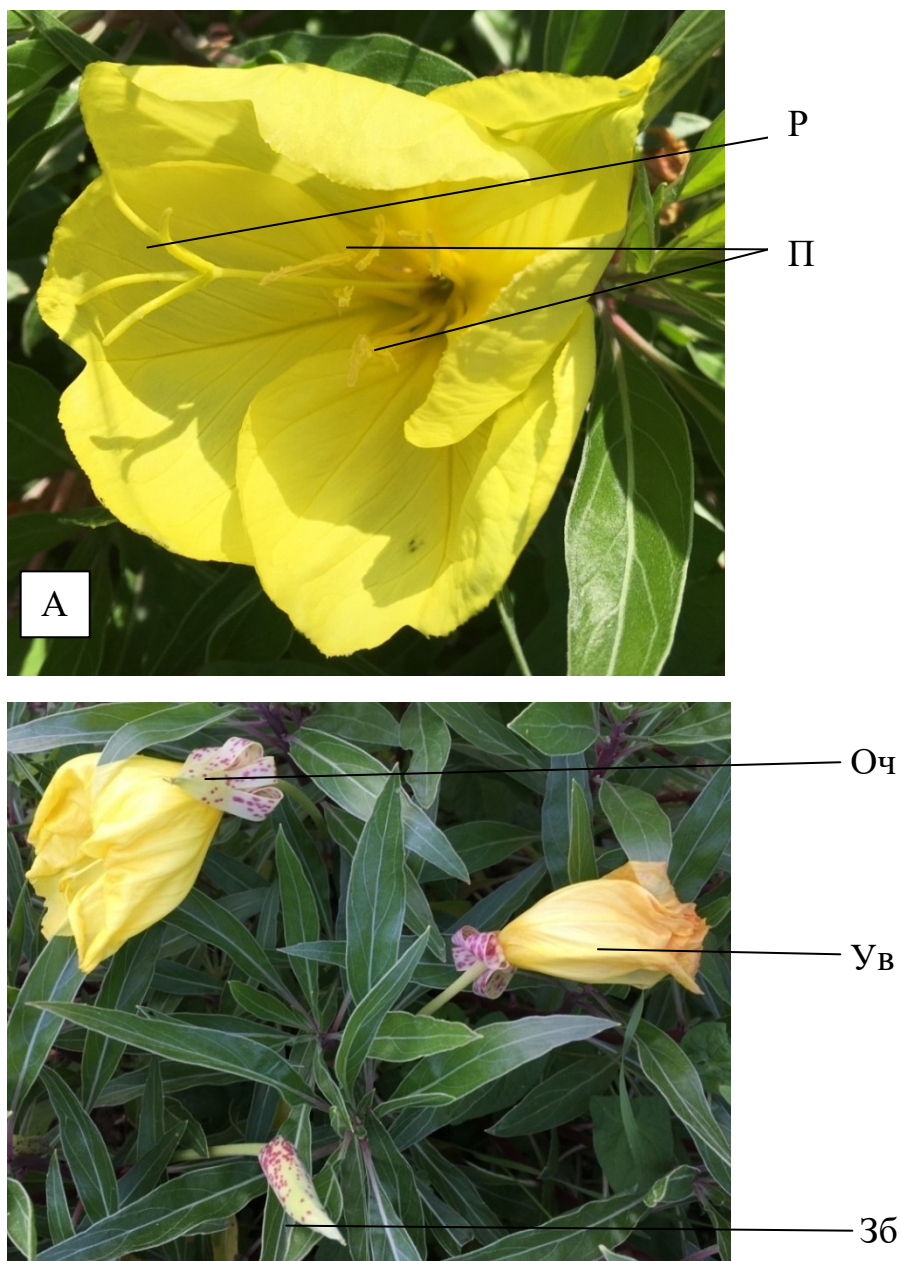
Результаты и обсуждение

Oenothera missouriensis Sims (syn. *Megapterium missouriense* (Sims) Spach) (энотера миссурийская) – представитель семейства Onagraceae, родина вида – прерии Северной Америки с сухими известковыми почвами. В Европу энотера миссурийская была завезена в XVII веке, и в настоящее время выращивается практически на всех континентах, в зонах умеренного климата. Это кистекорневое многолетнее растение со стелющимися стеблями длиной 30-35 см, очередными, простыми, цельными листьями и крупными (до 10 см в диам.) ароматными светло-желтыми с золотистым отливом цветками (рис. 1).



Рис. 1. Общий вид растения *Oenothera missouriensis*
Fig. 1. General view of the plant *Oenothera missouriensis*

Цветки обоеполые, актиноморфные, 4-членные. Чашечка створчатая с красными пятнами, после отцветания опадающая. Венчик скрученный, с яйцевидно-округлыми лепестками. Андроцей состоит из 8 тычинок, гинецей представлен 4-мя плодолистиками, столбик простой с 4-лопастным рыльцем. Пыльник 4-гнездный, во время цветения гнезда объединяются попарно в теки (рис. 2). Стенка микроспорангия развивается центробежно, тапетум является производным первичного париетального слоя и окружает гнездо пыльника со всех сторон (Шевченко, 2022).



**Рис. 2. Цветки и бутон *Oenothera missouriensis* (А – раскрытый цветок;
Б – бутон и увядающие цветки; П – пыльники; Р – рыльце пестика; Оч – опадающая чашечка;
Ув – увядающий венчик; ЗБ – закрытый бутон)**
**Fig. 2. Flowers and bud of *Oenothera missouriensis* (А – open flower;
Б – bud and fading flowers; П – anthers; Р – style; Оч – deciduous calyx;
Ув – withering corolla; ЗБ – closed bud)**

Сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя, представленного одним или двумя рядами мелких сплюснутых клеток, и тапетума. Тапетум секреторный, однослойный, в начале одноядерный, но ко времени мейоза в микроспороцитах часто ядра тапетума делятся, и клетки становятся 2-ядерными. Спорогенная ткань представлена одним или двумя рядами клеток (рис. 3).

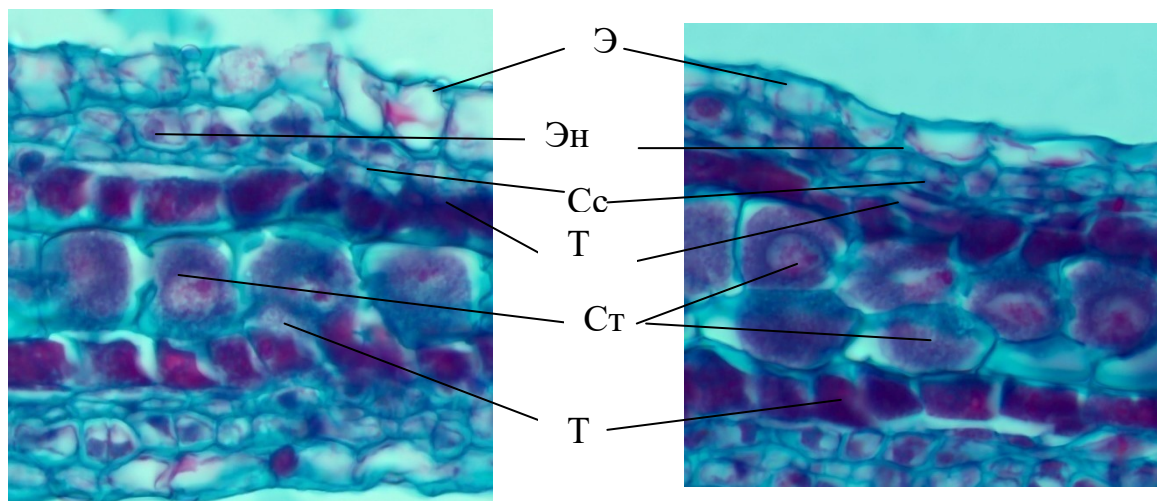


Рис. 3. Фрагменты сформированной стенки микроспorangия с одним и двумя рядами клеток спорогенной ткани (Э – эпидерма; Эн – эндотеций; Сс – средний слой; Т – тапетум; Ст – спорогенная ткань)

Fig. 3. Fragments of the formed microsporangium wall with one and two rows of sporogenic tissue cells (Э – epidermis; Эн – endothecium; Сс – middle layer; Т – tapetum; Ст – sporogenic tissue)

В зрелом пыльнике стенка микроспorangия состоит из эпидермы, покрытой кутикулой, и фиброзного эндотеция (рис. 4).

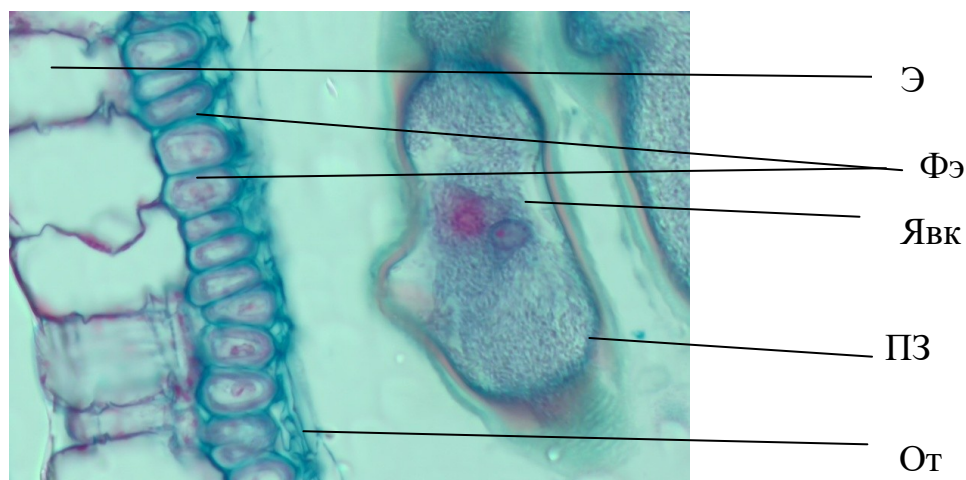


Рис. 4. Фрагмент микроспorangия зрелого пыльника *O. missouriensis* (Э – эпидерма; Фэ – фиброзный эндотеций; Явк – ядро вегетативной клетки; Гк – генеративная клетка; ПЗ – пыльцевое зерно; От – остатки тапетума)

Fig. 4. Fragment of microsporangium of mature anther *O. missouriensis* (Э – epidermis; Фэ – fibrous endothecium; Явк – vegetative cell nucleus; Гк – generative cell; ПЗ – pollen grain; От – tapetum remains)

Тип формирования тетрады микроспор сукцессивный, при котором первое деление мейоза приводит к образованию двух клеток, последующее деление которых формируют тетраду микроспор (рис. 5).

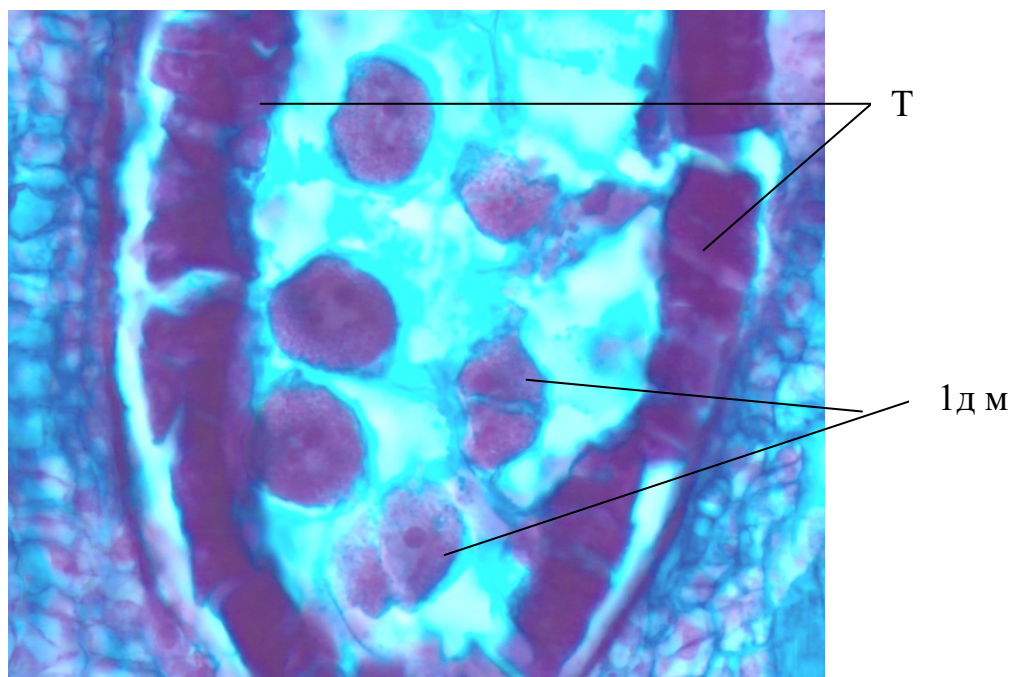


Рис. 5. Мейоз в микроспороците (Т – тапетум, 1 д м – первое деление мейоза)
Fig. 5. Meiosis in a microsporocyte (Т – tapetum, 1 dm – the first division of meiosis)

Образующиеся тетрады микроспор, согласно классификации Г. Эрдмана (1956), могут быть тетраэдральные, крестообразные, квадратные, линейные (рис. 6.)

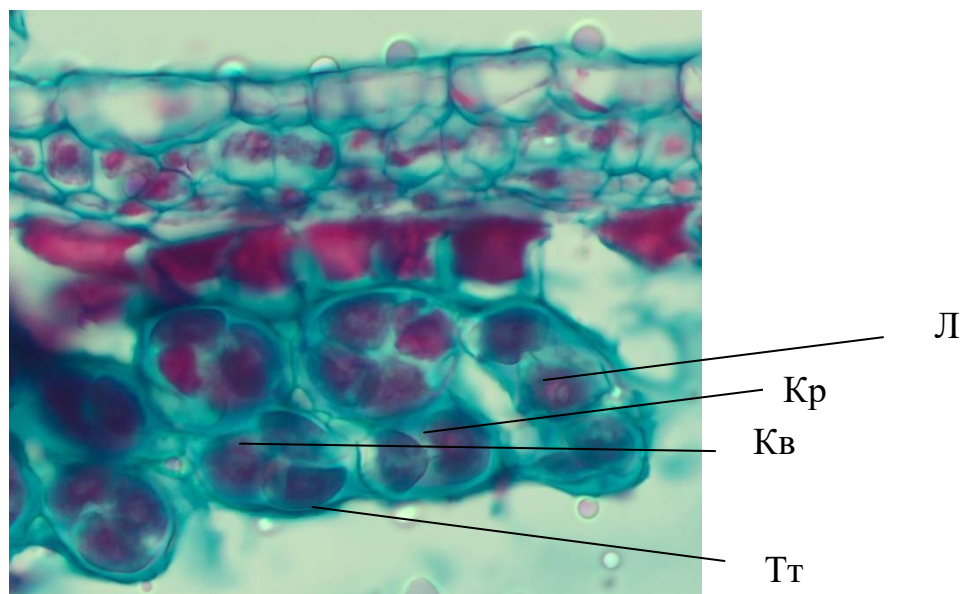


Рис. 6. Фрагмент микроспorangия на стадии тетрадогенеза
(Л – линейная; Кр – крестообразная; Кв – квадратная; Тт – тетраэдральная)
Fig. 6. Microsporangium fragment at the stage of teratogenesis
(Л – linear; Кр – cruciform; Кв – square; Тт – tetrahedral)

Зрелые пыльцевые зерна обычно 2-клеточные, хотя иногда встречаются и 3-клеточные (рис. 7).

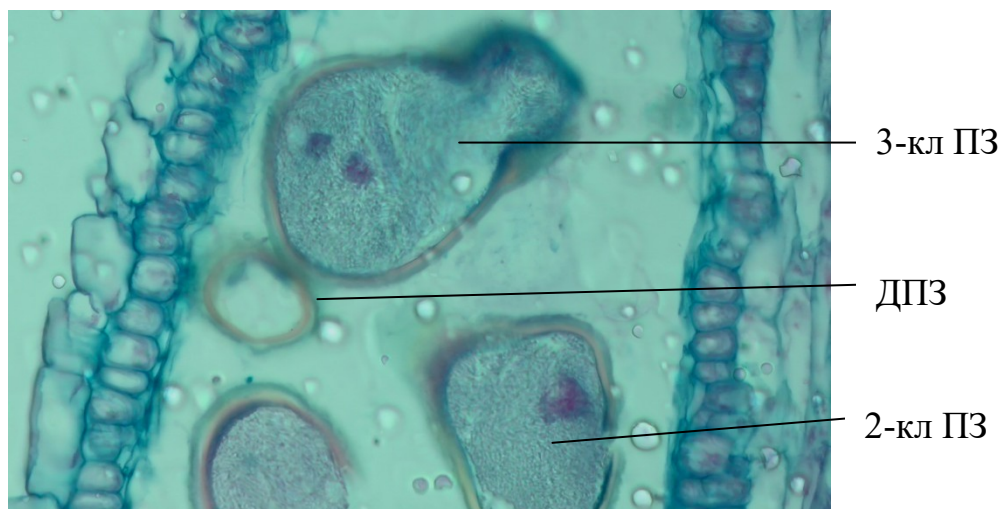


Рис. 7. Фрагмент микроспорангия на стадии формирования пыльцевых зерен
(ПЗ – пыльцевые зерна; ДПЗ – дефектные пыльцевые зерна; 2-ккл. ПЗ – двуклеточные пыльцевые зерна, 3-ккл. ПЗ – трехклеточные пыльцевые зерна).

Fig. 7. Microsporangium fragment at the stage of pollen grains formation
(ПЗ – pollen grains; ДПЗ – defective pollen grains; 2-ккл ПЗ – bicellular pollen grains, 3-ккл ПЗ – tricellular pollen grains).

Гинецей *Oenothera missouriensis* представлен 4-мя плодолистиками, столбик простой, с 4-лопастным рыльцем. Еще на стадии бутона рыльце столбика находится выше тычинок и в раскрытом цветке его положение сохраняется тоже, что исключает автогению и способствует аллогении. Семязачаток анатропный, битегмальный, красинуцеллярный, фуникулярный, имеется гипостаза, состоящая из нескольких слоев клеток. Проводящий пучок проходит до халазы и клеток гипостазы. Внутренний интегумент двурядный, наружный интегумент представлен тремя рядами вытянутых клеток. Разрастание наружного интегумента в микропилярной зоне семязачатка формирует четко выраженный ариллоид – карункулу. Фуникулус короткий, развивается фуникулярный obturator. Микропиле прямое, образованное в основном внутренним интегументом, иногда в его образовании участвует и наружный интегумент. Зародышевый мешок моноспорический *Oenothera*- или *Polygonum* - типа. Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух синергид с крючковидными отростками и нитчатым аппаратом. Яйцеклетка округлая с вакуолью. Ядро центральной клетки приближено к яйцевому аппарату. При *Polygonum* – типе формирования зародышевого мешка антиподы представлены тремя небольшими клетками (рис. 8).

Цветение *Oenothera missouriensis* при выращивании на Южном берегу Крыма начинается в июне и заканчивается в августе, длится обычно 60-65 дней. Это энтомофильное растение, опыляется во второй половине дня насекомыми (рис. 9).

Как и у *Oenothera fruticosa* (Smith et al., 2021), у *Oenothera missouriensis* наличие опылителей, синхронное цветение и формирование жизнеспособной пыльцы способствуют полноценному опылению и последующему формированию семян.

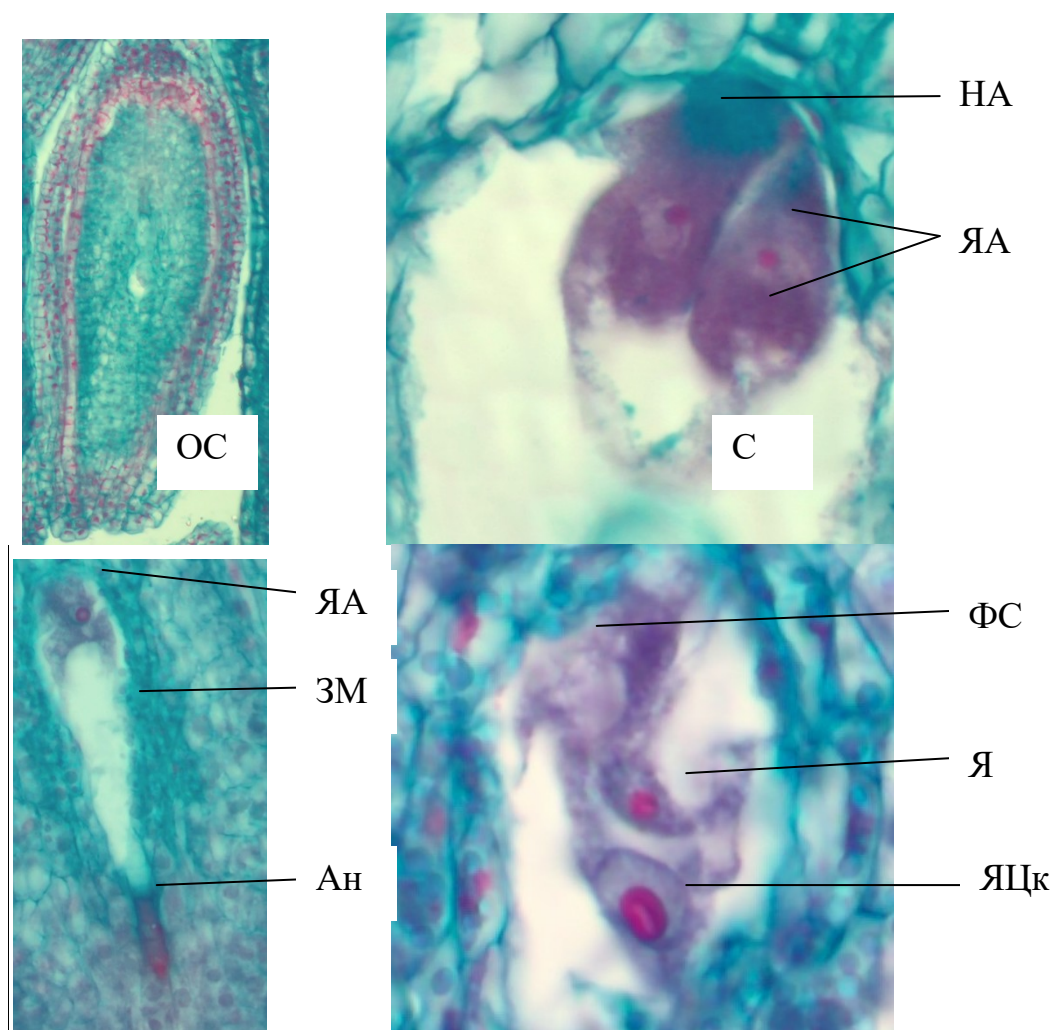


Рис. 8. Фрагменты женской генеративной сферы *Oenothera missouriensis*:
ОС – общий вид семязачатка; **С** – синергиды; **НА** – нитчатый аппарат; **ЗМ** – зародышевый мешок;
ЯА – яйцевой аппарат; **Ан** – антиподы; **Я** – яйцеклетка; **ФС** – фрагмент синергиды; **ЯЦк** – ядро
 центральной клетки

Fig. 8. Fragments of the female generative sphere of *Oenothera missouriensis*:
ОС – a general view of the ovule; **С** – synergids; **НА** – filamentous apparatus; **ЗМ** – germ sac; **ЯА** – egg
 apparatus; **Ан** – antipodes; **Я** – egg cell; **ФС** – fragment of the synergid; **ЯЦк** – the nucleus
 of the central cell



Рис. 9. Цветки *Oenothera missouriensis* с насекомыми-опылителями
Fig. 9. Flowers of *Oenothera missouriensis* with pollinating insects

Заключение

Анализируя полученные результаты и сведения литературы (Иванина, 1981; Батыгина, 1985; Шевченко, 2022; Aslam at al., 2021; Smith at al., 2021) можно заключить, что по основным чертам эмбриологии энотера миссурийская сходна с другими представителями семейства Onagraceae. Стенка микроспорангия развивается центробежно, при котором образование тапетума происходит из первичной париетальной клетки. Формируются 2-клеточные, иногда 3-клеточные пыльцевые зерна. Семязачаток анатропный, краcсинуцеллярный, битегмальный, фуникулярный, зародышевый мешок моноспорический Oenothera- или Polygonum - типа. При Oenothera- типе сформированный зародышевый мешок 4-ядерный и представлен только яйцевым аппаратом и центральной клеткой. Яйцевой аппарат состоит из двух синергид с нитчатым аппаратом и яйцеклетки. Наличие насекомых-опылителей, эффективное опыление и последующее формирование эндосперма и зародыша обеспечивают развитие плодов, представляющих собой многосемянную коробочку. Длительное цветение энотеры, приятный аромат и красота цветков придают растениям высокую декоративность, что обеспечивает возможность использования данного вида 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. Onagraceae family / Comparative embryology of flowering plants. Brunelliaceae – Tremandraceae. Leningrad. Nauka Publishing House, 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. Methodological recommendations for the study of antecological features of flowering plants. Functional and ecological principles of the organization of the reproductive structure. Yalta, 1986. 38 p.]

Жинкина Н.А., Воронова О.Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 6. С. 168–171.
[Zhinkina N.A., Voronova O.N. To the technique of coloring embryological preparations // Botanical 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. Takhtajyan. Moscow: Prosveschenie. 1981. P. 224–228.]

Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1990. 283 с.
[Pausheva Z.P. Practicum on plant cytology. Moscow: 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: [in 5 volumes] / by E.M. Lavrenko (Ed.), A.A. Korchagina. M.: Nauka, 1960(2): 9–19.]

Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. литер., 1954. 718 с.
[Romeys B. Microscopic technique. M.: Publishing house of foreign Languages. lit., 1954. 718 p.]

Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюллетень ГНБС. 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 SNBG*. 1986. 60:99–101.]

Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*). Цитолого-эмбриологические исследования высших растений. Ялта, 1992. С. 52–61.

[Shevchenko S.V., Chebotar A.A. Features of the embryology of the European olive (*Olea europaea*). Cytological and embryological studies of higher plants. Yalta, 1992. 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.]

Gerard X. Smith Jr., Mark T. Swartz, Rachel B. Spigler. Causes and consequences of variation in heterospecific pollen receipt in *Oenothera fruticosa* // *Am. J. Bot.* 2021. P. 1–13.

Aslam M., Rizwan B., Bashir Sh., Amjad M., Bano S., Abbas A., Sohail Z., Raza F. and Sahi A.A. Evening Primrose (*Oenothera biennis*). A miracle of nature for females // *Bioscience research*. 2021. 18(4): 3280–3292.

Статья поступила в редакцию 01.03.2023 г.

Shevchenko S.V. Features of the development of the *Oenothera missouriensis* on the Southern Coast of the Crimea // *Plant Biology and Horticulture: theory, innovation*. 2023. № 1(166) P. 16–24

The paper presents the results of study some processes of growth and development of a valuable ornamental and medicinal plant from the family Onagraceae *Oenothera missouriensis*, naturally growing in the south of the central part of North America and introduced to the Southern Coast of the Crimea. The peculiarities of the formation of male and female generative structures are established, the diversity of the formed tetrads of microspores, the structure of pollen and elements of the embryo sac are shown. The presence of pollinating insects, morphologically normal pollen grains formed in this species under the conditions of introduction, and the development of morphologically normal embryo sacs indicate a possible effective pollination process, seed production and use of this species as an ornamental and medicinal plant.

Keywords: *Oenothera missouriensis*; male and female generative structures; pollen grains; embryo sac; pollination.