

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *CLEMATIS* L. (СЕМ. RANUNCULACEAE JUSS.)

С.В. ШЕВЧЕНКО, доктор биологических наук; Н.В. ЗУБКОВА

Введение

В вертикальном озеленении все большее место отводится многолетним лианам, в том числе представителям рода *Clematis* L.. В Никитском ботаническом саду (НБС) создана богатая коллекция видов, сортов и форм *Clematis*, на основе которой ведется большая селекционная работа с целью создания отечественных сортов, устойчивых к неблагоприятным условиям и болезням, способных расти в засушливых районах, отличающихся высокой декоративностью и продолжительным цветением [1, 2, 3].

Род *Clematis* L. – один из наиболее интересных декоративных родов семейства лютиковых (Ranunculaceae Juss.). В его селекции, как и в селекции других цветочно-декоративных растений, основное место принадлежит методу гибридизации, позволяющему совмещать ценные свойства родительских форм в гибридном потомстве [1, 2]. Однако не всегда эти опыты достаточно успешны, что обуславливает необходимость более детального изучения биологии цветения и опыления, а также особенностей эмбриологии различных видов рода *Clematis* с целью использования полученных данных в дальнейшей селекционной работе.

Объекты и методы исследований

В исследования были включены наиболее интересные и перспективные в плане их дальнейшего использования в селекции виды, сорта и формы рода *Clematis*: *C. integrifolia* L., *C. vitalba* L., *C. heracleifolia* DC. var. *davidiana* (Verlot) Hemsl., *C. Jackmanii* ‘Нежданный’, ‘Аленушка’, ‘Брызги Моря’, ‘Сизая Птица’, ‘Память Сердца’ и ‘*Lawsoniana*’. Фенологические наблюдения вели по методике, разработанной в отделе дендрологии [6]. Ботанические описания даны с использованием материалов М.А. Бескаравайной и Е.А. Донюшкиной [1].

Цитозембриологические исследования осуществляли на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятым методикам [7, 9] и окрашенных метиловым зеленым и пиронином с подкраской алциановым синим [20]. Фиксацию бутонов разной величины и цветков проводили смесью Карнуа (6:3:1). Длительность фиксации смесью Карнуа составляла 6 часов, после чего объекты переносились в 70 % спирт. После промывки и обезвоживания фиксированный материал пропитывали хлороформом и парафином по общепринятым цитозембриологическим методикам. Срезы толщиной 10 – 12 мкм выполняли с помощью ротационного микротомы марки МРТУ. Анализ зрелой пыльцы проводили на временных препаратах, окрашенных ацетокармином и ацетоорсеином. Изучение препаратов

проводили с помощью микроскопа «Jenamed 2» фирмы Carl Zeiss. Фотографии сделаны цифровой фотокамерой Canon A550.

Результаты и обсуждение

Поскольку основным направлением в селекции *Clematis* является получение сортов, устойчивых к засушливым условиям выращивания, в качестве исходных форм использовались виды местной флоры *C. integrifolia* L. и *C. vitalba* L., а также сорта и гибриды отечественной и иностранной селекции с высоко декоративными цветками.

C. integrifolia L. (клематис цельнолистный) – прямостоячий травянистый поликарпик. В естественном виде произрастает в Крыму, Предкавказье, Дагестане, Северном Казахстане, юго-восточной части Западной и юго-западной части Восточной Сибири, Западной Европе. Растение высотой до 1 м, листья простые, сидячие, цельнокрайние, кожистые. Цветки одиночные, пониклые колокольчики. Чашелистики мясистые, снаружи ребристые, сине-фиолетовые и пурпурно-синие; тычинки крупные, пыльники желтые. Цветет в мае-июле на однолетнем приросте. Завязывает семян около 80% (в среднем, 77,3%).

C. vitalba L. (клематис виноградолистный) – сильнорослая кустарниковая лиана до 6 м длиной, с крупными, непарноперистыми листьями из 5-7 листочков и белыми, мелкими раскрытыми цветками, собранными в соцветия. Обильно цветет в июне-июле, на побеге 250-1200 цветков. Завязывает много семян - 84%. Произрастает в Крыму, на Кавказе, в Средней и Южной Европе, Малой Азии и Северной Африке. Обладает иммунитетом к мучнистой росе.

C. heracleifolia DC. var. *dauidiana* (Verlot) Hemsl. (к. борщевиколистный ф. Давида) – полукустарник до 1 м высоты, распространен в восточном Китае, Корее. Растение с крупными тройчатыми, кожистыми листочками; цветки синие, трубчатые, гиацинтоподобные, на коротких цветоножках, собраны в пазушные пучки. В условиях Крыма цветет в июле-августе, выполненные семена составляют около 28,5%. Обладает иммунитетом к мучнистой росе.

C. lanuginosa f. *candida* – кустарниковая лиана с тонкими красновато-коричневыми побегами, длиной до 3 м. Листья светло-зеленые, простые и тройчатые, опушенные, обгорают в жаркое время. Цветки одиночные, широко раскрытые, имеют зеленовато-кремовый оттенок, пыльники светло-желтые, крупные.

C. durandii Ktze. (крупноцветковый кустовой сорт гибридного происхождения от скрещивания *C. integrifolia* L. и *C. Jackmanii*) – нецепляющийся полукустарник с темно-коричневыми побегами, высота до 2 м. Листья темно-зеленые и зеленые, простые, плотные, кожистые, не обгорают. Цветки одиночные, при распускании полуоткрытые, позднее раскрытые, интенсивно-фиолетово-синие, выгорают, пыльники желтые. Цветет в течение всего лета. На побеге развивается 10-15 цветков.

C. jackmanii 'Нежданный' (гибрид № 52 от свободного опыления межвидового гибрида *C. jackmanii* из Англии) – сильнорослая кустарниковая лиана, около 3 м длиной. Листья сложные, из 5 листочков, жесткие, зеленые. Цветки раскрытые, слегка поникающие, одиночные или собраны по три. Чашелистики густо-фиолетовые, пыльники светло-желтые, крупные. Цветет обильно в июне-августе на однолетних побегах. Завязывает очень мало семян 1,4%.

Сорт 'Аленушка' (исходные формы: *C. jackmanii* 'Нежданный'-гибрид селекции НБС и *C. integrifolia* L.) – плетистый нецепляющийся полукустарник, высотой до 2 м. Листья сложные, из 5-7 листочков, кожистые, темно-зеленые. Цветки одиночные, колокольчатые, пониклые, крупные. Чашелистики отгибаются наружу, атласно-лилово-розовые; пыльники желтые. Фактуру листьев, а также форму околоцветника гибрид унаследовал от отцовского вида. Строение листьев унаследовал от материнского вида. Плетистый тип побега занимает промежуточное положение. Цветет обильно в мае-июле. Нормально выполненных семян завязывает до 13%.

'Брызги Моря' (гибрид № 111, исходные формы: *C. heracleifolia* DC. var. *davidiana* (Verlot) Hemsl. и *C. vitalba* L.) – плетистый (нецепляющийся) кустарник до 3 м длиной. Листья сложные, из 5 листочков, крупные, кожистые. Цветки синевато-белые с фиолетовым оттенком, собраны в раскидистые сложные соцветия, включающие в среднем до 100-120 цветков. Плетистый тип побегов и строение листьев гибрид унаследовал от отцовского вида. Окраска и фактура листьев гибридом унаследованы от материнского вида. По строению и окраске цветков гибрид занимает промежуточное положение. Пышно цветет с июля по сентябрь, но семян завязывает мало – до 6%; обладает иммунитетом к мучнистой росе.

Сорт 'Память Сердца' (родительские виды: *C. integrifolia* L. f. *bergeronii hort* и *C. lanuginosa* f. *candida*) – нецепляющийся сильнорослый полукустарник с красновато-коричневыми побегами, высотой до 1,9 м. Листья темно-зеленые, сложные (реже простые), несимметрично рассеченные, состоят из 1-3-5 листочков, кожистые, не обгорают. Цветки одиночные или собраны по три, полураскрытые, пониклые колокольчики, атласно-лилово-сиреневые, пыльники светло-желтые, крупные. Фактуру листьев, а также форму околоцветника гибрид унаследовал от материнского вида. Строение листьев, как у отцовской формы. Плетистый тип побега занимает промежуточное положение. Обильно цветет в конце мая-июле. На побеге развивается до 40 цветков. Завязываемость семян - около 11%.

Сорт 'Сизая Птица' (исходные формы: *C. durandii* Ktze. и *C. lanuginosa* f. *candida*) – нецепляющийся полукустарник с опушенными красновато-коричневыми побегами, высотой до 2,5 м. Листья темно-зеленые, матовые, простые и тройчатые, плотные, кожистые, не обгорают, черешки и их абаксиальная сторона опушены. Цветки полупониклые, позднее раскрытые. Чашелистики узкие, мясистые, плотные, отгибаются

наружу, темно-сине-пурпурные, постепенно окраска светлеет, пыльники густо-сине-пурпурные, крупные, тычиночные нити блестящие, серо-синевато-стальные. Тип побега, фактуру листьев сорт унаследовал от материнского вида, строение листьев - от отцовского. Обильно цветет в мае-августе. На побеге развивается 10-30 цветков. Завязываемость семян составляет 8%.

Сорт '*Lawsoniana*' (Лосониана, Лавсона) – родители *C. lanuginosa* и *C. patens* Tortuei, обнаруженный в Японии. '*Lawsoniana*' – кустарниковая лиана до 3,5 м длиной. Листья тройчатые. Цветки одиночные, раскрытые. Чашелистики широкие, заостренные, синеватые (лавандово-голубые) с более темной полосой в центре, блестящие, выгорают. Пыльники пурпурные. Обильно цветет в мае-июне. Завязываемость семян составляет примерно 2,3%.

Как видно из приведенных данных о сроках и продолжительности цветения разных видов и сортов, в целом, в Крыму они цветут в течение всего теплого времени года. Цветки *Clematis* одиночные или собраны в соцветия - верхушечные или пазушные. Собраны в соцветия цветки у *C. vitalba* L. и у гибрида 'Брызги Моря'. Цветки одиночные или собраны по 3 у *C. jackmanii* 'Нежданный' и у сорта 'Память Сердца'. У *C. integrifolia* L., у сортов '*Lawsoniana*' и 'Аленушка' цветки одиночные. У *C. heracleifolia* DC. var. *davidiana* (Verlot) Hemsl. цветки образуют пазушные пучки. У *C. integrifolia* L., *C. jackmanii* 'Нежданный', сорта 'Аленушка' цветки на длинных цветоножках, у *C. heracleifolia* DC. var. *davidiana* (Verlot) Hemsl., *C. vitalba* L. и у гибрида 'Брызги Моря' - на коротких.

Цветки имеют простой венчиковидный околоцветник. Лепестков нет, и их роль выполняют четыре-восемь свободных лепестковидных, разнообразно окрашенных чашелистиков. Форма околоцветника довольно разнообразна. Есть цветки с распростертыми чашелистиками - блюдцевидные (*C. jackmanii* 'Нежданный', *C. vitalba* L.) и с чашелистиками, направленными вверх и прямостоячими – трубчатые (*C. heracleifolia* DC. var. *davidiana* (Verlot) Hemsl., гибрид 'Брызги Моря'), колокольчатые, пониклые (*C. integrifolia* L., сорт 'Аленушка') (рис. 1.)

Значительно различаются изучаемые сорта и виды по размерам цветков, которые варьируют от 1,8 см (*C. heracleifolia* DC. var. *davidiana* (Verlot) Hemsl) до 12 см (*C. jackmanii* . 'Нежданный') (табл. 1).

Цветки однодомные, обоеполые, имеют многочисленные тычинки и пестики, причем в разном количестве у различных видов и сортов (табл.1). Андроец представлен прямыми тычинками, расположенными в цветках свободно по спирали в два - три ряда. Пыльники могут быть по размерам равными тычиночной нити, как у сортов 'Память сердца' и 'Аленушка' или быть вдвое меньше тычиночной нити, как у сорта 'Сизая птица'.

Пыльники *Clematis* 4-гнездные, 2-тековые, вскрываются экстрорзно. Стенка микроспорангия развивается центростремительно, тапетум является производным вторичного париетального слоя. Полностью



а



б



в



г

Рис. 1. Раскрытые цветки *Clematis*: а) сорта 'Аленушка', б) сорта 'Сизая Птица', в) сорта 'Lawsoniana', г) *C. integrifolia* L.

сформирована стенка микроспорангия к началу мейоза и состоит из эпидермиса, эндотеция, 2-х средних слоев и секреторного тапетума. Активные деления клеток тапетума приводят к образованию двух ядер или двух рядов клеток (рис.2). Клетки эпидермиса радиально вытянуты, с функционирующим ядром, цитоплазма вакуолизирована.

Таблица 1

Морфология цветков видов и их сортов *)

Виды, гибриды, Сорта	Диаметр цветка, см	Чашелистики		Тычинки		Пестики	
		чис- ло	длина, мм	чис- ло	длина, мм	чис- ло	длина, мм
<i>C. jackmanii</i> 'Нежданный'	12,0 x 12,0	4 - 5	53 ± 1,0	110	9,2 ± 1,1	65	10,8 ± 0,8
<i>C. integrifolia</i>	4,5 x 4,5	4	47 ± 0,8	77	12,0 ± 1,6	91	11,0 ± 1,7
<i>C. integrifolia</i> L. f. <i>bergeronii hort</i>	5,4 x 5,5	4	49 ± 0,8	82		90	
сорт 'Аленушка'	6,5 x 6,5	4	61 ± 1,3	73	15,8 ± 3,4	81	11,3 ± 0,8
<i>C. heracleifolia</i> DC. var. <i>dauidiana</i>	1,8 x 1,8	4	25 ± 0,3	25	10,2 ± 0,02	34	5,1 ± 0,02
<i>C. vitalba</i>	2,5 x 2,5	4	14 ± 0,2	55	7,3 ± 0,8	27	6,6 ± 0,5
Гибрид 'Брызги Моря'	3,0 x 3,0	4	16 ± 0,3	45	9,1 ± 0,7	35	4,7 ± 0,3
сорт 'Сизая Птица'	12,1 x 13,1	8	73 ± 1,5	119		109	
сорт 'Память Сердца'	9,0 x 7,2	4	63 ± 1,2	124		109	
сорт ' <i>Lawsoniana</i> '	14,2 x 15	8	68 ± 1,2	157		125	

*) – Данные граф 3, 5 и 7 обработаны методом однофакторного дисперсионного анализа. Сравнение групповых средних производится на основании рассчитанного значения НСР при уровне достоверности $P = 0,95$. Разнообразие форм, описываемое критерием Фишера F_1 высоко достоверно во всех случаях.

Клетки эндотеция менее крупные, чем клетки эпидермиса. Средние слои представлены рядами сплюснутых клеток. К началу мейоза слои тапетума распадаются на отдельные клетки, средний слой, примыкающий к тапетуму, дегенерирует, а наружный состоит из тоненьких удлиненных клеток (рис. 3, а, б). Фиброзные пояски в эндотеции начинают появляться после завершения мейоза, в период дифференцирующего митоза. Стенки зрелого пыльника состоит из сильно удлинившихся клеток эпидермиса, фиброзного эндотеция и тапетальной пленки (рис. 4, 5). Следует заметить, что не у всех представителей семейства Ranunculaceae эндотеций фиброзный. Так, у *Anemone* и *Aquilegia* фиброза в эндотеции не откладывается [13, 14]. Спорогенная ткань *Clematis* состоит из нескольких слоев клеток, тетрада микроспор образуется симультанно (см. рис. 3, а). Зрелая пыльца 2-клеточная, с довольно крупной генеративной клеткой в центре, большая часть ее 3-поровая (рис. 4-6). Иногда в массе пыльцы встречаются пыльцевые зерна, выделяющиеся своими крупными размерами, 4-поровые (см. рис. 5,6), пыльцевые зерна со спермиями (рис.

б) или проросшие пыльцевые зерна с пыльцевыми трубками, как, например, у сорта 'Lawsoniana' (рис. 7). Наряду с морфологически нормальными пыльцевыми зернами встречаются дефективные, причем особенно много их у гибридных форм (см. рис. 5, 6). Важно отметить, что развитие пыльников наружных и внутренних рядов проходит асинхронно, внутренние ряды значительно отстают. Так, в то время, когда в наружных пыльниках наблюдаются тетрады микроспор и их распад, во внутреннем круге пыльников только сформирована спорогенная ткань и дифференцируются микроспороциты; когда в наружных пыльниках мы наблюдаем растущие микроспоры, во внутренних – только тетрады и распад тетрады.

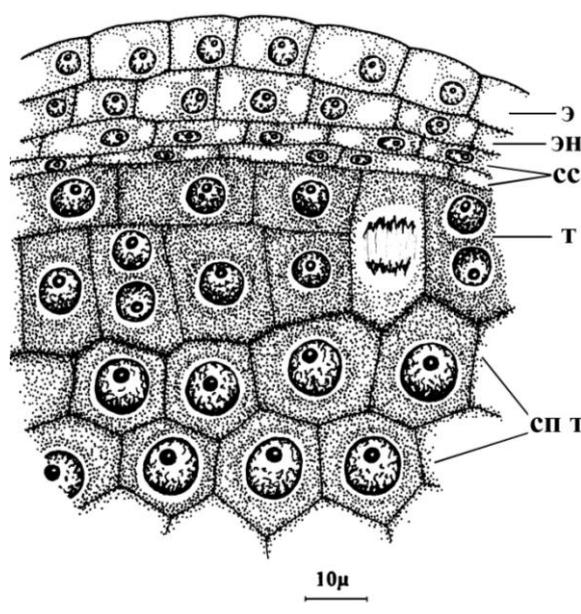


Рис. 2. Фрагмент сформированной стенки микроспорангия *C. heracleifolia* DC. var. *davidiana*: э – эпидермис, эн – эндотеций, сс – средние слои, т – тапетум, сп т – спорогенная ткань.

В результате анализа зрелой пыльцы у изучаемых видов, сортов и форм установлено, что пыльца их гетерогенна. В общей массе могут встречаться наряду с морфологически нормальными полностью дегенерировавшие пыльцевые зерна или многоядерные и многоклеточные структуры, образовавшиеся как результат эквационных митозов вместо дифференцирующего (табл. 2). Это явление свойственно в основном сортам и гибридам, у которых формируется нормальных пыльцевых зерен довольно мало, в то время как у видов количество морфологически нормальных пыльцевых зерен может достигать 90%, как, например, у *C. vitalba*.

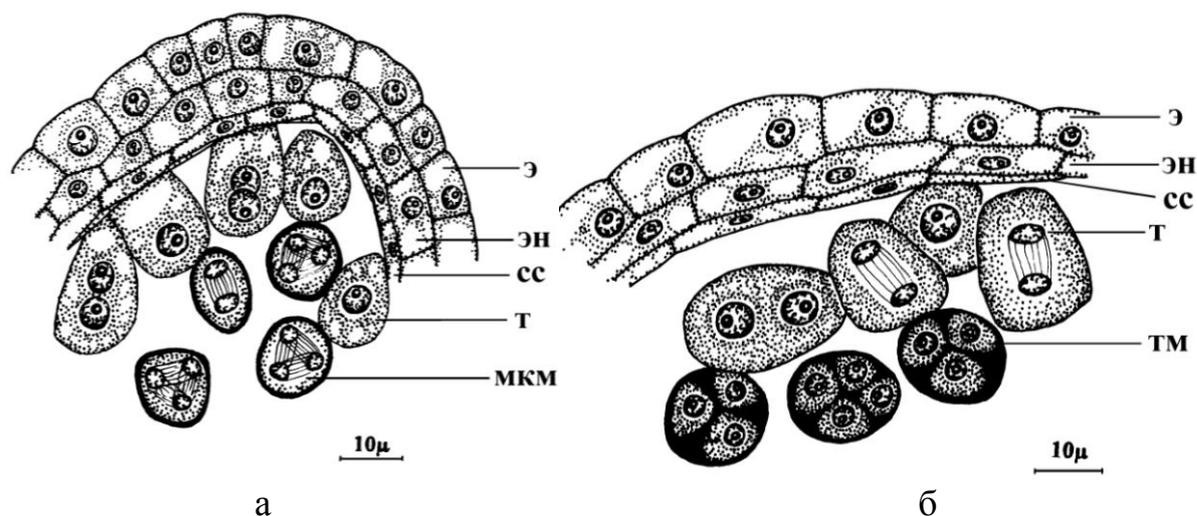


Рис. 3. Фрагменты стенки микроспорангия *C. vitalba* на стадии микроспорогенеза (а) и на стадии тетрады микроспор (б): мкм – микроспороциты, тм – тетрада микроспор.

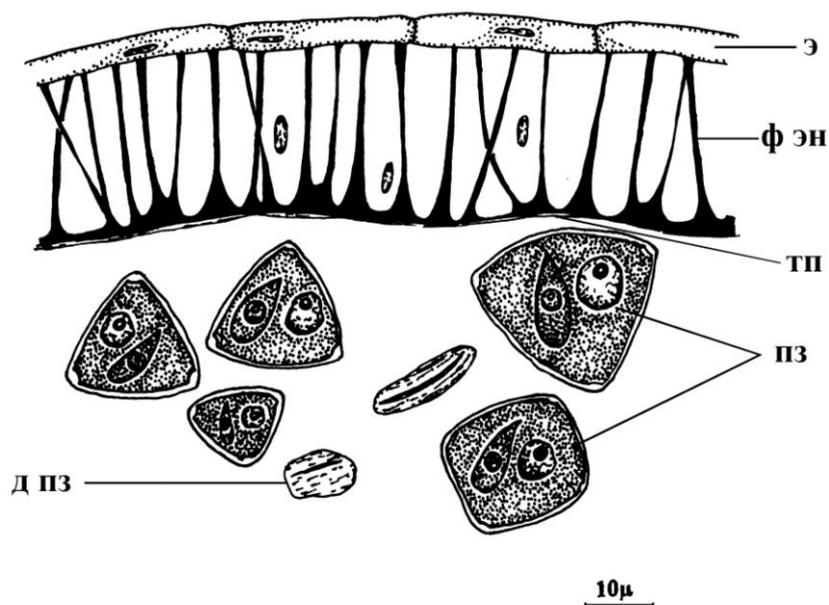


Рис. 4. Фрагмент зрелого пыльника *C. jackmanii* 'Нежданный': фэн – фиброзный эндотечий, тп – тапетальная пленка, пз – пыльцевые зерна, д пз – дефективные пыльцевые зерна.

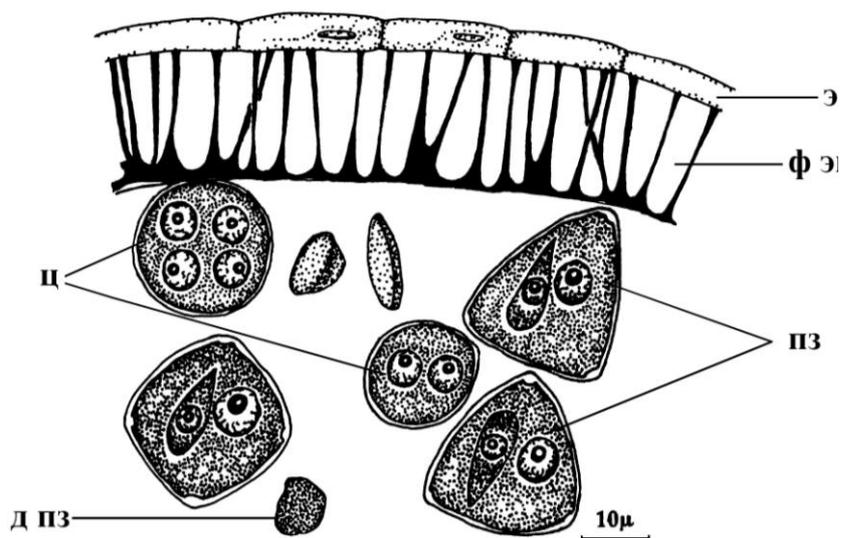


Рис. 5. Фрагмент зрелого пыльника *C. integrifolia*: ц – ценоциты (ядерные структуры).

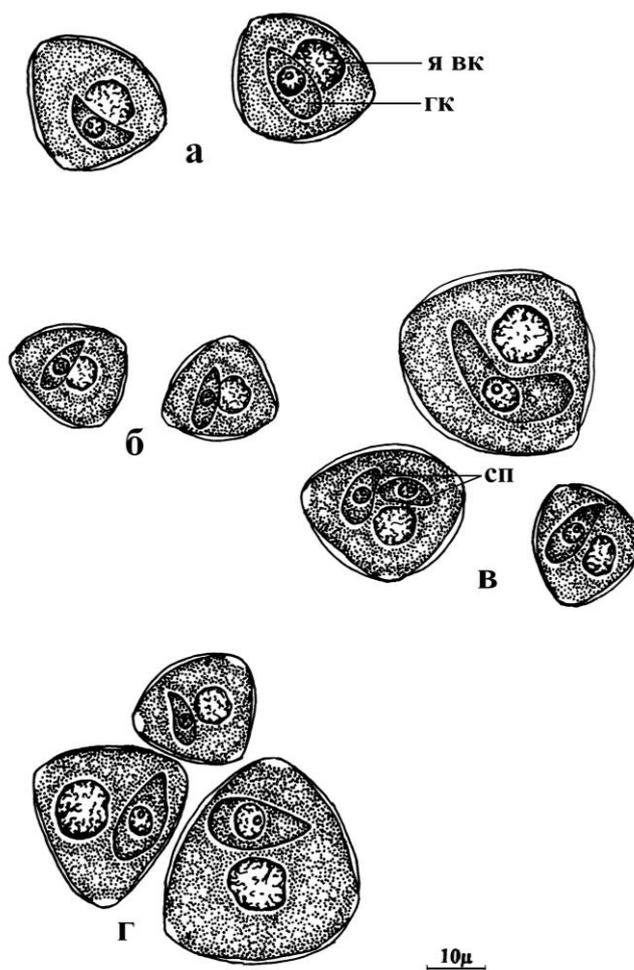


Рис. 6. Зрелая пыльца сортов и гибридов: а) 'Память Сердца', б) 'Брызги Моря', в) 'Сизая Птица', г) '*Lawsoniana*': я вк – ядро вегетативной клетки, гк – генеративная клетка, сп – спермии.

Гинецей в цветках *Clematis* представлен многочисленными свободными пестиками, расположенными по спирали. Пестик включает верхнюю завязь и простой столбик, переходящий в рыльце. В каждом пестике содержится один семязачаток. Не все пестики дают нормально развитые семена, у сорта, 'Аленушка' и у гибридов 'Брызги Моря' и 'Нежданный' они единичные.

Таблица 2

Характеристика зрелой пыльцы *Clematis*

Виды и гибриды	Нормальные пыльцевые зерна (%)	Дефективные пыльцевые зерна (%)	Многоядерные, многоклеточные структуры (%)	Полиплоидные пыльцевые зерна (%)
<i>C. jackmanii</i> 'Нежданный'	50	47	0	3
<i>C. integrifolia</i>	40	53	3	4
Сорт Аленушка	48	38	2	12
<i>C. heracleifolia</i> DC. var. <i>dauriana</i>	0,5	95,5	0	0
<i>C. vitalba</i>	90	7	1	2
Гибрид 'Брызги Моря'	21	76	0	3
сорт 'Сизая Птица'	12	82	1	5
сорт 'Память Сердца'	35	65	0	0
сорт ' <i>Lawsoniana</i> '	50	40	2	8

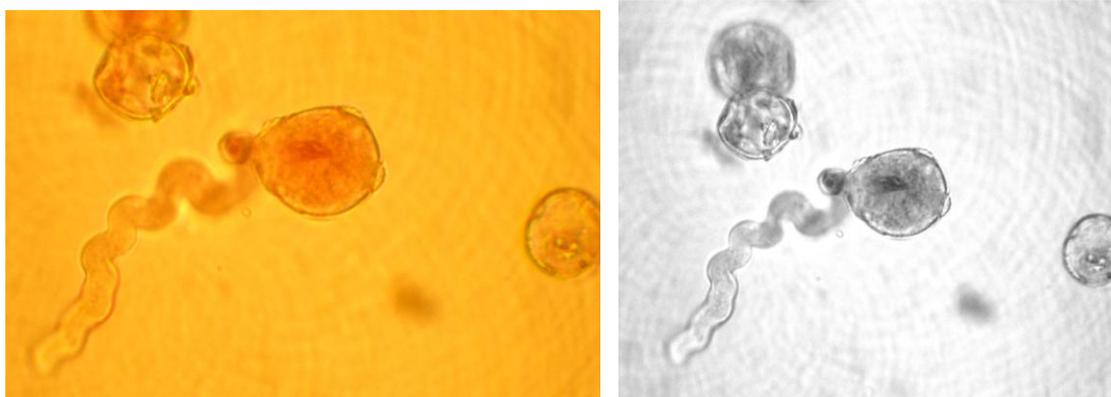


Рис. 7. Проросшее в пыльнике пыльцевое зерно *Clematis* сорта '*Lawsoniana*'.

Семязачаток *Clematis* анатропный, унитегмальный, тенуинуцеллярный или медионуцеллярный, имеются фуникулярный обтуратор и оперкулум. Микропиле изогнутое. В основании семязачатка формируется мощная халаза, гипостаза, постамент и подиум (рис. 8).

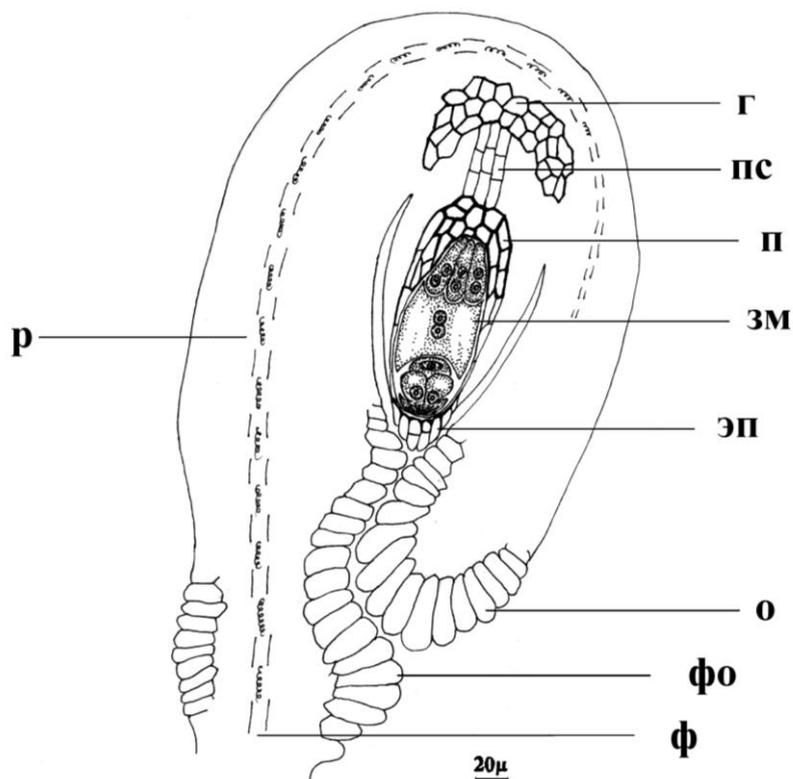


Рис. 8. Схема семязачатка *C. integrifolia*: г – гипостаза, пс – постамент, п – подиум, зм – зародышевый мешок, эп – эпистаза, р – рафе, ф – фуникулус, фо – фуникулярный обтуратор, о – оперкулум.

В субэпидермальном слое примордия семязачатка закладывается археспорий, который дифференцируется в мегаспороцит (рис. 10 а). Однако довольно часто археспориальная клетка делится периклинально, образуя париетальную и спорогенную клетки, последняя из которых затем превращается в мегаспороцит (рис. 10 б, 10 в). А париетальная клетка, делясь антиклинально, образует единственный париетальный слой. В таком случае семязачаток может быть отнесен, по классификации И.И. Шамрова [11], к медионуцеллярным. Археспориальных клеток иногда дифференцируется две, но зародышевый мешок формируется обычно один. На стадии мегаспороцита под ним четко выражен постамент, представленный рядом вытянутых тонкостенных клеток.

В литературе имеются сведения о наличии дополнительных археспориальных клеток в семязачатке и у других представителей семейства Ranunculaceae, таких, как *Adonis vernalis* L., *Delphinium caucasicum* С.А.Мей, *Delphinium tricornе* Michx., *Ranunculus parviflorus*

Goan. и др. [4, 5, 10]. Результатом мейоза в мегаспороците является линейная или Т-образная тетрада мегаспор (рис. 9 д, 9,е).

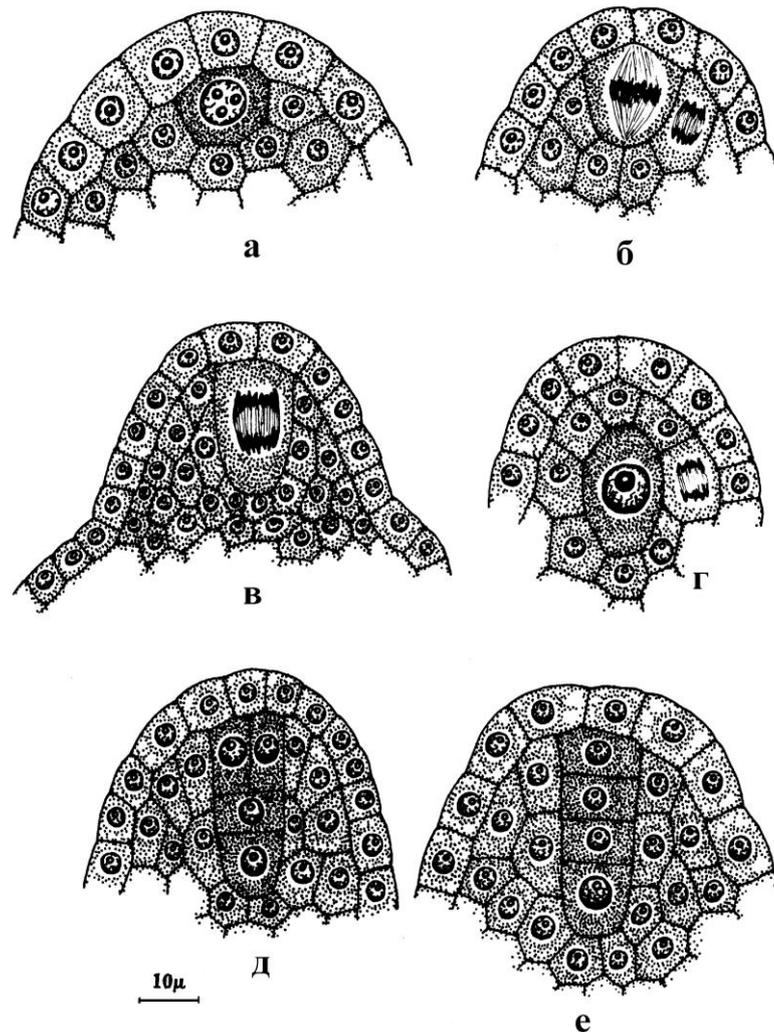


Рис. 9. Археспориальная клетка (а), деление археспориальной клетки (б) и дифференциация париетального слоя и мегаспороцита (г) у *C. heracleifolia* DC. var. *davidiana*; первое деление мейоза мегаспороцита (в) и Т-образная тетрада мегаспор (д) у *C. heracleifolia* DC. var. *davidiana*; линейная тетрада мегаспор *C. vitalba* с функционирующей халазальной мегаспорой (е).

В результате апоптозиса остается только халазальная мегаспора, из которой развивается зародышевый мешок Polygonum-типа (рис. 10, 11). Зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный, с четко выраженным яйцевым аппаратом. Яйцеклетка крупная, грушевидной формы с ядром в апикальной части клетки и вакуолью – в базальной. Синергиды с округлыми и широкими базальными концами, с хорошо различимым нитчатым аппаратом и крючковидными латеральными выростами. Цитоплазма их плотная в базальной части, в апикальной части расположена большая вакуоль (рис.11).

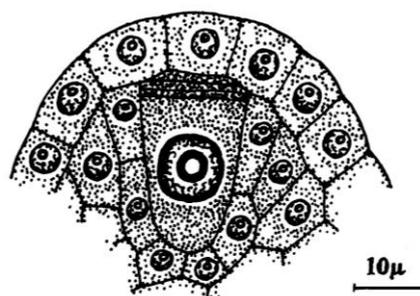


Рис. 10. Функционирующая халазальная и дегенерировавшие мегаспоры у *C. jackmanii* 'Нежданный'.

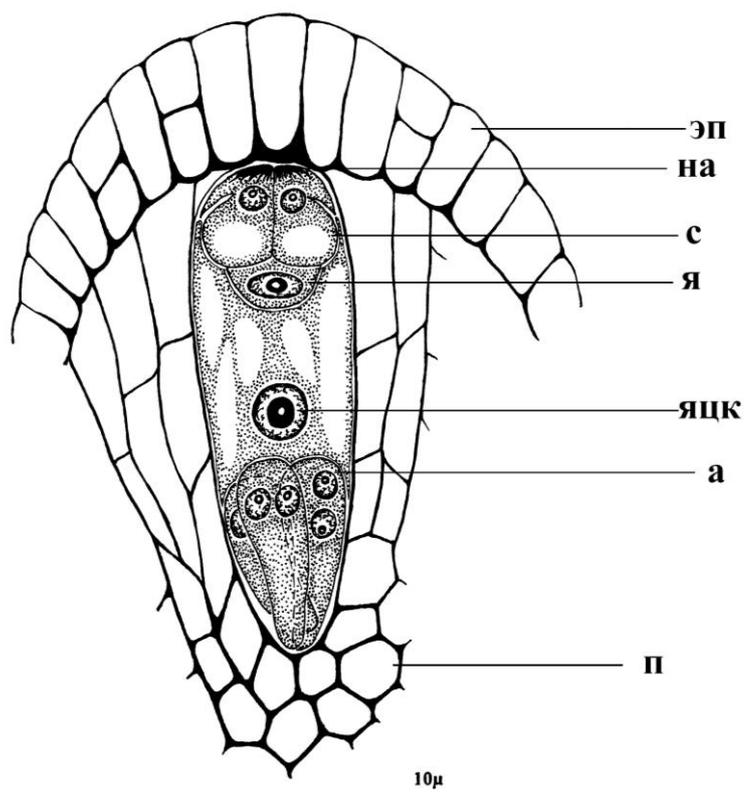


Рис. 11. Фрагмент семязачатка *C. jackmanii* 'Нежданный' на стадии зрелого зародышевого мешка: эп – эпистаза, на – нитчатый аппарат, с – синергиды, я – яйцеклетка, яцк – ядро центральной клетки, а – антиподы, п – подиум.

Центральная клетка зародышевого мешка довольно крупная, пронизана тяжами цитоплазмы. Полярные ядра сливаются до оплодотворения. Ядро центральной клетки располагается немного ближе к антиподам, чем к яйцевому аппарату. Антиподы - обычно 3 крупные вытянутые клетки, однако иногда ядра в них делятся и тогда они становятся многоядерными или может развиваться антиподальный комплекс из нескольких клеток (см. рис. 11).

Формирование антиподального комплекса было ранее отмечено у других видов рода *Clematis* – *Clematis lanuginosa* и *Clematis orientalis* [8]. В пределах одной завязи семязачатки развиваются асинхронно: например, когда в одном семязачатке можно видеть мегаспороцит, в другом

наблюдается рост халазальной мегаспоры и дегенерация трех других. В сформированном семязачатке внутренний эпидермис интегумента дифференцируется в интегументальный тапетум. К периоду оплодотворения в результате деления эпидермальных клеток в апикальной зоне формируется нуцеллярный колпачок в виде одного-двух рядов крупных клеток, который позднее может развиваться в эпистазу (см. рис. 8, 11). Сосудистый пучок доходит до интегумента.

Развитие мужской и женской генеративных сфер у *Clematis*, в целом, проходит синхронно, иногда мужские генеративные структуры несколько опережают женские, особенно в тычинках наружных кругов. В раскрытом цветке в большинстве семязачатков элементы зародышевого мешка дифференцированы, в пыльниках пыльца сформирована. Однако следует отметить, что в процессе цветения наблюдаются специфические приспособления, способствующие аллогении и исключая автогению. Так, в закрытом бутоне все тычинки прижаты к пестику, затем по мере раскрывания цветка они отгибаются наружу. Пыльники вскрываются продольными щелями, экстрорзно, начиная с внешних рядов, то есть центростремительно (как и, например, у *Adonis vernalis* L.). Рыльца пестиков в это время еще растут и направлены вверх. В раскрытом цветке тычинки всех рядов отогнуты от пестика, а ко времени раскрытия лопастей рыльца пыльники дегенерируют и подсыхают (рис. 12).



Рис. 12. Цветок *C. vitalba* с раскрывшимися краевыми пыльниками.

После попадания на рыльца пестиков пыльца прорастает, ядро вегетативной клетки и генеративная клетка выходят в пыльцевую трубку, где и происходит спермиогенное деление. Пыльцевая трубка, прорастая по тканям пестика, достигает зародышевого мешка, проходит через микропиле в синергиду, изливая в нее свое содержимое. Один из спермиев сливается с ядром центральной клетки, а второй – с ядром яйцеклетки (рис. 13).

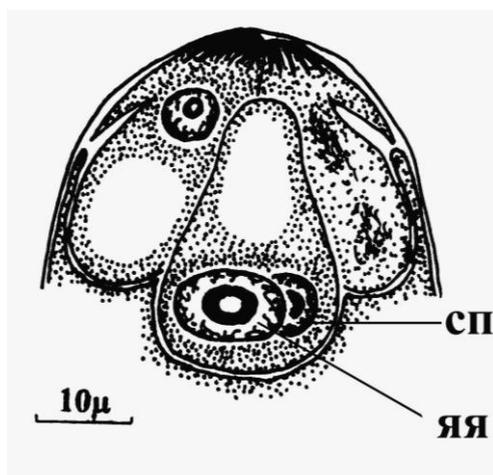


Рис. 13. Сингамия у *C. jackmanii* 'Нежданный': яя – ядро яйцеклетки.

Из опыленных семязачатков развиваются семена, а неопыленные опадают. Как уже было показано выше, у изученных нами видов и сортов *Clematis* образуется различное количество выполненных семян.

Выводы

Резюмируя результаты проведенных исследований, можно заключить, что у *C. integrifolia* L., *C. vitalba* L., *C. heracleifolia* DC. var. *dauidiana* (Verlot) Hemsl. формирование генеративных структур проходит так же, как и у других видов рода *Clematis*. У изученных сортов и гибридов в ходе развития генеративных структур и прохождения процесса цветения часто наблюдаются отклонения, приводящие к стерильности как женской, так и мужской сфер (аномалии в процессе мейоза, нарушения процессов опыления и оплодотворения). В связи с этим одной из основных причин слабого завязывания семян у них является образование малого количества морфологически нормальной выполненной пыльцы и дегенерация семязачатков. Следует обратить внимание также на тот факт, что у изученных сортов процесс цветения довольно растянут, и в одно и то же время на растениях не всегда имеется достаточно большое количество раскрытых цветков, что уменьшает шансы успешного опыления и оплодотворения. На основании проведенного анализа зрелой пыльцы для гибридизации с целью получения новых отечественных сортов в качестве исходных отцовских форм можно рекомендовать *C. vitalba*, *C. jackmanii* 'Нежданный', сорта 'Аленушка' и 'Lawsoniana'.

Список литературы

1. Аннотированный каталог клематисов Никитского ботанического сада / сост. Бескаравайная М.А., Донюшкина Е.А. – Ялта, 1988. – 50 с.
2. Донюшкина Е.А. Анализ факторов, ограничивающих культуру клематиса на Южном берегу Крыма в летний период // Биологическое разнообразие. Мат-лы Второго Междунар. конф. 20-23 апреля 1999, Санкт-Петербург. – Санкт – Петербург, 1999. – С. 160–161.

3. Донюшкина Е.А. Виды рода *Clematis* L. в Никитском ботаническом саду // Бюлл. Никит. ботан. сада. – Ялта, 2001. – Вып. 83. – С. 33–36.
4. Кордюм Є.Л. Порівняльно-ембріологічне дослідження родини жовтоцевих – Ranunculaceae DC // Укр. ботан. журн. – 1959. – Т. 16, № 1. – С. 32–43.
5. Марко Н.В. Женская генеративная сфера *Adonis vernalis* L. (сем. Ranunculaceae) // Бюлл. Никит. ботан. сада. – 2005. – Вып. 91. – С. 82–86.
6. Методические указания по первичному сортоизучению клематиса / сост. Бескаравайная М.А. – Ялта, 1975. – 36 с.
7. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений / Паушева З. П., МГУ - М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
8. Романова Г.С. К цитозембриологии рода *Clematis* L. // Бюлл. Никит. ботан. сада. – 1974. – Вып.2 (24). – С.63–66.
9. Ромейс Б. Микроскопическая техника – М.: Издательство иностранной литературы, 1954. – 718 с.
10. Соколовская Т.Б. Семейство Ranunculaceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Winteraceae – Juglandaceae. – Ленинград: Наука, 1981. – С.130–138.
11. Шамров И.И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Ботан. журн. – 2002. – Т.87, № 10. – С. 1–30.
12. Шевченко С.В., А.А. Чеботарь. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea* L.) // Труды Никит. ботан. сада. – 1992. – Т.113. – С. 52–61.
13. Bhandari N.N. Studies in the family Ranunculaceae. X. Embryology of *Anemone* L. // Phytomorphology. – 1968. – V.18, № 4. – P. 487–497.
14. Bhandari N.N., M. R. Vijayaraghavan. Studies in the family Ranunculaceae. XII. Embryology of *Aquilegia vulgaris* // Beitr. Biol. Pflanz. – 1970. – V. 46, № 3. – P. 337–354.

**Some aspects of reproductive biology of *Clematis* L.
(fam. Ranunculaceae Juss.)**

Shevchenko S. V., Zubkova N.V.

Biology study results of flowering and formation of the generative structures in 3 species and 6 varieties of *Clematis* L. have been presented. Some reasons of weak setting of seeds have been shown. The varieties and species for using in hybridization have been recommended.