

УКРАЇНСЬКА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАИНСКАЯ АКАДЕМИЯ АГРАРНЫХ НАУК

ДЕРЖАВНИЙ НІКІТСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ САД ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

ЕМБРИОЛОГІЧНІ ТА ФІЗІОЛОГІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ НАСІННЄВИХ РОСЛИН

**Збірник наукових праць
Том 129**

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

**Сборник научных трудов
Том 129**

**Под редакцией доктора биологических наук
С.В. Шевченко и кандидата биологических наук
Т.Б. Губановой**

УДК 581.522:581.4+581.533:581.524.32(477.75)

В сборнике приведены результаты исследований репродуктивной биологии высших растений, особенностей их воспроизведения в условиях естественного произрастания и при интродукции. Обсуждается значение знаний антропоэкологии, эмбриологии и семенного возобновления растений для решения спорных вопросов систематики, а также для разработки приемов сохранения редких и исчезающих видов флоры юга Украины.

Рассматриваются физиологические основы адаптации растений к экстремальным факторам среды, выявленные информативные показатели диагностики устойчивости, а также механизмы морозо- и засухоустойчивости плодовых и декоративных культур.

Сборник представляет интерес для специалистов в области ботаники, физиологии, эмбриологии, экологии, дендрологии, селекции растений и студентов биологических факультетов вузов.

Редакційно-видавнича рада:

В.М. Єжов (голова), А.М. Авідзба, О.О. Бордунова, Г.С. Захаренко, В.П. Ісіков, З.К. Клименко, В.І. Копилов, В.В. Корженевський, М.М. Кузнецов, М.П. Литвинов (заступник голови), І.І. Маслов, О.В. Митрофанова, М.Є. Опанасенко, О.Ф. Поляков, В.Д. Работягов, А.В. Смиков, В.К. Смиков, С.О. Шаригін, С.В. Шевченко, В.А. Шишкін (заступник голови), О.М. Ярош.

Редакционно-издательский совет:

В.Н. Ежов (председатель), А.М. Авидзба, Е.А. Бордунова, Г.С. Захаренко, В.П. Исиков, З.К. Клименко, В.И. Копылов, В.В. Корженевский, Н.Н. Кузнецов, Н.П. Литвинов (зам. председателя), И.И. Маслов, О.В. Митрофанова, Н.Е. Опанасенко, А.Ф. Поляков, В.Д. Работягов, А.В. Смыков, В.К. Смыков, С.А. Шарыгин, С.В. Шевченко, В.А. Шишкин (зам. председателя), А.М. Ярош.

©Державний Нікітський ботанічний сад, 2008

©Государственный Никитский ботанический сад, 2008

THE UKRAINIAN ACADEMY OF AGRARIAN SCIENCES

THE STATE NIKITA BOTANICAL GARDENS

EMBRYOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL RESEARCHES OF SEED PLANTS

Collected scientific works
Volume 129

**Edited by Doctor of Biology S.V. Shevchenko
and Candidate of Biology T.B. Gubanova**

Yalta 2008

The investigation results of higher plants reproduction, peculiarities of reproduction processes in the natural conditions and in introduction have been given. The importance of knowledge of antecology, embryology and seed renewal plants for deciding of systematic questions and also to work up saving methods of rare and endangered species of the South of the Ukraine's flora have been discussed.

The physiological basis of plants adaptation to extreme factors, ascertaining informative indexes for diagnostics of resistance and also the mechanisms of frost and drought resistance of fruit and ornamental cultures has been given.

It is destined for specialists in the fields of botany, physiology, ecology, dendrology, breeding plants and students in biology.

Editorial-Publishing Board:

V.N. Ezhov (Chairman), A.M. Avidzba, E.A. Bordunova (Editor), V.P. Isikov, Z.K. Klimenko, V.I. Kopylov, V.V. Korzhenevsky, N.N. Kuznetsov, N.P. Litvinov (Vice-Chairman), I.I. Maslov, O.V. Mitrofanova, N.E. Opanasenko, A.F. Polyakov, V.D. Rabotyagov, S.A. Sharygin, S.V. Shevchenko, V.A. Shishkin (Vice-Chairman), A.V. Smykov, V.K. Smykov, A.M. Yarosh, G.S. Zakharenko

Сохранение видового разнообразия – одна из наиболее важных и актуальных проблем ботаники. Изменение экологических условий под воздействием различных факторов сказывается на растительном мире и, в первую очередь, на видах, имеющих ограниченный ареал и незначительную численность. В связи с этим для решения вопроса сохранения фиторазнообразия необходимо детальное изучение биологических и популяционных особенностей этой категории растений и, главным образом, их репродуктивной биологии, что позволит определить репродуктивную стратегию вида, выявить критические периоды развития, чтобы научиться управлять отдельными этапами онтогенеза растений и применять их при разработке мер по охране. Чрезвычайно важное значение имеют также знания особенностей устойчивости и адаптации высших растений к неблагоприятным условиям окружающей среды при интродукции, поскольку выявление особенностей реакции растений на действие низких и высоких температур позволяет установить информативные показатели для диагностики устойчивости и выделения перспективных видов, сортов и форм для использования в селекции и декоративном садоводстве.

Предлагаемый читателю сборник научных трудов представляет значительный научный и практический интерес. Изучение влияния низких температур позволили выявить механизмы формирования морозостойкости стеблевых и листовых суккулентов на примере видов семейств *Saxifragaceae* и *Crassulaceae* и рекомендовать отдельные виды для использования в круглогодичных экспозициях. В результате изучения засухоустойчивости 11 гибридов *Prunus brigantia* Vill. × *Armeniaca vulgaris* Lam. селекции Никитского ботанического сада предложены наиболее перспективные для дальнейшего применения в гибридизации. Результаты изучения фотоактивности листового аппарата сортов и форм персика послужили основой для разработки рекомендаций по использованию наиболее информативных флуориметрических показателей в оценке фотоактивности фотосинтетического аппарата. В ряде статей обсуждаются особенности формирования генеративных структур, процессов цветения, опыления, оплодотворения, эмбриогенеза, семенной продуктивности и диссеминации редких видов из семейств *Brassicaceae*, *Lamiaceae*, *Ephedraceae*, а также интродуцированных видов и сортов *Clematis* L.

Труды настоящего сборника содержат обобщенные данные многолетних исследований, которые будут способствовать повышению эффективности интродукционно-селекционной работы и получат дальнейшее развитие в разработке природоохранных мероприятий.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *CLEMATIS* L. (SEM. 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. *davidiana* (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 полураскрытые, 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. 6) 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.

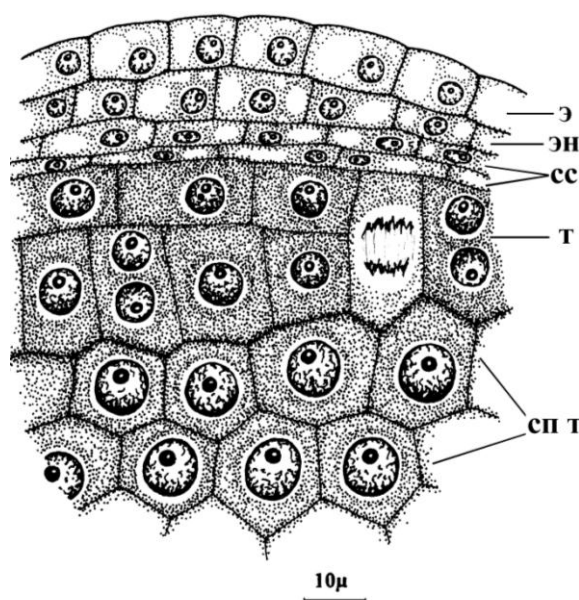


Рис. 2. Фрагмент сформированной стенки микроспорангия *C. heracleifolia* DC. var. *davidiana*: э – эпидермис, эн – эндотеций, сс – средние слои, т – тапетум, сп т – спорогенная ткань.

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*.

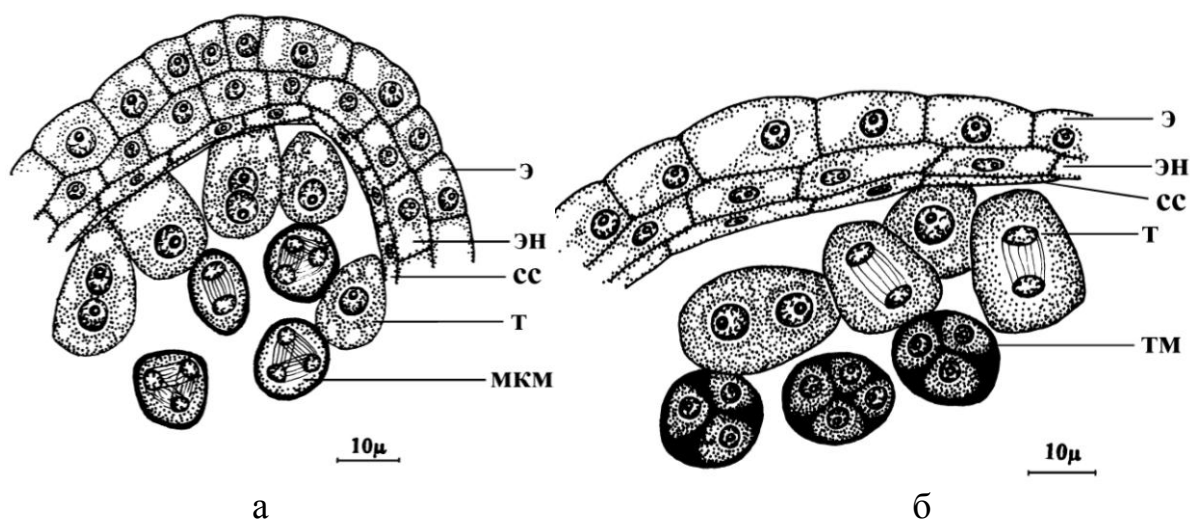


Рис. 3. Фрагменты стенки микроспорангия *C. vitalba* на стадии микроспорогенеза (а) и на стадии тетрады микроспор (б): мкм – микроспороциты, тм – тетрада микроспор.

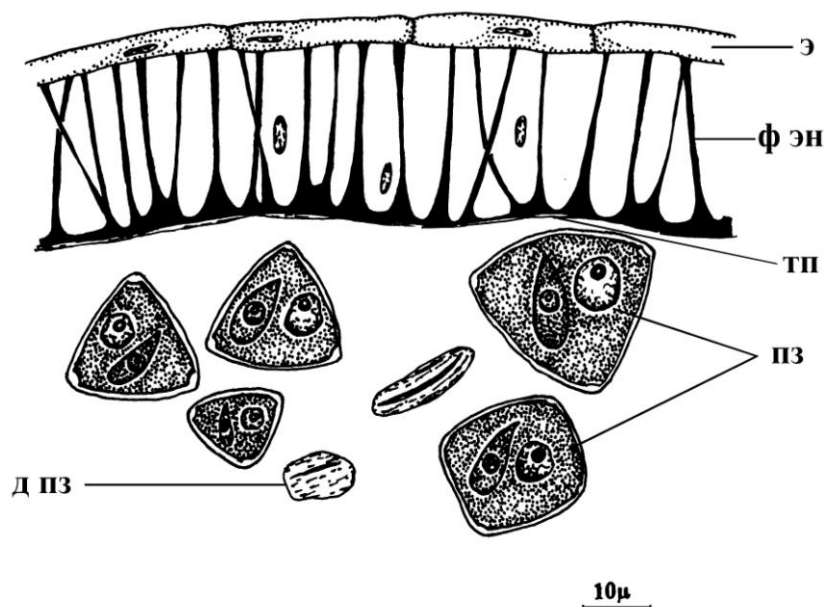


Рис. 4. Фрагмент зрелого пыльника *C. jackmanii* 'Нежданный': ф эн – фиброзный эндотечий, тп – тапетальная пленка, ПЗ – пыльцевые зерна, д ПЗ – дефективные пыльцевые зерна.

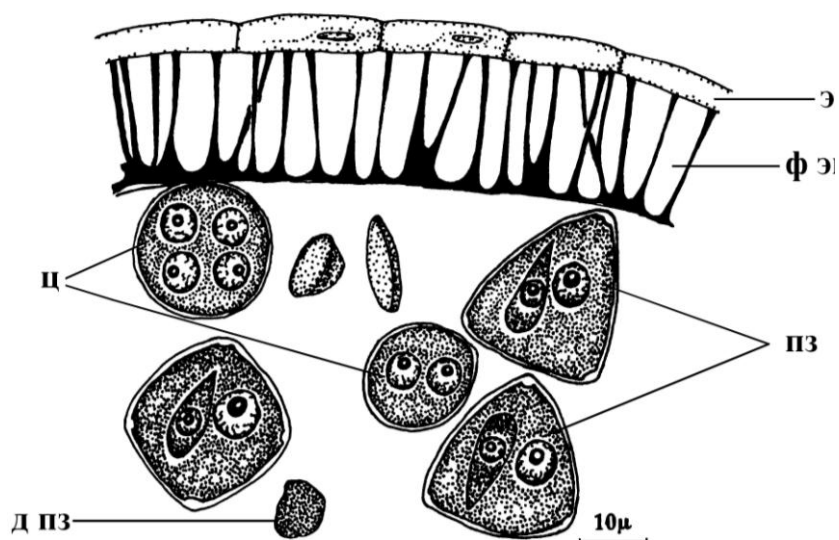


Рис. 5. Фрагмент зрелого пыльника *C. integrifolia*: ц – ценоциты (ядерные структуры).

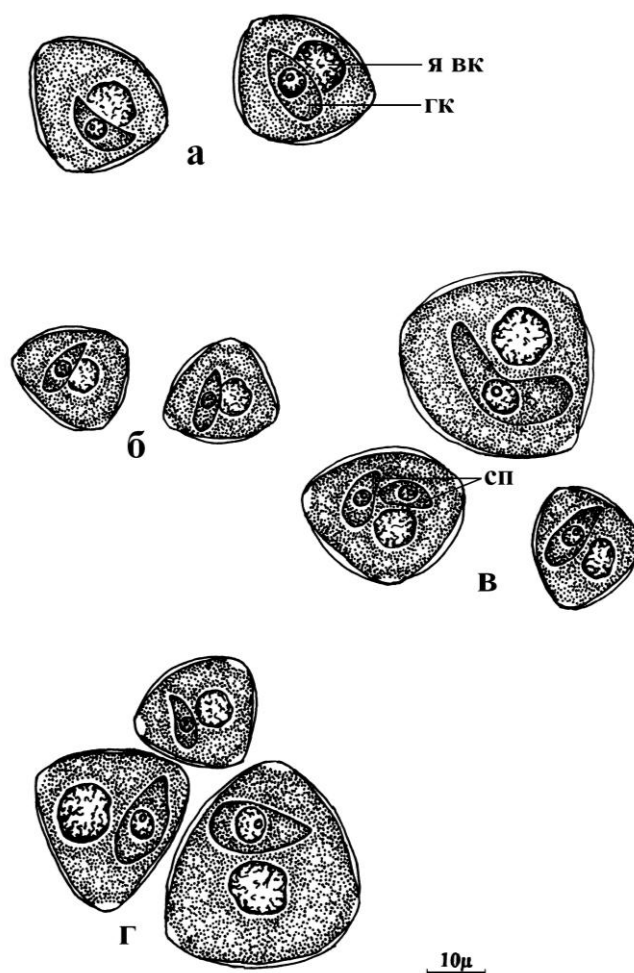


Рис. 6. Зрелая пыльца сортов и гибридов: а) 'Память Сердца', б) 'Брызги Моря', в) 'Сизая Птица', г) 'Lawsoniana': я вк – ядро вегетативной клетки, гк – генеративная клетка, сп – спермии.

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>daurica</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

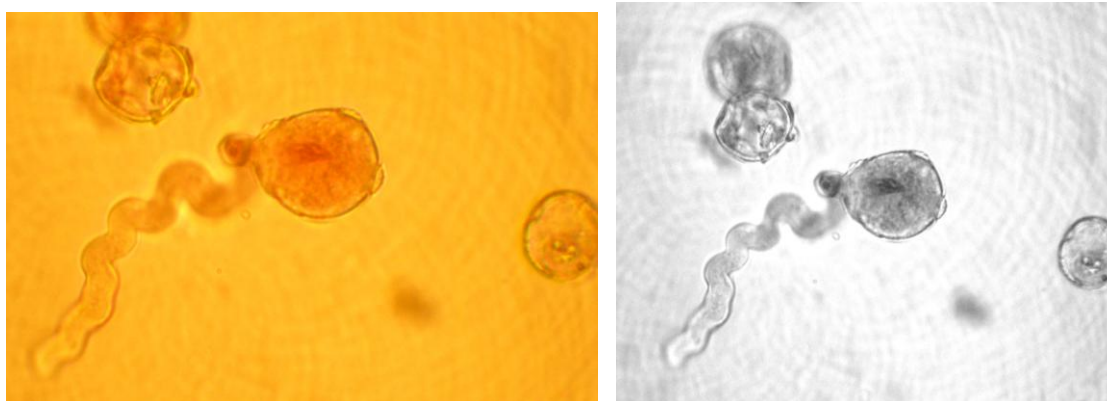


Рис. 7. Проросшее в пыльнике пыльцевое зерно *Clematis* сорта 'Lawsoniana'.

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).

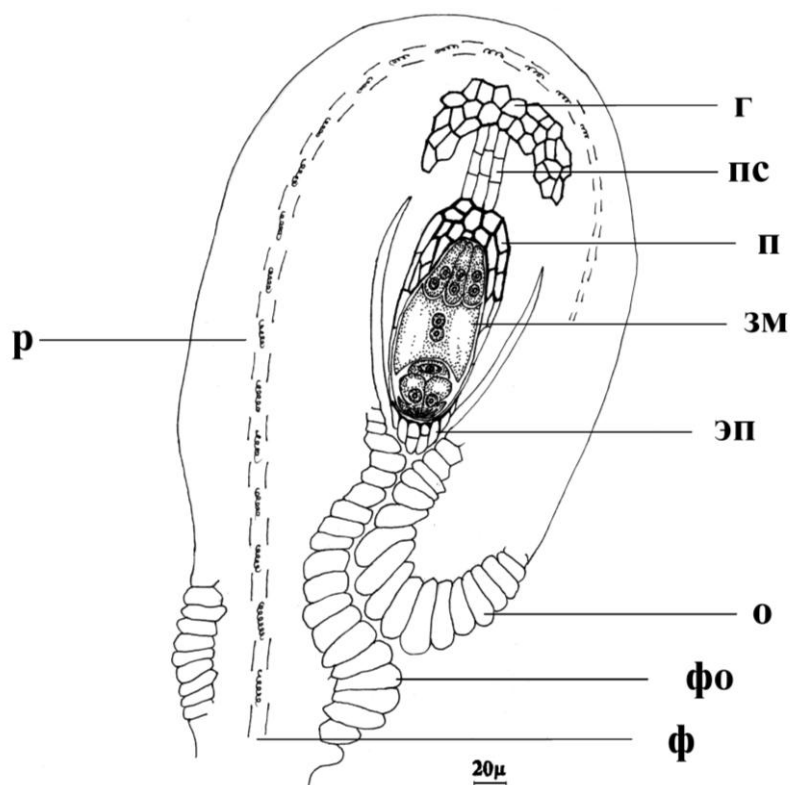


Рис. 8. Схема семязачатка *C. integrifolia*: г – гипостаза, пс – постамент, п – подиум, зм – зародышевый мешок, эп – эпистаза, р – рафе, ф – фуникулус, фо – фуникулярный обтуратор, о – оперкулум.

В субэпидермальном слое примordia 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* Gouan. и др. [4, 5, 10]. Результатом мейоза в мегаспороците является линейная или Т-образная тетрада мегаспор (рис. 9 д, 9,е).

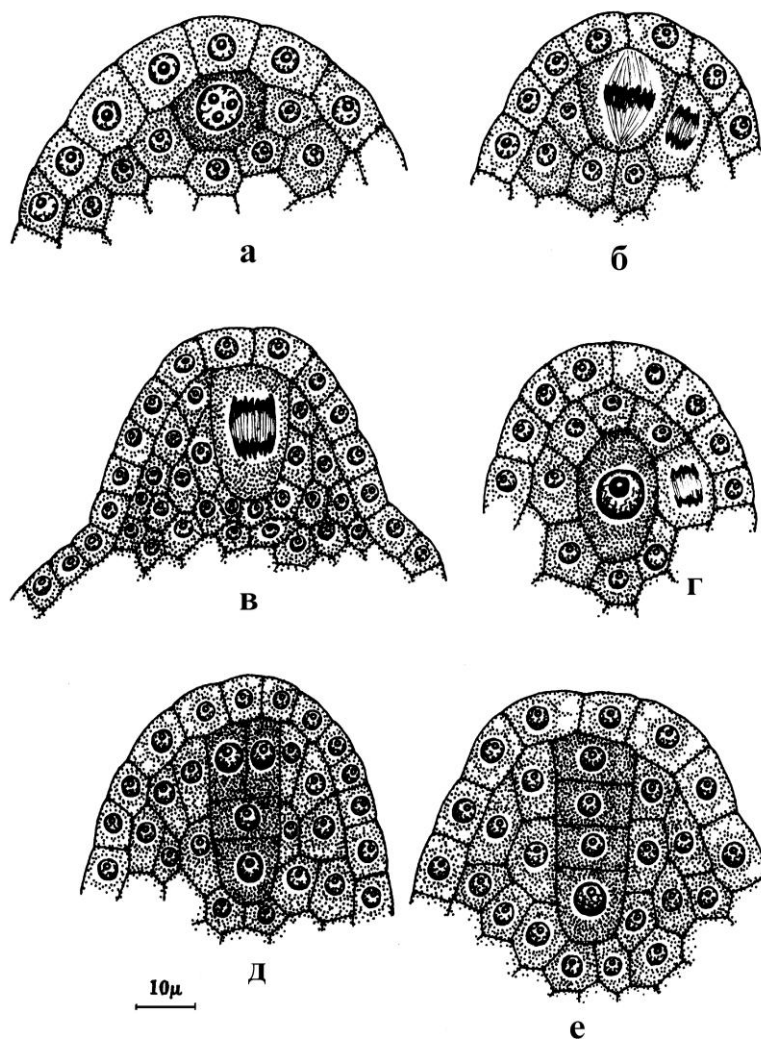


Рис. 9. Археспориальная клетка (а), деление археспориальной клетки (б) и дифференциация париетального слоя и мегаспороцита (г) у *C. heracleifolia* DC. var. *dauidiana*; первое деление мейоза мегаспороцита (в) и Т-образная тетрада мегаспор (д) у *C. heracleifolia* DC. var. *dauidiana*; линейная тетрада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

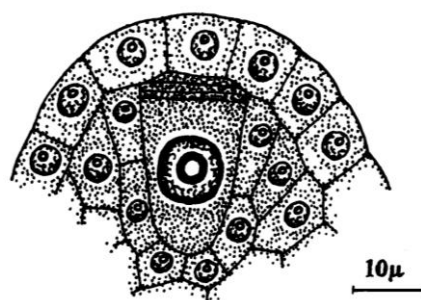


Рис. 10. Функционирующая халазальная и дегенерировавшие мегаспоры у *C. jackmanii* 'Нежданный'.

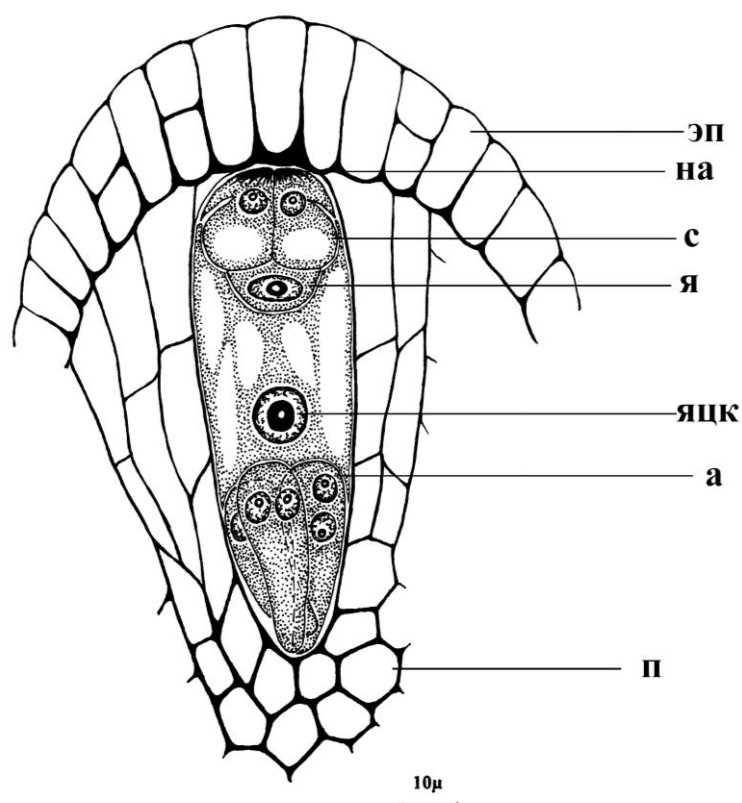


Рис. 11. Фрагмент семязачатка *C. jackmanii* 'Нежданный' на стадии зрелого зародышевого мешка: эп – эпистаза, на – нитчатый аппарат, с – синергиды, я – яйцеклетка, яцк – ядро центральной клетки, а – антиподы, п – подиум.

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 развиться 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 исключаящие 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).

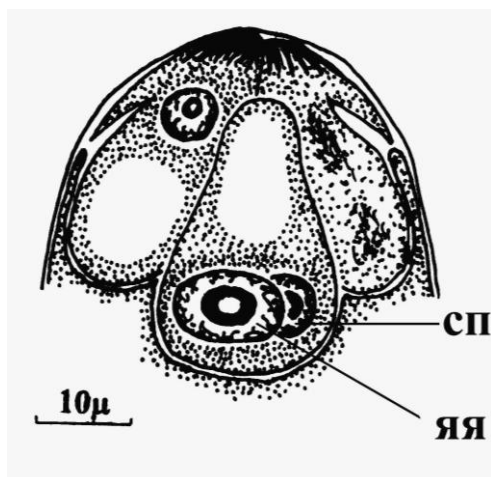


Рис. 13. Сингамия у *C. jackmanii* 'Нежданный': яя – ядро яйцеклетки.

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

разнообразии. Мат-лы Второго Междунар. конф. 20-23 апреля 1999, Санкт-Петербург. – Санкт – Петербург, 1999. – С. 160–161.

3. Донушкина 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 цитоэмбриологии 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.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ СТЕБЛЕВЫХ И ЛИСТОВЫХ СУККУЛЕНТОВ

Т.Б. ГУБАНОВА, кандидат биологических наук

Введение

Изучение механизмов криоадаптации высших растений – одно из необходимых условий при решении задач интродукции и селекции. В настоящее время считается доказанным, что повреждения и гибель зимующих растений обусловлены замерзанием воды в межклетниках и клетках, которое сопровождается дегидратацией, осмотическим шоком и механическими повреждениями мембран [7, 8, 10]. Из двух основных типов замерзания растений – внутриклеточное, в большинстве случаев, является летальным. К адаптивным реакциям растений на действие отрицательных температур относят процессы накопления некоторых моно- и олигосахаридов. [6, 13]. Водорастворимые углеводы оказывают криопротекторное действие на мембранную систему, являются осморегуляторами и тем самым препятствуют образованию внутриклеточного льда [7,18]. Однако, многие аспекты механизмов приспособления растительных организмов к отрицательным температурам до сих пор остаются предметом дискуссий [3, 6, 13].

Следует отметить, что в большей части работ по проблеме морозостойкости видов древесных и травянистых объектами исследований служили в основном мезофиты и некоторые ксерофиты. Группа суккулентов в этом отношении практически не изучена. В царстве растений суккулентные виды присущи более чем 40 семействам и насчитывают около 9000 видов, среди которых есть ценные декоративные, лекарственные и краснокнижные виды. В Крыму они составляют около 2% от общего количества высших растений [2]. Изучение морозостойкости суккулентов, проводившееся ранее в нашей стране и за рубежом путем наблюдений за зимующими растениями, в основном было связано с подбором видов, пригодных для круглогодичной экспозиции в неззащищенном грунте [1, 4, 11, 17]. В течение ряда лет нами также была проведена оценка морозостойкости некоторых представителей сем. Crassulaceae и Cactaceae. Установлено, что для морозостойких видов характерно увеличение количества связанной воды и накопление раффинозы и пентозанов в тканях в зимний период.

В связи с вышесказанным предполагается следующая цель исследований: определить температурные параметры морозостойкости, выявить типы и характер повреждений у представителей семейств Crassulaceae, и Cactaceae, выделить наиболее морозостойкие виды. На примере контрастных по устойчивости видов выявить особенности углеводного обмена и водного режима, функционально связанных с

формированием морозостойкости суккулентов, для разработки методов косвенной диагностики и прогнозирования районов их интродукции.

Объекты и методы исследований

Для исследований нами были выбраны листовые суккуленты 4 вида *Sedum* L. (*S. reflexum* L., *S. album* L. Genuina., *S. palidum* L. и *S. rubroinctum* R.T.Glausen., *Sedum acre* L., *S. luteoviride*) и стеблевые суккуленты - виды подсемейства *Opuntioideae* K. Sch., относящиеся к 3 родам (1 вид *Austrocylindropuntia*, 3 вида, *Cylindropuntia* (Eng.) Knuth. Emeng. Backbg., *Opuntia* Mill. – 7 видов). *Austrocylindropuntia subulata* (Muehlhf.) Backb., *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) Knuth., *C. tunicata* (Lehm.) Knuth., *C. molesta* (Brand.) Knuth., *Opuntia engelmannii* Eng., *O. robusta* Wendl., *O. leucotricha* DC., *O. microdasis* (Lehm.) Pfeiff., *O. ficus-indica* (L.) Mill., *O. phaeacanta* Eng., *O. lindheimtrii* SD.

Натурализовавшиеся в Крыму виды были приняты в качестве эталонов устойчивости к отрицательным температурам. Морозостойкость оценивали методом прямого промораживания в условиях лаборатории и путем визуальных наблюдений за зимующими в открытом грунте растениями. Градиент понижения и повышения температуры в камере был равен 2 °С в час. Оценку повреждений осуществляли на седьмой, десятый и тринадцатый день. Состав сахаров определяли в развивающихся сегментах видов подсем. *Opuntioideae*. Экстракцию растворимых сахаров осуществляли 70% этанолом (соотношение сырье : растворитель -1 : 5). Полисахаридный коллоид подвергали кислотному гидролизу с 2N HCL. Разделение смеси сахаров проводили методом нисходящей хроматографии на бумаге в системе растворителей н-бутанол – уксусная кислота – вода в соотношении 4 : 1 : 1. Для проявления альдосахаров использовали анилинфталатный реактив, для кетосахаров – спиртовой раствор мочевины с добавлением соляной кислоты. Количество моносахаридов определяли колориметрически [9].

Оводненность водозапасающих тканей определяли методом прямого высушивания в термостате при температуре 105⁰С., а степень гидрофильности коллоидов езиндикаторным рефрактометрическим методом [16]. Интенсивность перекисного окисления липидов оценена по концентрации конечного продукта окисления гидроперекисей – малонового диальдегида (МДА) в тканях фотоколориметрическим методом [12].

Результаты и обсуждение

С целью изучения реакции листовых и стеблевых суккулентов на действие отрицательных температур нами проводились опыты по искусственному промораживанию их однолетних побегов и осуществлялись визуальные наблюдения за высаженными в незащищенный грунт растениями.

Применение метода прямого промораживания позволило выявить не только температурные параметры морозостойкости изучаемых видов, но и установить сходство и различия типов морозных повреждений у стеблевых и листовых суккулентов. Ранее нами были определены значения критических температур для видов подсемейства *Opuntioideae* [5]. Определено, что для *O. ficus-indica*, *A. subulata* температура -10°C является критической, а для видов *Opuntia* *O. robusta*, *O. tomentosa*, *O. leucotricha*, *O. microdasys*, -15°C . Виды *O. engelmannii*, *O. lindhimerii*, *O. linguiformis*, *O. phaeacanta*, *O. leptocaulis* проявили высокую степень морозостойкости. Значения критических температур для них в пределах -20°C . Среди трех видов рода *Cylindropuntia* минимальная морозостойкость характерна для *C. tunicata* (критическая температура -15°C). Виды *C. imbricata*, *C. molesta* обладают высокой морозоустойчивостью (-20°C). Летальный тип повреждений у видов рода *Opuntia* – инфильтрационные пятна, а у видов *Cylindropuntia* – значительная некротизация верхушки сегментов и ее усыхание. Образование поверхностных некрозов, изменение окраски сегментов появление на их поверхности оксалатов не влияет на жизнеспособность побегов. Следует отметить, что образование инфильтрационных пятен у представителей рода *Cylindropuntia*, наблюдалось в зимой 2003-2004г, что связано с нетипичными погодными условиями. По данным агрометеостанции «Никитский сад» зима этого периода, характеризовалась неустойчивой с волнами тепла и холода, погодой и сильными осадками в виде дождя и снега (121% нормы). В это же время наблюдалось появление точечных некрозов у натурализовавшихся в Крыму видов *O. engelmannii*, *O. lindhimerii*, *O. phaeacanta*.

На основании полученных данных, изучаемые виды объединены в три группы в соответствии со степенью морозоустойчивости. В первую группу отнесены виды с минимальной устойчивостью к отрицательным температурам: *O. ficus-indica* и *A. subulata* критическая температура -10°C . Вторую группу составили виды, гибнущие при температуре 5°C (*O. robusta*, *O. tomentosa*, *O. leucotricha*, *C. tunicata*). Наиболее морозоустойчивые виды (критическая температура от -18 до -20°C) объединены в третью группу: *O. phaeacanta*, *O. engelmannii*, *O. lindchimerii*, *O. linguiformis*, *C. imbricata*, *C. molesta*, *O. leptocaulis*.

При изучении реакций видов листовых суккулентов (сем. *Crassulaceae*) на действие отрицательных температур выявлен ряд особенностей. Установлено, что при понижении температуры воздуха до отрицательных значений у видов рода *Sedum* наблюдалось снижение тургесцентности тканей листьев и стеблей, изменение их окраски и образование инфильтрационных пятен. Изменение окраски, вероятно, связано с активацией синтеза антоцианов. Морозные повреждения листовых суккулентов распространяются базипетально. Основные типы повреждений – потеря тургора, изменение окраски и развитие инфильтраций. Изменение окраски у листовых суккулентов отмечено при

понижении температуры от 0⁰С до -7⁰С, дальнейшее нарастание криостресса сопровождалось снижением тургесцентности тканей и развитием инфильтраций.

Появление инфильтрационных пятен у видов рода *Sedum* также в дальнейшем приводит к гибели целого побега, что позволило считать значения температур, способствующих развитию именно этого типа повреждений – критическими. На основании анализа результатов опытов по искусственному промораживанию установлены температурные границы морозостойкости видов рода *Sedum* (табл. 1).

Таблица 1

Значения критических температур для видов рода *Sedum*
(средние данные за 2002-2006 гг)

вид	Температура ⁰ С
Морозостойкие виды	
<i>S. reflexum</i>	-17
<i>S. album</i>	-15
<i>S. acre</i>	-15
Среднеустойчивый вид	
<i>S. palidum</i>	-13
Слабоустойчивые виды	
<i>S. rubrotinctum</i>	-7
<i>S. luteoviride</i>	-8

Таким образом, применение метода прямого промораживания позволило выделить наиболее морозостойкие виды очитков: *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre*. Вид *S. palidum*, отнесенный нами к группе среднеустойчивых к отрицательным температурам, может быть рекомендован для круглогодичной экспозиции в парках Южного берега Крыма.

Известно, что морозоустойчивость того или иного вида может меняться в течение зимовки, и зависит от продолжительности вегетации, глубины покоя, способности к закаливанию и ряда других факторов [14]. Сопоставление потенциальной морозостойкости видов стеблевых и листовых суккулентов, интродуцированных на Южном берегу Крыма и изменение минимальной температуры воздуха в зимне-весенний период на территории Никитского ботанического сада [15], позволило выделить наиболее перспективные для круглогодичной экспозиции в парках ЮБК, виды, а также оценить вероятность их повреждения весенними заморозками (рис. 1, 2).

Известно, повреждение растительных тканей отрицательными температурами часто связано с образованием внутриклеточного льда. Поэтому особое значение в формировании морозостойкости приобретают особенности водного режима: уровень оводненности тканей сегментов, степень гидратации коллоидов, осмотическое давление клеточного сока.

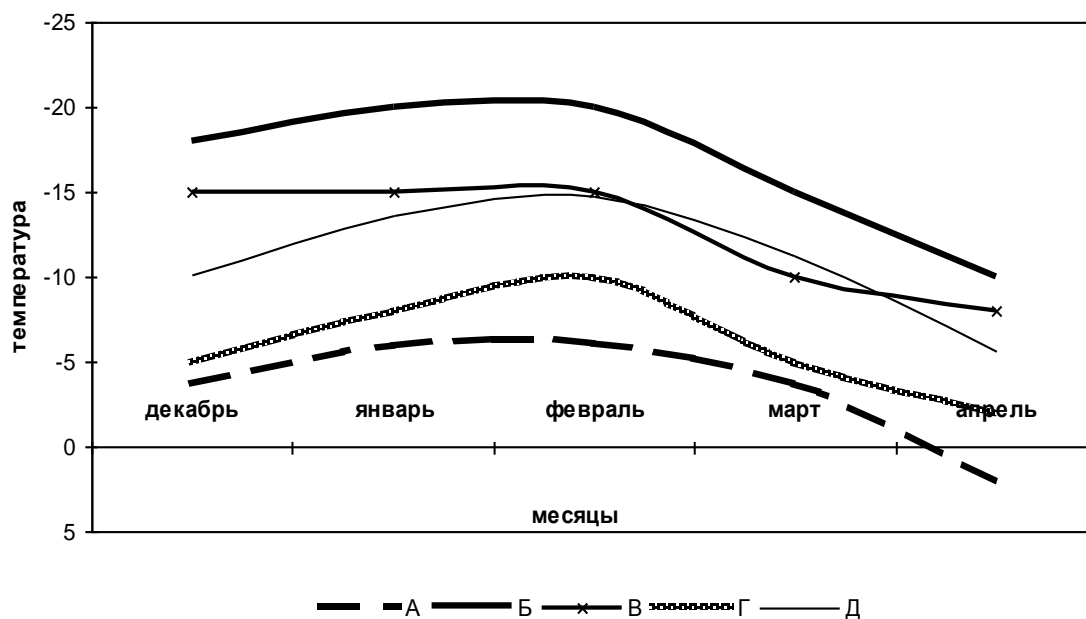


Рис.1. Потенциальная морозостойкость однолетних сегментов видов подсем. Opuntioideae в условиях Южного берега Крыма; А – средний из абсолютных минимумов температуры воздуха с 1930г по 2003г; Б – потенциальная морозостойкость *C. molesta*; В – потенциальная морозостойкость *O. robusta*; Г – потенциальная морозостойкость *O. ficus-indica*; Д – абсолютный минимум температуры воздуха с 1930г по 2003г.

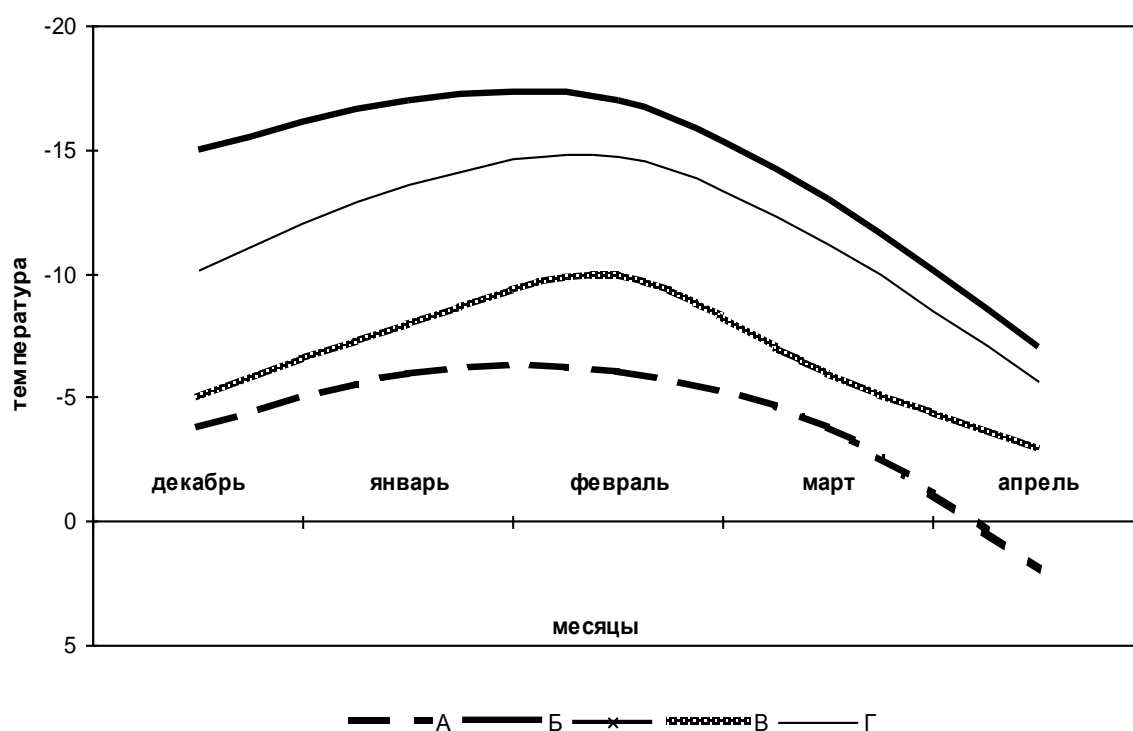


Рис.2. Потенциальная морозостойкость видов рода *Sedum* в условиях Южного берега Крыма; А – средний из абсолютных минимумов температуры воздуха с 1930г по 2003г; Б – потенциальная морозостойкость *S. reflexum*; В – потенциальная морозостойкость *S. luteovyrinde*; Г – абсолютный минимум температуры воздуха с 1930г по 2003г.

В предыдущие годы нами были получены данные, характеризующие динамику содержания воды в тканях и ее распределения по высоте сегментов у интродуцированных на ЮБК представителей подсем. *Opuntioideae* в годичном цикле. Результаты этих исследований показали, что их степень морозоустойчивости зависит от уровня обводненности тканей. Виды, содержащие в начале зимы 85 – 90 % воды в тканях сегментов, в большей степени повреждаются отрицательными температурами, по сравнению с видами, сегменты которых обводнены в среднем на 68-75%. Для опунций с низкой степенью морозостойкости, характерно сохранение достоверных различий в количестве воды между верхушкой и основанием сегментов в течение всего периода вегетации. Причем, более обводненные верхушки сегментов сильнее повреждаются отрицательными температурами, по сравнению с их основаниями.

В результате сравнительного анализа содержания воды в водозапасающих органах стеблевых и листовых суккулентов выявлено, что степень морозостойкости изучаемых видов связана с уровнем обводненности тканей (табл.2).

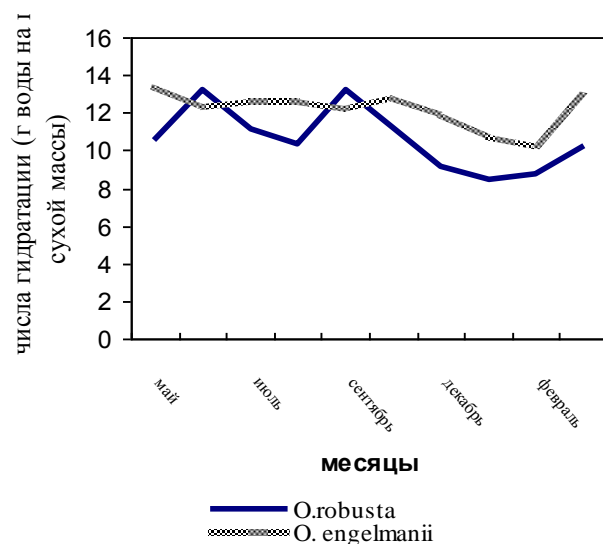
Таблица 2

Изменение общей обводненности водозапасающих тканей у видов стеблевых и листовых суккулентов в течение вегетационного периода

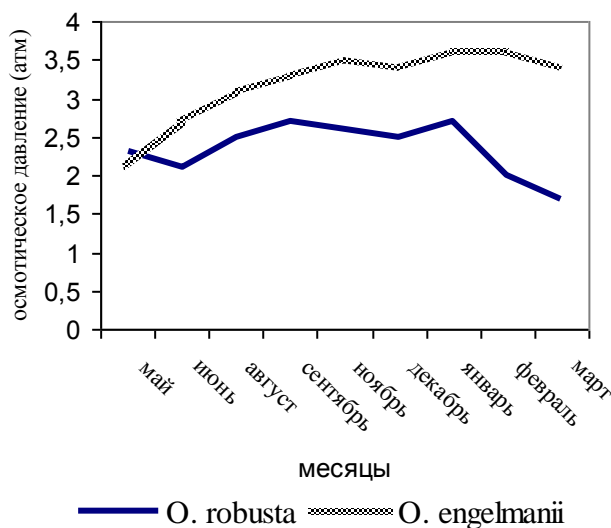
виды	Количество воды в % по отношению к сырому веществу										
	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март
Стеблевые суккуленты											
<i>O. robusta</i>	98	94	94	86	82	84	80	77	79	75	80
<i>O. engelmannii</i>	89	87	84	80	75	75	76	73	70	71	75
<i>C. molesta</i>	88	89	82	76	74	73	70	71	68	70	75
<i>C. tunicata</i>	92	88	83	83	76	74	74	71	69	75	78
Листовые суккуленты											
<i>S. album</i>	87	88	85	74	76	78	83	82	78	81	89
<i>S. reflexum</i>	92	97	88	76	73	74	80	81	76	83	90
<i>S. palidum</i>	95	98	81	72	71	68	75	87	83	87	93
<i>S. rubrotinctum</i>	97	95	85	73	71	75	86	91	82	91	95
<i>S. luteoviride</i>	95	96	83	72	70	76	87	90	82	92	96

Установлено, что ткани стеблевых суккулентов отличаются высоким уровнем гидратации коллоидов, но сравнительно низким осмотическим давлением. Для тканей видов листовых суккулентов характерна меньшая степень гидратации коллоидов при высоком осмотическом давлении. На примере двух видов *O. engelmannii* и *O. robusta* с различной степенью

морозостойкости установлено, что степень гидратации коллоидов и осмотическое давление у морозостойкого вида (*O. engelmannii*) выше чем у менее устойчивого вида (*O. robusta*). Следует отметить, что для устойчивого к отрицательным температурам вида характерны незначительные изменения водоудерживающих сил коллоидов в течение весенне-зимнего периода, что по нашему мнению является показателем его стабильного водного режима в условиях понижения температур и, соответственно, в определенной степени обеспечивает морозостойкость (рис.3).



А - степень гидратации коллоидов

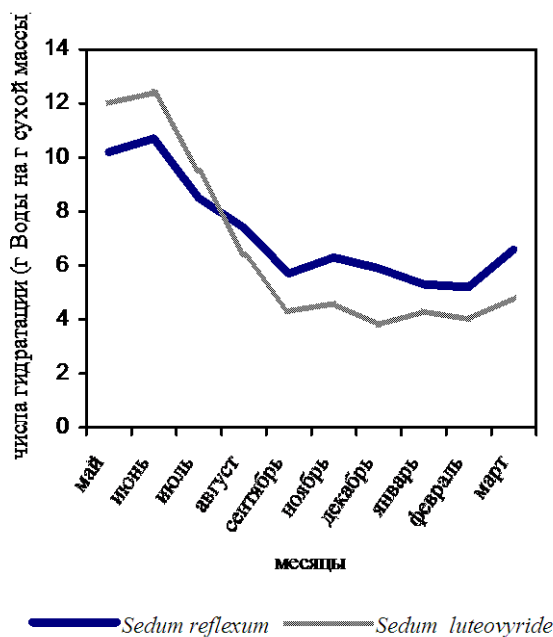


В - осмотическое давление

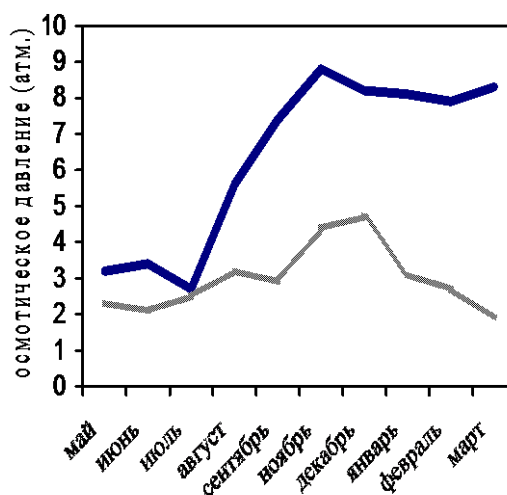
Рис. 3. Изменение водоудерживающих сил коллоидов в тканях морозостойкого вида *O. engelmannii* и среднеустойчивого *O. robusta* весенне-зимнего периода 2005 – 2006г.

Иная картина наблюдалась нами при анализе этих параметров у листовых суккулентов. У морозостойкого вида *S. reflexum* и

слабоустойчивого *S. luteovyrde* в течение лета наблюдалось уменьшение степени гидратации коллоидов и одновременное возрастание осмотического давления. В зимнее время эти параметры были относительно стабильными. Однако, степень гидратации коллоидов и величина осмотического давления устойчивого к отрицательным температурам *S. reflexum* значительно выше, чем у неморозостойкого вида *S. luteovyrde* (рис.4).



А.- степень гидратации коллоидов



В.- осмотическое давление

Рис. 4. Изменение водоудерживающих сил коллоидов в тканях листовых суккулентов в течении весенне-зимнего периода 2005 – 2006г.

Полученные нами данные об особенностях водного режима видов стеблевых и листовых суккулентов в связи с их морозостойкостью позволили сделать следующий вывод: у морозостойких видов стеблевых суккулентов, при понижении температуры воздуха до отрицательных значений, снижение общей оводненности тканей происходит на фоне стабильно высокой степени гидратации коллоидов, что препятствует образованию внутриклеточного льда и предохраняет ткани от морозных повреждений. Для листовых суккулентов характерна другая стратегия защиты от криостресса: связывание воды в водозапасающих тканях является следствием увеличения осмотического давления клеточного сока.

Исследования О.А. Красавцева [8] показали, что первичные морозные повреждения выражаются в структурно-функциональных изменениях плазмолеммы, вследствие чего растворенные вещества выходят из клеток в межклетники, а образующаяся при таянии внеклеточного льда вода, обратно не всасывается. В результате нарушается водный режим, и в целом дезорганизуются все жизненные функции организма. Важным условием репарации является сохранение способности плазмолеммы к активному транспорту растворенных веществ из межклетников по мере оттаивания. Согласно работам многих авторов структурные изменения клеточных мембран при криострессах начинаются с физико-химических перестроек липидных и белковых комплексов и завершаются биохимической патологией клетки, элементом которой является перекисное окисление липидов (ПОЛ) [8-12]. Изучение процессов неферментативного окисления у суккулентных растений, в связи с устойчивостью к низкотемпературному фактору вызывает особый интерес т.к. метаболизм по типу толстянковых способствует закислению клеточного сока, что в свою очередь создает благоприятные условия для активизации ПОЛ. Анализ изменения концентрации малонового диальдегида (МДА) в тканях видов *Cylindropuntia*, *Opuntia* и *Sedum* при нарастающем действии отрицательных температур показал, что ПОЛ усиливается по мере возрастания напряженности низкотемпературного фактора у всех изучаемых видов. У морозостойких видов *O. engelmannii*, *S. molesta* *S. album*, *S. reflexum* при значениях температур, близких к критическим, в тканях образуется меньшее количество МДА, по сравнению с менее морозостойкими видами *O. robusta* *S. tunicata* *S. rubrotinctum* (табл.3).

Отмечено, что после действия закаливающих температур (0°C и -2°C) у морозостойких видов увеличение концентрации МДА в тканях менее выражено, чем у видов, обладающих низкой степенью устойчивости к отрицательным температурам.

Полученные данные позволили предположить, что при прохождении первой и второй стадий закаливания в тканях криорезистентных видов происходит активизация антиоксидантных систем, что позволяет поддерживать ПОЛ на относительно низком уровне. Через 24 часа после снятия криостресса, уровень ПОЛ у *O. engelmannii*, *S. molesta*, *S. reflexum*

практически не отличался от начального, что свидетельствует о наличии репарационных процессов в клетках этих видов. У видов с низкой и средней морозостойкостью *O. robusta*, *C. tunicata*, *S. rubrotinctum* концентрация МДА в тканях оставалась относительно высокой и через сутки после прекращения действия отрицательных температур.

Таблица 3

Накопление МДА в тканях стеблевых суккулентов при нарастающем действии отрицательных температур (моль⁻¹ / г сырой массы)

	контроль	0 ⁰ С	- 2 ⁰ С	-13 ⁰ С	0 ⁰ С	24 часа
Стеблевые суккуленты						
<i>O. robusta</i>	2,0±0,04	3,6±0,05	5,4±0,0 3	6,8±0,03	5,6±0,03	4,4±0,05
<i>O. engelmannii</i>	1,9±0,02	2,7±0,03	3,0±0,0 6	4,9±0,02	3,3±0,04	2,1±0,03
<i>C. molesta</i>	2,1±0,1	2,7±0,02	3,3 ±0,1	5,1±0,02	2,5±0,03	1,9±0,1
<i>C. tunicata</i>	2,3±0,03	3,5±0,04	5,4±0,0 4	7,2±0,05	6,1±0,02	3,1±0,03
Листовые суккуленты						
<i>S. album</i>	1,0±0,02	1,9±0,03	2,2±0,02	4,2±0,03	3,6±0,02	2,1±0,05
<i>S. reflexum</i>	1,1±0,02	1,6±0,05	2,1±0,03	3,5±0,05	3,4±0,1	1,7±0,04
<i>S. palidum</i>	1,4±0,04	2,3±0,01	3,4±0,04	4,6±0,06	4,7±0,1	3,2±0,06
<i>S. rubrotinctum</i>	1,7±0,3	2,6±0,04	3,7±0,4	5,7±0,4	6,3±0,03	5,5±0,05

Известно, что устойчивость растений к отрицательным температурам во многом зависит от особенностей углеводного обмена. Однако, этот вопрос практически не изучен для суккулентов. В связи с этим один из этапов наших исследований был связан с качественным и количественным анализом состава сахаров двух видов рода *Opuntia* и двух видов рода *Sedum*, с различной устойчивостью к отрицательным температурам.

Качественный анализ спиртовых экстрактов из побегов изучаемых видов показал, что у всех видов, в годичном цикле, присутствуют моно-, ди- и олигосахара. Установлено, что в тканях *O. ficus-indica*, для которого характерна минимальная степень устойчивости к морозам, раффиноза появляется только в самые холодные месяцы на ЮБК – декабрь, январь. В составе полисахаридов видов рода *Opuntia* обнаружены пентозы (ксилоза и арабиноза) и гексозы (глюкоза и фруктоза). Результаты определения количества свободных форм альдосахаров показали, что у вида *O. engelmannii* максимальная концентрация глюкозы наблюдалась в сентябре, а в сегментах *O. ficus-indica* в сентябре-октябре. Свободные пентозы в сегментах присутствуют в значительно меньших количествах по сравнению с гексозами (табл. 4).

Таблица 4

Динамика концентраций свободных и связанных форм альдоз в сегментах видов рода *Opuntia* (в % на абсолютно сухое вещество)

месяц	O. engelmannii						O. ficus-indica					
	Свободные формы			Связанные формы			Свободные формы			Связанные формы		
	glu	ara	xyl	glu	ara	xyl	glu	ara	xyl	glu	ara	xyl
Май	3,4	---	---	1,5	2,7	---	2,9	Сле ды	---	2,2	1,8	---
Июнь	3,7	1,2	Следы	3,7	3,3	---	3,5	1,5	---	4,5	2,1	---
Июль	2,5	2,0	Следы	4,4	4,4	---	1,8	2,6	Сле ды	4,1	3,5	---
Август	3,9	2,5	0,78	5,1	5,2	Сл ед ы	4,7	2,1	0,9	6,4	4,2	---
Сентябрь	4,2	1,7	1,2	5,3	7,4	1,6	5,2	1,6	1,3	4,7	6,8	Сле ды
Октябрь	2,5	1,6	0,85	5,4	7,8	2,2	5,8	2,4	1,2	4,5	6,7	Сле ды
Ноябрь	2,2	0,8	Следы	6,3	8,7	2,1	4,1	1,3	0,8	4,3	7,4	0,8
декабрь	2,1	Сле ды	Следы	6,2	8,8	2,4	3,3	1,8	0,8	4,7	7,1	1,3

Анализ количества связанных форм альдосахаров показал, что их количество увеличивается в осенне-зимний период, причем зимой концентрация связанных форм углеводов в сегментах морозостойкого вида значительно больше, чем у вида с низкой степенью устойчивости к отрицательным температурам. Относительно большое количество глюкозы

в составе полисахаридов в летнее время, вероятно, объясняется синтезом крахмала. Аналогичная картина наблюдается при сравнении изменения количества свободных и связанных форм пентоз. Установлено, что в сегментах *O. ficus-indica* по мере исчезновения крахмала увеличивается количество глюкозы в спиртовых экстрактах.

В целом, следует отметить, что полисахариды видов рода *Opuntia* с различной степенью морозостойкости отличаются как по общему количеству свободных и связанных форм альдоз, так и по составу полисахаров. Наиболее ярко эти различия проявляются в зимнее время. Высокоустойчивый вид *O. engelmannii* характеризуется относительно большим количеством полисахаридов, в основном состоящих из пентоз (арабинозы и ксилозы), причем ксилоза в составе полисахаров обнаруживается с августа. В сегментах *O. ficus-indica* общее количество полисахаров значительно меньше. Основным компонентом полисахаридов этого вида являются глюкоза и арабиноза.

В результате изучения особенностей углеводного обмена у всех изучаемых видов рода *Sedum* отмечено появление раффинозы в зимний период. Однако, в экстрактах из листьев морозостойких видов *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre* раффиноза обнаруживалась с ноября, а у видов с низкой степенью морозостойкости *S. palydum* и *S. rubrotinctum* – в конце декабря - январе.

Необходимо отметить, что виды листовых суккулентов с кантрастной морозостойкостью существенно различаются по соотношению свободных и связанных форм сахаров. Для морозостойких видов характерно снижение концентрации свободных моносахаридов в осеннее время и увеличение количества полисахаридов в тканях. В тканях слабоустойчивых видов сохраняется относительно высокая концентрация моносахаридов в холодное время. Концентрация моно- и олигосахаридов менялось в годичном цикле у всех изучаемых видов. Для выявления связи морозостойкости с изменениями в качественном и количественном составе углеводов, для более детальных исследований нами были выбраны два вида очитков, контрастных по устойчивости к отрицательным температурам *S. reflexum* и *S. rubrotinctum*.

Выявлено, что концентрация как суммы моно- так и олигосахаров в тканях листьев морозостойкого *S. reflexum* в осеннее-зимний период выше, чем у *S. rubrotinctum*. Причем максимум накопления суммы сахаров у морозостойкого вида приходится на февраль – март, в то время как у слабоустойчивого к отрицательным температурам *S. rubrotinctum* март-апрель.

Установлено, что для видов с относительно высокой степенью морозостойкости характерно увеличение концентрации моно- и олигосахаров в период зимовки, что вероятно связано с криопротекторными свойствами этих соединений.

Выводы

1. Характер морозных повреждений у стеблевых и листовых суккулентов зависит от видовой принадлежности, напряженности низкотемпературного фактора и погодных условий во время зимовки. Общим является появление инфильтраций в водозапасающих органах, дальнейшее развитие которых приводит к гибели.

2. Адаптация стеблевых и листовых суккулентов к действию низкотемпературного фактора связана с изменением содержания воды в водозапасающих органах, степени гидратации коллоидов и осмотического давления клеточного сока. У морозостойких видов стеблевых суккулентов при понижении температуры воздуха до отрицательных значений снижение общей оводненности тканей происходит на фоне стабильно высокой степени гидратации коллоидов, что препятствует образованию внутриклеточного льда и предохраняет ткани от морозных повреждений. Для листовых суккулентов характерна другая стратегия защиты от криостресса: связывание воды в водозапасающих тканях является следствием увеличения осмотического давления клеточного сока.

3. Установлено, что при нарастающем действии низкотемпературного фактора интенсифицируются процессы ПОЛ в тканях как стеблевых, так и листовых суккулентов. Однако, в тканях криорезистентных видов *O. engelmannii*, *C. molesta*, *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre* при прохождении первой и второй стадий закаливания видов увеличение концентрации МДА значительно замедляется, что, вероятно, связано с активизацией антиоксидантных и ферментных защитных систем.

4. Выявлены сходства и различия в особенностях углеводного обмена у видов семейств *Cactaceae* и *Crassulaceae*. В водозапасающих тканях морозостойких видов как листовых, так и стеблевых суккулентов в период зимовки в значительных концентрациях присутствует раффиноза. Однако у листовых суккулентов степень морозостойкости в большей мере связана с синтезом моно- и олигосахаров, а у стеблевых – с накоплением полисахаров (пентозанов).

5. Величина осмотического давления клеточного, степень гидратации коллоидов, увеличение концентрации олиго- и полисахаридов, а также активация синтеза раффинозы могут быть использованы при косвенной диагностике морозостойкости листовых и стеблевых суккулентов в процессе их интродукции. Виды *O. engelmannii*, *O. robusta*, *O. Leucotricha*, *O. phaeacanta*, *O. lindhimtri*, *C. molesta*, *S. reflexum*, *S. album*, *S. acre*, обладающие высокой морозостойкостью, перспективны для круглогодичной экспозиции в парках Южного берега Крыма.

Список литературы

1. Анисимова А.И. Кактусы. Итоги интродукции древесных растений в Никитском ботаническом саду за 30 лет (1926-1955) // Труды Гос. Никит. ботан. сада. – 1957. – Т. 27. – С. 25–31

2. Бялт В.В., Орлова Р.В. Предварительные данные о суккулентной флоре Крыма // Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов : Матер. 1-й междунар. научно-практической конф., Санкт-Петербург, 10-14 ноября 2004. – Санкт-Петербург, 2004. – С. 42

3. Гертенере Д.Х., Кондратович Р.Я. Физиолого-биохимические исследования в изучении акклиматизации рододендронов в климатических условиях Латвийской ССР В сб.: Теоретические основы интродукции растений. М. : АН СССР, 1983 – С.221–225.

4. Горошко В.В. Возможности интродукции опунций в СССР // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1972. – Т.47, Вып.2. – С.188 – 191.

5. Губанова Т.Б. Сравнительная характеристика особенностей водного режима представителей подсем. *Opuntioideae* в связи с их морозостойкостью // Бюлл ГБС. – 2003. – Вып. 186. – С. 128–132.

6. Доманская Э.Н., Комарская М.С., О взаимосвязи между содержанием сахаров и оводненностью листьев вечнозеленых видов барбариса // Бюлл. ГНБС, – 1975. – Вып. 2. 27. – С. 12–15.

7. Красавцев О.А. Свойства плазмолеммы морозостойких растительных клеток // Успехи современной биологии. – 1988. – Т.106. – №1(14). – Сер. 143. – С. 157–162.

8. Мануильский В.Д. Формирование криорезистентности и устойчивости растений к низким температурам. Киев : «Наукова Думка», 1998. – 86 с.

9. Павлинова О.А. Количественное определение сахаров в растительном материале с применением хроматографии на бумаге // Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С.5–16.

10. Петровская-Баранова Т.П. Механизмы адаптации растений к низкой температуре. //Бюл. ГБС. – 1981. – Вып. 119. – С. 56–59.

11. Рогожина Т.Ю., Данилова Н.С. Оценка устойчивости декоративных видов сем. *Crassulaceae* / Биологическое разнообразие. Интродукция растений. // Материалы 3 Междунар. Конф., Санкт-Петербург, 2003 – С. 67–68.

12. Стальная И.Д., Гаришвили Т.Г. Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты // Современные методы в биохимии – 1977. – Вып.1 – С. 66–68.

13. Трунова Т.И. Значения разных форм сахаров в повышении морозостойкости колеоптелей озимых злаков // Физиол. раст. – 1963. – Т.10. – Вып.5. – С. 34–37.

14. Туманов И.И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений М., Сельхозгиз. – 1980. – 324 с.

15. Фурса Д.И., Корсакова С.П., Фурса В.П. Агроклиматическая характеристика морозоопасности территории Никитского ботанического сада по данным агрометеостанции «Никитский сад» // Труды Никит. ботан. сада. – 2004. – Т.124. – С.113–116.

16. Яблонский Е.А. Определение коллоидно-связанной воды в гомогенатах растительной ткани безиндикаторным рефрактометрическим методом // Физиол. раст. – 1964 – Т.11. – Вып.1. – С. 142–145.

17. Speirs D. C. The cacti of western Canada // National cactus and Succulent Journal. – 1978. – V. 33, № 4. – P.83–84.; 21.

18. Umera M., Steponkus P. L. Alterations in the incidence of freeze-induced lesions of arabidopsis protoplasts by artificial manipulation of intracellular sugar content // Plant. Cell. Physiol. – 1998. – V.39. – P.140–143.

Comparative characteristics of low-temperature resistance in stem and leaves succulents

Gubanova T.B.

The investigation results of frost resistance in stem and leaves succulents on the examples of species families Cactaceae and Crassulaceae have been given. It is determined that the adaptation of stem and leaf succulents is connected with peculiarities of their water regime and polysaccharides exchange.

ФОРМИРОВАНИЕ ЖЕНСКИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР У *EPHEDRA ARBOREA* LAG. И *EPHEDRA DISTACHYA* L. (EPHEDRACEAE) В КРЫМУ

РУГУЗОВА А.И., кандидат биологических наук

Введение

Во флоре Крыма описаны два местных вида рода *Ephedra* – *Ephedra distachya* L. и *Ephedra arborea* Lag. *E. distachya* произрастает вдоль крымского побережья Черного моря, в прибрежной зоне, испытывающей повышенную антропогенную нагрузку. Под действием антропогенного фактора численность данного вида в Крыму неуклонно сокращается.

E. arborea – аборигенный вид Крыма с очень ограниченным ареалом [6]. В Крыму он описан в окрестностях города Судак, поселка Новый Свет и на восточном склоне горы Аю-Даг, в бухте Панаир. Ботаники считают, что *E. arborea* находится под угрозой исчезновения в Крыму, и рекомендуют включить данный вид в Красную Книгу Крыма [1, 2]. В связи с этим актуальным является вопрос о возможности семенного возобновления местных видов рода *Ephedra* в Крыму, что в свою очередь предполагает изучение репродуктивных структур данных видов, процессов опыления, оплодотворения, эмбриогенеза и формирования полноценных семян.

Целью данной работы было: выявить особенности формирования женских репродуктивных структур у *E. arborea* и *E. distachya* в условиях их естественного произрастания.

Объекты и методы исследований

Исследования проводили на женских особях в естественных популяциях *E. arborea* и *E. distachya*. Популяция *E. arborea* находится на восточном склоне горы Аю-Даг, в бухте Панаир и насчитывает 26 растений: 11 женских и 15 мужских особей. Высота растений 30 – 60 см, диаметр куста 40 – 126 см.

Популяция *E. distachya* расположена на южных склонах Партенитской бухты. Женские экземпляры представлены небольшими кустами до 20 см высотой.

Фенологические наблюдения и сбор материала для эмбриологических исследований проводили от закладки мегастробиллов до опыления через каждые 3 суток. Собранные образцы изучали под биноклем, измеряли и фиксировали по Карнуа (6:3:1). Фиксированный материал хранили в 70% этиловом спирте. Постоянные препараты готовили по общепринятой в цитоэмбриологии методике [5]. Для приготовления серий срезов использовали ротационный микротом. Толщина срезов 10 мкм. Препараты окрашивали метилгрюнпиронином по

Унна с подкраской алциановым синим [4, 7]. Время окраски отработывалось для каждой стадии развития и варьировало от 24 до 48 часов. Анализ препаратов проводили на микроскопе Jenaval. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты и обсуждение

Женские репродуктивные органы у обоих видов дифференцируются ранней весной. Они представлены собраниями мегастробилов, расположенными на побегах, длиной 3 - 38мм. В одном узле у *E. arborea*

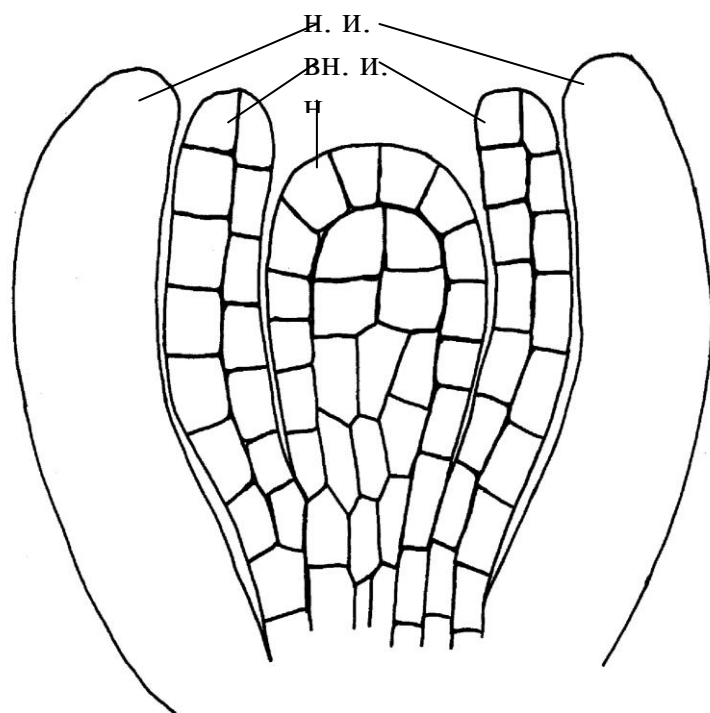


Рис. 1. Начальные этапы формирования семязачатка *E. arborea* (вн.и. – внутренний интегумент, н. – нуцеллус семязачатка, н.и. – наружный интегумент)

наружный интегументы (рис. 1).

Вопрос о происхождении и названии «наружный интегумент» у видов *Ephedra* является дискуссионным. Часто его называют «покровом» или «околоцветником» [15, 10, 3]. Некоторые исследователи считают, что наружный интегумент сформировался в результате срастания двух листьев «околоцветника». Согласно нашим исследованиям, наружный слой интегумента представлен клетками эпидермиса с утолщенными оболочками, с внутренней стороны (обращенной к нуцеллусу семязачатка) под эпидермой расположен хорошо развитый слой гиподермальной склеренхимы, которая также встречается в листьях некоторых голосеменных растений [9]. На ранних стадиях развития семязачатков эти склеренхимные клетки имеют слегка утолщенные оболочки и живое содержимое (ядро, цитоплазму), однако, к моменту опыления их оболочки

может быть от 1 до 5 таких побегов, у *E. distachya* на одном узле, как правило расположены 1-3 побега с собраниями мегастробилов, редко - 5. Собрание мегастробилов у обоих видов состоит из четырех пар стерильных чешуевидных зеленых листьев и двух мегастробилов. Каждый мегастробил содержит один семязачаток, который закладывается в пазухе кроющей чешуи и состоит из нуцеллуса, окруженного наружным и внутренним интегументами. В пазухе чешуи сначала появляется бугорок нуцеллуса, латерально начинают развиваться внутренний и

начинают утолщаться, а содержимое дегенерирует. В это время между клетками формируются хорошо заметные межклетники. В ткань наружного интегумента входят проводящие пучки. Наши наблюдения показали, что у *E. distachya* в наружный интегумент входят три проводящих пучка, однако, один из них поднимается только до середины семязачатка, тогда как два других заканчиваются в верхней части наружного интегумента. В то же время в наружный интегумент *E. arborea* входят только два проводящих пучка и оба поднимаются до его верхней части. В литературе имеются данные, что у *E. gerardiana* в наружный интегумент входят три проводящих пучка [19]. В проводящих пучках ксилема обращена к адаксиальной стороне, а флоэма – к абаксиальной. Проводящие пучки окружены трансфузионной тканью, состоящей из живых паренхимных клеток с неодревесневшими оболочками и тонкостенных, но имеющих одревесневшие оболочки, трахеид с окаймленными порами. Трансфузионная ткань встречается в листьях голосеменных растений, но обнаруживает различное пространственное расположение по отношению к проводящим пучкам [11, 12]. Таким образом, анатомическое строение наружного интегумента имеет много общего с листьями голосеменных растений. Результаты наших исследований подтверждают мнение ряда ученых [10, 3] о том, что наружный интегумент формируется в результате срастания двух листьев. Что касается термина, то мы считаем правомерным использование термина «наружный интегумент», который отвечает сути и функциям данной структуры.

Внутренний интегумент состоит из двух рядов прямоугольных клеток с интенсивно окрашенным ядром с ядрышком и светлой цитоплазмой. Клетки внутреннего интегумента периклинально делятся, и он очень быстро начинает возвышаться над нуцеллусом и наружным интегументом, который состоит из 5-6 рядов прямоугольных клеток. Клетки наружного интегумента тоже делятся периклинально. В процессе развития женского гаметофита оба интегумента быстро растут. К моменту опыления внутренний интегумент формирует микропиллярный канал, который возвышается над чешуями, окружающими семязачаток, на 1,5 мм и заканчивается воронковидным микропиле. В этот период содержимое клеток, формирующих микропиллярный канал, дегенерирует, стенки клеток наружного слоя остаются тонкими, а радиальные и внутренние стенки клеток внутреннего слоя значительно утолщаются.

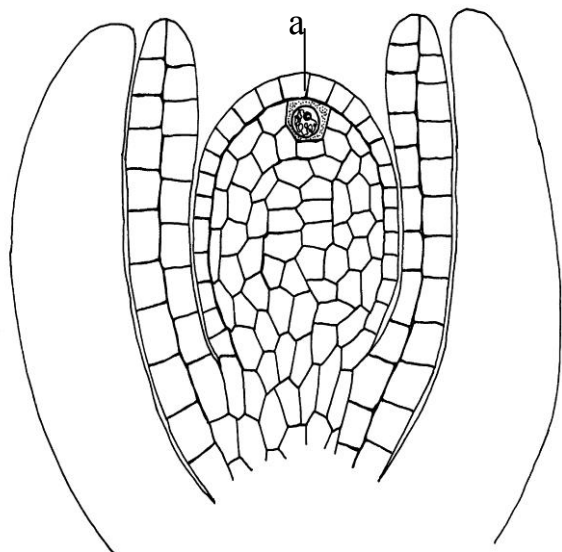


Рис. 2. Дифференция археспориальной клетки *E. arborea* (а – археспориальная клетка)

инициаль делится и дает начало спорогенной и париетальной клеткам. Последняя многократно делится, формируя париетальную ткань, и оттесняя спорогенную клетку вглубь нуцеллуса. Р.Н. Mehra [15] считает, что у *E. intermedia* археспориальная клетка не делится, а дифференцируется в материнскую клетку мегаспор. Хотя у *E. foliata* [14], *E. americana var. andina* [17], *E. gerardiana* [19] наблюдали деление археспориальной клетки и формирование спорогенной ткани. У *E. arborea* и *E. distachya*, как и у некоторых других видов рода *Ephedra* [13] спорогенная ткань не образуется, а спорогенная клетка дифференцируется в материнскую клетку мегаспор. Эта клетка содержит хорошо окрашенное ядро с крупным ядрышком, окруженное плотной цитоплазмой. Перед делением мегаспороцита в халазальной части клетки формируется крупная вакуоль и оттесняет ядро к клеточной стенке (рис.3).

Мегаспороцит мейотически делится, формируя линейную тетраду мегаспор. Три верхние

На ранних стадиях развития нуцеллус у обоих видов развивается благодаря делению субэпидермальных клеток нуцеллуса, тогда как у некоторых видов *Ephedra* нуцеллус формируют периклинально делящиеся эпидермальные клетки [18]. Когда нуцеллус состоит из нескольких десятков клеток, в субэпидермальном слое дифференцируется археспориальная инициаль. Это крупная клетка, с плотной цитоплазмой и большим интенсивно окрашенным ядром (рис. 2). Археспориальная

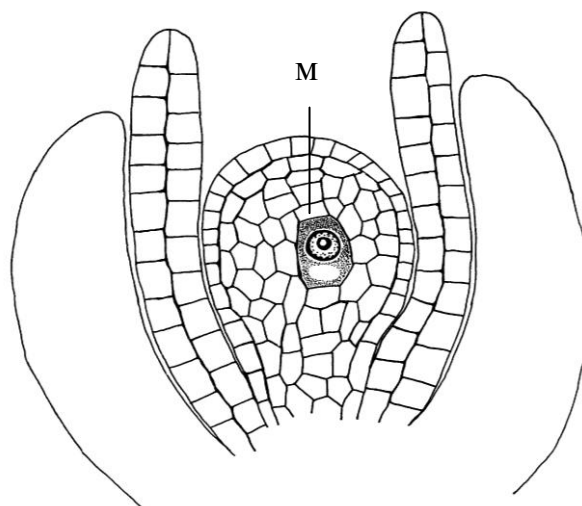


Рис. 3. Клетка мегаспороцита перед делением у *E. arborea* (m – мегаспороцит)

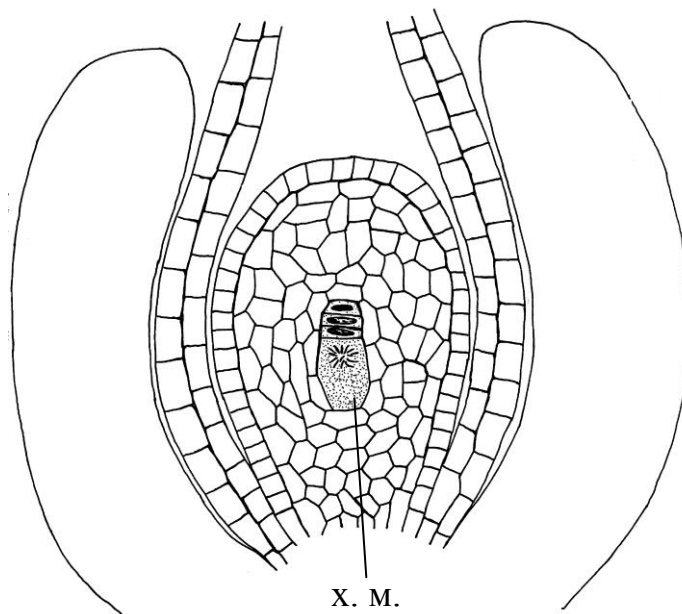


Рис. 4. Тетрада мегаспор у *E. arborea*
(х. м. – халазальная мегаспора)

клетки тетрады очень быстро дезинтегрируют, а халазальная мегаспора увеличивается в размерах (рис. 4) и дает начало свободной ядерному женскому гаметофиту, поскольку деление ядер не сопровождается цитокинезом (рис. 5 А, Б). Ядра женского гаметофита со светлой кариоплазмой и несколькими ядрышками расположены по периферии полости женского гаметофита и окружены плотной цитоплазмой, в центре формируется крупная вакуоль.

Количество кариокинезов при формировании свободной ядерного женского гаметофита различно у разных видов рода *Ephedra*.

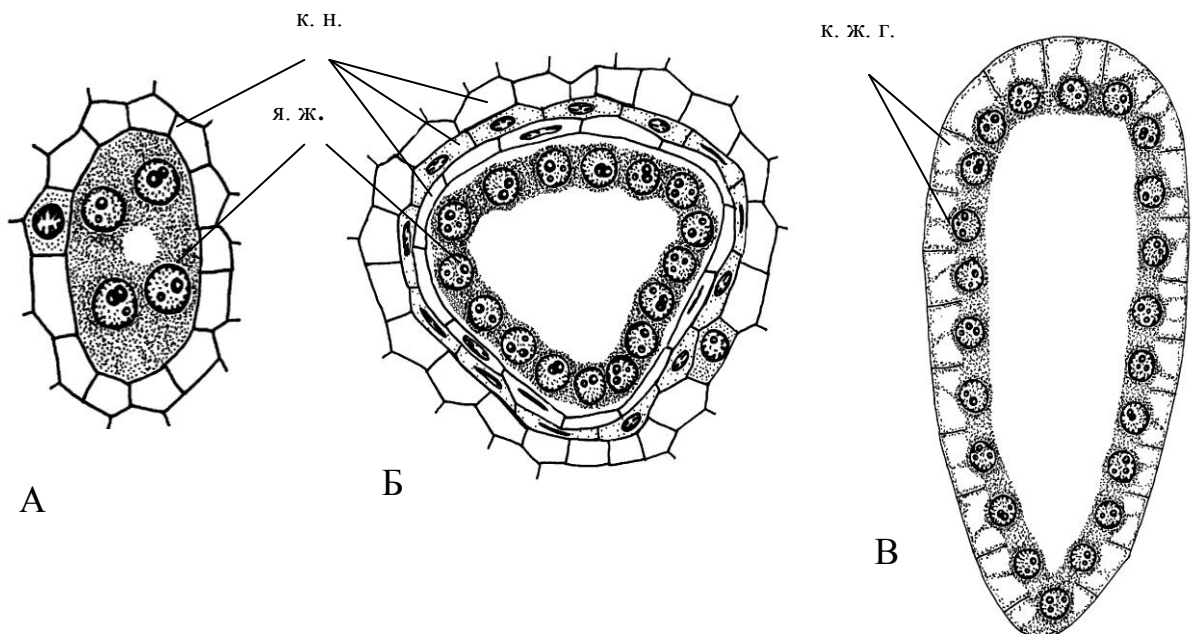


Рис. 5. Развитие женского гаметофита у *E. arborea*: А- четырехядерный женский гаметофит (продольный срез), Б – 16-ти ядерный женский гаметофит (поперечный срез), В – начало формирования клеточного гаметофита (продольный срез) (к.н. – клетки нуцеллуса, к.ж.г. – клетки женского гаметофита, я.ж. – ядра женского гаметофита).

P.N. Mehra [15] в работе, посвященной изучению женского гаметофита *E. intermedia*, отмечал, что до стадии 64 ядерного женского гаметофита деления происходят синхронно, но при дальнейшем развитии синхронность нарушается, а на последней стадии развития свободноядерного гаметофита одно или несколько ядер могут не делиться, что влияет на конечное количество ядер женского гаметофита. У *E. arborea* и *E. distachya* проходит 8 кариокинезов и формируется 256 ядер. После этого между ядрами начинают закладываться поперечные перегородки (рис. 5 В). Ядра, соединенные между собой тяжами цитоплазмы, расположены на внутренней стороне открытых клеток, удлиненных к центру гаметофита альвеол. В это время полость женского гаметофита имеет конусовидную форму, а сам гаметофит окружен мегаспориальной мембраной, которая описана у *E. distachya* на ультраструктурном уровне [16].

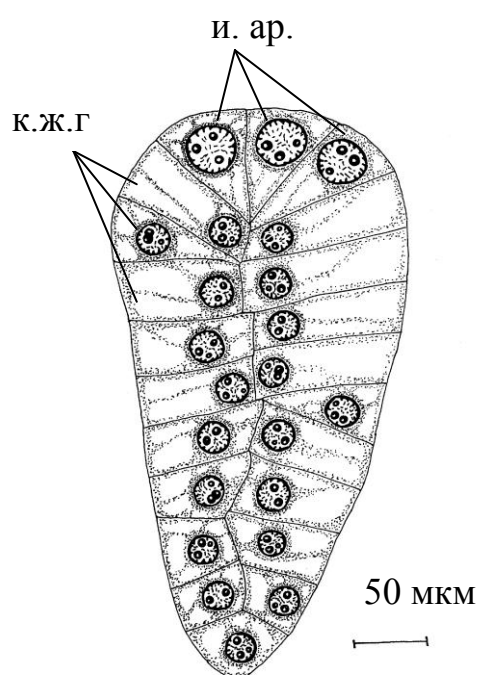


Рис. 6. Клеточный гаметофит *E. arborea* (и. ар. – инициаль архегония, к. ж. г. – клетки женского гаметофита)

Поскольку в халазальном конце полость женского гаметофита намного уже, чем в микропилярном, альвеолы здесь очень быстро встречаются и образуют небольшие клетки. В микропилярной части женского гаметофита альвеолы длинные, со светлой цитоплазмой и интенсивно окрашенным ядром. Некоторые альвеолы не достигают центра, а образуют небольшие треугольные клетки (рис. 6). Как только альвеолы встречаются в центре полости женского гаметофита, они сразу же начинают делиться, при этом закладываются поперечные перегородки.

В микропилярной части женского гаметофита несколько альвеол не делятся, их ядра увеличиваются, цитоплазма вокруг ядер уплотняется – дифференцируются архегониальные инициали (рис. 6). У *E. arborea* их, как правило, три, а у *E. distachya* – 2 - 4. Каждая архегониальная инициаль делится периклинально и дает начало центральной клетке архегония и инициали шейки архегония (рис. 7), которая впоследствии многократно делится и образует многоклеточную шейку архегония.

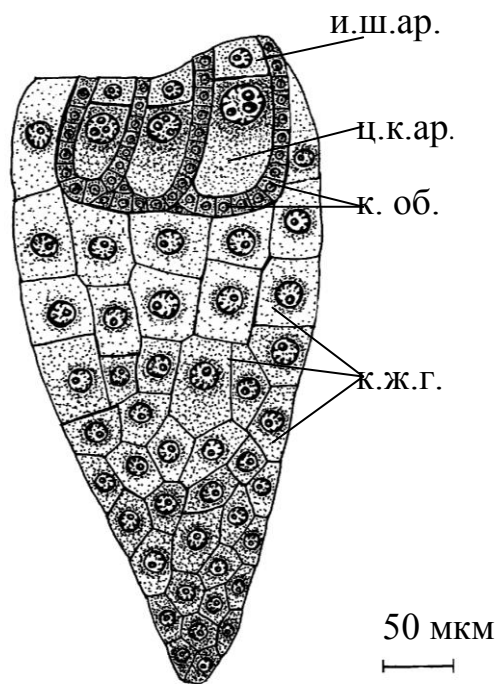


Рис. 7. Формирование архегониев у *E. arborea* (и. ш. ар. – инициаль шейки архегония, к. об. – клетки обкладки, к.ж.г. – клетки женского гаметофита, ц. к. ар. – центральная клетка архегония)

Центральная клетка быстро увеличивается в размерах, в цитоплазме видны крупные вакуоли, ядро большое с одним или несколькими ядрышками, кариоплазма светлая. Вокруг каждого архегония дифференцируются два ряда клеток обкладки. Это небольшие клетки с очень плотной цитоплазмой и ядром с несколькими ядрышками (рис. 7). На ранней стадии развития клетки обкладки одноядерные, позже они становятся двуядерными и многоядерными. Женский гаметофит быстро растет за счет активных митозов в его халазальной части и продвигается вглубь семязачатка, почти достигая гипостазы. Как и у большинства видов рода *Ephedra* [18], у *E. arborea* и *E. distachya* гипостаза хорошо развита. На поздних стадиях развития она имеет подковообразную форму и состоит

из нескольких рядов клеток, содержимое которых полностью лизировало. Основная функция гипостазы у видов рода *Ephedra*, очевидно, трофическая. Поскольку у большинства голосеменных растений гипостаза не формируется, то ее функции очень мало обсуждаются в литературе по эмбриологии голосеменных, значительно лучше эти вопросы освещены в работах по эмбриологии покрытосеменных растений [8]. Считается, что гипостаза – многофункциональная структура: секретирует ферменты и регуляторы роста, поддерживает водный обмен, выполняет механические, защитные и гаусториальные функции, но основная ее функция трофическая. Специализированные клетки гипостазы осуществляют транспорт метаболитов к спорогенным и гаметофитным структурам.

Во время развития архегония и интенсивного роста женского гаметофита клетки нуцеллуса, расположенные над архегониями, начинают дезинтегрировать и лизируют. Этот процесс начинается с верхушки нуцеллуса и заканчивается у женского гаметофита – образуется глубокая пыльцевая камера конусовидной формы, нижний край которой достигает архегониев. Ко времени опыления женский гаметофит хорошо развит, дифференцирован на три зоны: верхнюю фертильную, состоящую из больших клеток со светлой цитоплазмой, среднюю запасующую и нижнюю гаусториальную. Архегонии содержат многоклеточную шейку,

состоящую из небольших клеток, и крупную центральную клетку. Пыльцевая камера достигает архегониев. Микропилярная трубка возвышается над наружным интегументом.

Процессы развития женских репродуктивных структур *E. arborea* и *E. distachya* в условиях Крыма проходят без существенных отклонений вне зависимости от гидротермических условий в этот период и места произрастания. К моменту опыления количество нормально развитых семязачатков у обоих видов составляет 95-100%.

Выводы

1. В условиях Крыма нарушения в процессе формирования женских репродуктивных структур у видов *E. arborea* и *E. distachya* не являются лимитирующим фактором при формировании полноценных семян, поскольку к моменту опыления 95-100% семязачатков нормально развиты и готовы к приему пыльцы.

2. Существенных отличий при формировании репродуктивных структур *E. arborea* и *E. distachya* не выявлено. Собрание мегастробиллов у обоих видов состоит из четырех пар стерильных листьев и двух мегастробиллов. Каждый мегастробилл содержит один атропный, крассинуцелятный двупокровный семязачаток.

3. Археспориальная клетка у обоих видов дифференцируется в субэпидермальном слое нуцеллуса и дает начало париетальной и спорогенной клеткам. Последняя, не формируя спорогенную ткань, дифференцируется в мегаспороцит, который делится и формирует линейную тетраду мегаспор.

4. Женский гаметофит формирует халазальная мегаспора. В своем развитии он проходит свободноядерную, альвеолярную и клеточную стадии. Формирование альвеол начинается после 8 синхронных кариокинезов и образования 256 ядер женского гаметофита.

5. В микропилярной зоне клеточного гаметофита у *E. arborea* развивается три архегония, у *E. distachya* – от 2 до 4 архегониев. Халазальная зона гаметофита у обоих видов почти достигает гипостазы.

6. Ко времени опыления женский гаметофит хорошо развит, архегонии содержат шейку и крупную центральную клетку, над архегониями сформирована пыльцевая камера и микропилярная трубка возвышается над наружным интегументом.

Список литературы

1. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма (второе издание) / Никит. ботан. сад. – Ялта, 1996.– 125 с.
2. Голубев В.Н., Ена Ан.В., Сазонов А.В. Список видов биоты, рекомендуемых для включения в Красную Книгу Крыма. Высшие сосудистые растения // Вопросы развития Крыма. Научно-практический дискуссионно-аналитический сборник. – 1999. – Вып. 13. – С. 35-47.

3. Жизнь растений: В 6 т. / М., 1978. – Т. 4: Папоротники и голосеменные растения. – 447 с.
4. Методические рекомендации по рациональному использованию крымского генофонда *Juniperus foetidissima* Willd / сост. Л.У. Склонная, И.А. Ругузов, В.П. Костина. Никит. ботан. сад – Ялта, 1992. – 41 с.
5. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений – М.: Колос, 1980. – 304 с.
6. Флора Европейской части СССР: В 9 т. / Л., 1974. – Т.1. – С.195–204.
7. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Труды Никит. ботан. сада – 1992. – Т.113. – С. 52–64.
8. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: В 3 т. / Бот. ин-т им. В.Л. Комарова РАН. - СПб., 1994. – Т. 1: Генеративные органы цветка. – 508 с.
9. Эсау К. Анатомия растений / пер. с англ. А.Е. Васильева, М.Ф. Данилова, Н.В. Первухина, Н.С. Снигиревская / под ред. проф. Л.В. Кудряшова – М., 1969. – 564 с.
10. Eames A.J. Relationships of the Ephedrales // *Phytomorphology*. – 1952. - N 2. – P. 79–100.
11. Gathy P. Les fleuilles de Larix. Etude anatomique // *Cellule*. – 1954. – Vol. 56. – P. 331–353.
12. Lederer B. Vergleichende Untersuchungen uber das Transfusionsgewebe einiger rezenter Gymnospermen // *Bot. Studien Heft*. – 1955. – N 4. – P. 1–42.
13. Lehmann-Baelts M. Etude sur les Gnetales – XII. Ovule, gametophyte, femelle et embryogenese chez *Ephedra distachya* L. // *Cellule*. – 1967. – Vol. 67. – P.53–87.
14. Maheshwari P. Contributions to the morphology of *Ephedra foliata* Boiss. I The development of the male and female gametophytes // *Proc. Indian Acad. Sci.* – 1935. – Vol. 1. – P. 586–606.
15. Mehra P.N. Occurrence of hermaphrodite flowers and the development of female gametophyte in *Ephedra intermedia* Shrenk et May. // *Ann. Bot. (London) N.S.* – 1950. – Vol.14. – P. 165–180.
16. Moussel B., Moussel C. Evolution rythmique de l'appariel de golgi et du plasmalemme en liason avec la croissance de la paroi enveloppant le prothalle femelle cenocytique de *Ephedra distachya* L. // *Caryologia*. – 1973. – Vol. 25 (suppl.) – P. 97–108.
17. Pankov H. Histogenetische Studien an den Blüten einiger Phanerogamen // *Bot. Studien*. – 1962. – Vol. 13. – P. 1–106.
18. Singh H. Embryology of Gymnosperme. *Encyclopedia of Plant Anatomy X (2)* – Berlin, Stuttgart, 1978. – 304 p.
19. Singh H., Maheshwari K. A contribution to the embryology of *Ephedra gerardiana* Wall // *Phytomorphology*. – 1962. – Vol. 12, N 3. – P. 361–372.

Formation of female reproductive sphere in *Ephedra arborea* Lag. and *Ephedra distachya* L. (Ephedraceae) in the Crimea

Ruguzova A.I.

The description of female gametophyte formation in *E. arborea* has been given in this article. Some specific features of female gametophyte formation in Ephedraceae have been discussed.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Автономной Республики Крым

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ *CARDAMINE GRAECA* L. (сем. BRASSICACEAE) В КРЫМУ Т.Н. КУЗЬМИНА

Введение

Репродуктивная стратегия вида, закономерности развития генеративных структур, а также показатели плодоношения позволяют охарактеризовать потенциальные и реальные возможности вида к естественному возобновлению. Поэтому для оценки жизнеспособности вида необходимо всестороннее изучение системы репродукции, что особенно важно для однолетних редких и исчезающих видов, поскольку семенное размножение является для них единственным способом возобновления. В то же время показатели семенного возобновления свидетельствуют о результативности всех репродуктивных процессов, предшествующих семенному размножению [9].

Во флоре Крыма одним из таких видов является *Cardamine graeca* L., или сердечник греческий, представитель сем. Brassicaceae. Вид с восточно-средиземноморским ареалом, в европейской части бывшего Советского Союза встречается только на Южном берегу Крыма (от Байдарских ворот до пгт Оползневое). На территории от пгт Форос до пгт Оползневое ранее было выделено 4 популяции с различной численностью и общей площадью около 33 га [6, 7]. Растение произрастает, как правило, на затененных скалах в сообществах *Quercus puberces*, *Carpinus orientalis* и, согласно классификации В.Г. Ена [4], приурочено к Сарыч-Кекенеизскому крутосклонному оползне-террасовому, лесному ландшафту. В Красной книге Украины [19] *C. graeca* числится исчезающим видом (I категория). Поскольку в литературных источниках приводится лишь ботаническое описание вида [2, 3, 14], то изучение особенностей семенного размножения данного исчезающего вида является необходимым шагом для определения потенциала его возобновления в естественных условиях.

Целью данного исследования было выявление закономерностей динамики цветения и плодоношения *C. graeca* в природе в связи с определением особенностей его естественного возобновления.

Объекты и методы исследований

Наблюдения проводили на ценопопуляции *C. graeca* в районе пгт Санаторное (Мелас) в 2005-2007 гг. Изучение динамики цветения, образования генеративных побегов осуществляли на 15-20 контрольных особях с использованием метода «паспортизации», предложенного В.В. Стариковой [15]. Антэкологические исследования и описание морфологии репродуктивных структур проводили с учетом «Методических рекомендаций к изучению антэкологических особенностей цветковых растений» [11, 12] и использованием морфологической терминологии по Ал.А. Федорову, З.Т. Артюшенко [16, 17]. Семенную продуктивность и основные показатели плодоношения изучали согласно методике Е.А.

Ходачек [18]. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica 6.0.

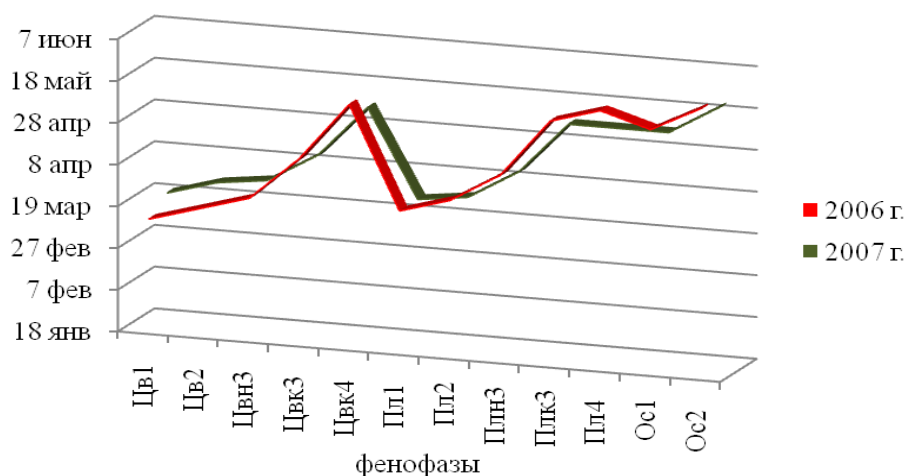
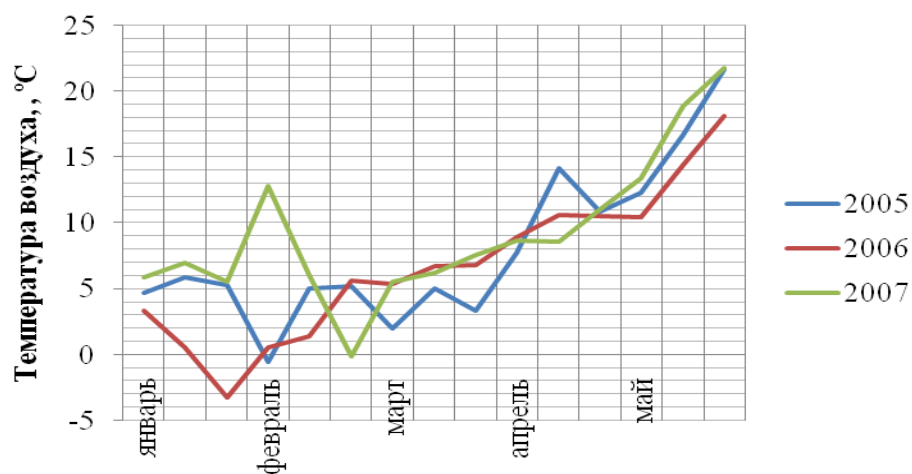
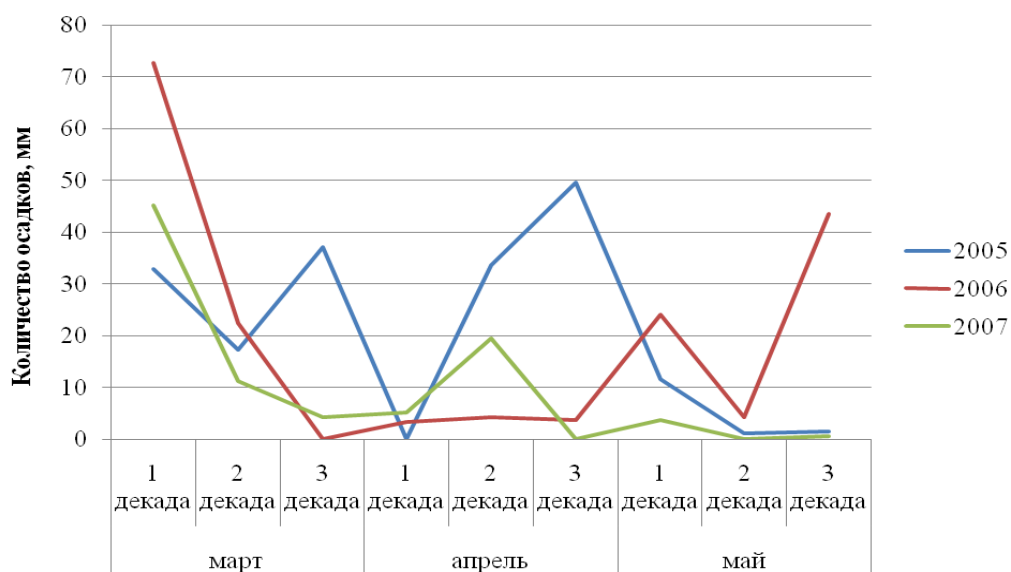
Результаты и обсуждение

Cardamine graeca – озимый эфемер, имеющий полурозеточную форму, репродуктивная структура которого представлена системой главного и пазушных соцветий, имеющих вид обоеполой кисти. Растения данного вида образуют гермафродитные популяции (рис. 1).



Рис. 1. Общий вид *Cardamine graeca* L. во время цветения (а) и плодоношения (б)

Исследование сезонных ритмов развития репродуктивных структур *C. graeca* показало, что закладка бутонов начинается на главном соцветии в первой декаде марта, когда среднесуточная температура воздуха стабилизируется в диапазоне $+5-7^{\circ}\text{C}$. К концу марта - началу апреля число бутонов на одном растении становится максимальным. В дальнейшем наблюдается снижение образования бутонов, однако их закладка происходит вплоть до второй декады мая, когда, в целом, растение находится уже на стадии созревания плодов. Стадия массовой бутонизации совпадает с началом цветения. Массовое цветение *C. graeca* происходит в первых числах апреля и ко второй декаде месяца завершается, в этот период температура воздуха составляет $+7-10^{\circ}\text{C}$ (рис. 2).

Рис. 2. Динамика развития репродуктивной сферы *C. graeca*Рис. 3. Среднедекадные температуры воздуха в период формирования и развития репродуктивной сферы *C. graeca* в 2005-2007 годах (данные метеостанции НБС)Рис. 4. Количество осадков в период цветения и плодоношения *C. graeca* в 2005-2007 годах (данные метеостанции НБС)

Цветок *C. graeca* полный, обоеполюй с пентациклическим расположением элементов (рис. 5). Все части цветка свободные, несросшиеся. Чашечка и венчик четырехчленные. Чашелистики несколько короче лепестков (3-4 мм), зеленые, двух типов: шлемовидные и продолговатые. Белые лепестки венчика обратно-яйцевидной или обратно-овальной формы с желобчатым ноготком, который в раскрытом цветке ярко-желтого цвета с четко выраженной зеленой жилкой. При увядании цветка ноготок бледнеет. Длина лепестка 4-6 мм. Андроцей



четырёхсильный. Тычинки формируют два круга: во внешнем круге – 2 латеральные тычинки, которые находятся напротив чашелистиков продолговатой формы, во внутреннем – 4 медиальные тычинки, расположенные супротивно шлемовидным чашелистикам. На стадии рыхлого бутона тычинки по высоте равны завязи, пыльники соприкасаются с рыльцем. По мере вскрытия пыльников медиальные тычинки разворачиваются друг к другу дорсальной стороной, располагаясь при этом перпендикулярно завязи.

Рис. 5. Цветок *Cardamine graeca*

Характерно, что латеральные тычинки в ходе цветения не изменяют своего положения. В открытом цветке медиальные тычинки высотой около 4-5 мм, латеральные - 2-3 мм, пыльники у всех тычинок равные как по длине (0,5 мм), так и по форме. Пыльники вскрываются щелями в базипетальном направлении одновременно на всех тычинках. Гинецей у *C. graeca* типичный для крестоцветных, образован двумя сросшимися плодолистиками, на границе срастания которых сформирована ложная перегородка, или рамка. Завязь зеленого цвета, уплощенная, заостренная по краям, в высоту достигает около 4 мм. Рыльце завязи верхушечное, приплюснутое, с папиллами. В основании тычинок расположены 6 нектарных железок двух типов: между медиальными тычинками железки более крупные треугольной формы, между латеральными и медиальными тычинками находятся железки, имеющие форму сосочков.

Наблюдения за суточной ритмикой цветения *C. graeca* показали, что бутон начинает распускаться во второй половине дня накануне цветения. К 7 часам утра следующего дня венчик цветка раскрывается. В этот период интродузно вскрывающиеся пыльники медиальных тычинок соприкасаются с рыльцем, что способствует автогамии. К полудню венчик полностью раскрывается, а тычинки несколько удлиняются и поворачиваются друг к другу дорсальной стороной, таким образом, что открытые пыльники обращены наружу. Положение тычинок в этот период свидетельствует о возможности опыления как гейтоногенной, так и ксеногенной пылью. В таком состоянии цветок находится до второй половины следующего дня,

после чего лепестки сближаются и увядают. Завязь к этому моменту, как правило, заметно выше тычинок. К вечеру третьего дня от начала цветения околоцветник полностью опадает. Несколько дольше сохраняются тычинки, но их пыльники потемневшие и сморщенные. Таким образом, расположение взаимодействующих репродуктивных элементов в первые часы цветения и синхронность их активизации свидетельствует о свойственной виду контактофилии, благодаря которой осуществляется автогения. Характерно, что в 85,7% изолированных бутонов *C. graeca* наблюдалось образование плодов с выполненными семенами, что также подтверждает способность растения к самоопылению. В то же время, синхронное функционирование генеративных элементов цветка и особенности их расположения означают возможность одновременного опыления как своеродной, так и чужеродной пыльцой, а, следовательно, тип опыления, свойственный данному виду можно определить как идиооксеногению, о предрасположенности к чему свидетельствует и половая структура популяции.

Формирование плодов у *C. graeca* начинается еще в период цветения. Количество формирующихся на растении плодов увеличивается до второй декады мая, в этот же период происходит созревание плодов. К концу мая репродуктивный и жизненный цикл *C. graeca* завершается. Среднедекадная температура воздуха в этот период составляет около +18°C. Процесс созревания плода и семян в среднем протекает в течение месяца.

Созревание плодов *C. graeca* в соцветии происходит в акропетальном порядке. Установлено, что зрелости достигает и содержит выполненные семена только около 20% плодов от общего количества репродуктивных структур, формирующихся на одном растении, что составляет около 30% от числа образующихся на растении цветков (рис. 6). Характерно, что более 50% формирующихся плодов приходится на терминальное соцветие. Учитывая сезонную динамику развития репродуктивных структур данного вида, можно сказать, что вызревают, как правило, плоды, завязавшиеся до середины апреля, однако образование новых плодов происходит до конца мая. Невызревание значительной части плодов, вероятно, обусловлено ограниченным количеством ресурсов материнской особи [8]. В связи с этим можно предположить, что наиболее важным периодом в ходе репродукции *C. graeca*, определяющим успешность семенного размножения, является конец марта - первая половина апреля, поскольку именно в этот период происходит формирование большей части плодов, в последующем достигающих зрелости.

Основные показатели семенной продуктивности плодов *C. graeca* приведены в таблице 1. Показатели коэффициента вариации семенной продуктивности *C. graeca* характеризуют потенциальную семенную продуктивность (ПСП) и условно-реальную семенную продуктивность (УРСП) плода как признаки, обладающие средней изменчивостью, в то время как реальная семенная продуктивность (РСП) обладает сильной

изменчивостью. Поскольку, показатели семенной продуктивности зависят от большого числа факторов, в том числе погодных и экологических условий, то можно предположить, что отмечаемое в период репродукции *C. graeca* в 2007 году незначительное количество осадков и повышение температуры по сравнению с предыдущими годами, вероятно, отразилось на показателях семенной продуктивности, вызвав их снижение. В то же время в условиях подобного сочетания метеорологических факторов показатели реальной семенной продуктивности оказались выше по отношению аналогичными данными предыдущих лет (рис. 3, 4, табл. 1).

Важным показателем успешности семенного размножения является соотношение РСП к ПСП, выраженное в процентах, определяется как коэффициент семенной продуктивности (Кпр) [13]. В 2007 году Кпр плода *C. graeca* составил 84%, что свидетельствует об отсутствии серьезных аномалий в развитии генеративных структур и успешном опылении и оплодотворении (табл. 2). Однако, учитывая, что в данный период на одном растении было сформировано полноценных плодов с выполненными семенами 19,51% от общего числа закладывающихся репродуктивных структур, то в пересчете на особь Кпр составил 16,39%. Низкое значение коэффициента семенной продуктивности у *C. graeca* в 2007 году, вероятно, обусловлено как генетическими и физиологическими причинами, определяющими жизненный цикл и особенности распределения ресурсов, так и погодными условиями в период репродукции.

Зрелый плод *C. graeca* представляет собой плоский, заостренный по краям, узкокрылатый стручок зеленого цвета, длиной около 4 см и шириной 0,4-0,5 см. При диссеминации стручок вскрывается от основания спирально закручивающимися створками, отходящими от рамки. Семена при этом разбрасываются на расстояние до 1 м, а часть их падает непосредственно рядом с самим растением. Такой способ диссеминации, согласно классификации Р.Е. Левиной [10], характеризуется как автомеханохория. Семена на стадии диссеминации светло-зеленые или светло-коричневые длиной $0,40 \pm 0,003$ см и шириной $0,21 \pm 0,01$ см. Вес 1000 семян составляет в среднем 5 г. В течение суток после начала диссеминации семенная оболочка приобретает светло-коричневую окраску.

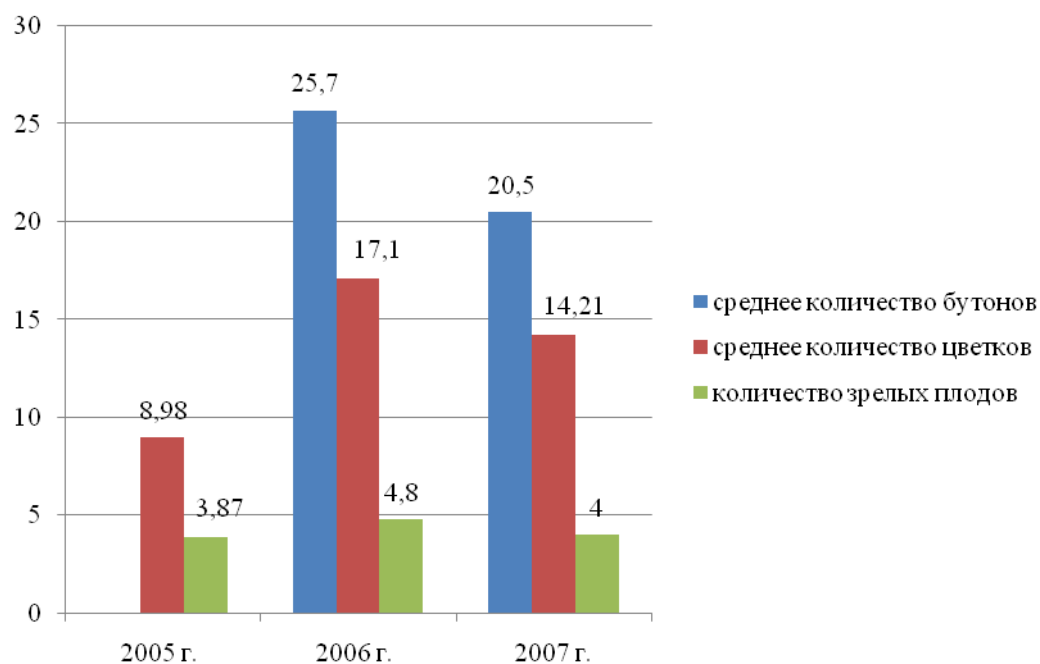


Рис. 6. Соотношение репродуктивных структур на особи *C. graeca* в 2005¹-2007 годах

Таблица 1.

Семенная продуктивность плодов *C. graeca* в 2005-2007 гг.

Год	Показатель семенной продуктивности	Среднее арифметическое, $M \pm m$	Размах варьирования количества семян в плоде, шт		Среднее квадратичное отклонение, σ	Коэффициент вариации, V (%)
			min	max		
2005	УРСП	7,10±0,10	3	10	1,46	21
	РСП	4,36±0,20	0	10	2,93	67
2006	УРСП	7,37±0,21	2	10	1,43	19
	РСП	5,42±0,35	0	9	2,35	32
2007	ПСП	7,18±0,17	4	9	1,42	20
	УРСП	6,93±0,16	4	9	1,29	19
	РСП	6,03±0,22	1	9	1,80	30

Известно, что репродуктивные структуры различных видов растений по-разному реагируют на изменение плотности популяции [1, 5]. Было установлено, что за осенне-зимний период 2005-2006 гг. на отдельных участках выжило около 13% всходов *C. graeca*, в целом плотность популяции снизилась на 21,64% по сравнению с количеством всходов. Столь низкий процент выживших особей можно объяснить жесткими погодными условиями осенне-зимнего сезона 2005-2006 года, когда образуются всходы. Большое количество осадков привело к обвалам грунта на отдельных участках, занимаемых изучаемой ценопопуляцией,

¹ В 2005 году подсчет количества бутонов не проводился.

что является одной из причин гибели части проростков и сокращения плотности популяции. Полученные результаты позволяют предположить, что наблюдаемое увеличение количества соцветий на особь, и связанное с этим повышение показателей продуктивности отдельных растений, является реакцией особей вида на уменьшение плотности популяции.

Таблица 2.

Основные показатели семенного возобновления
C. graeca в 2005-2007 гг.

Год	Плотность популяции, кол-во особей/м ²	Количество всходов/м ²	Среднее количество соцветий на одном растении	Плодообразование особи, %
2005 г.	21,60±4,73	52,36±1,17	1,74±1,09	43,10
2006 г.	11,33±0,37	50,40±4,88	3,05±1,00	27,59
2007 г.	31,64±0,82	62,86±4,22	1,92±1,19	28,15

Таким образом, количество репродуктивных структур на особях *C. graeca* обладает определенной изменчивостью и неравнозначно по годам. Погодные условия в период бутонизации, цветения и плодоношения во многом определяют их количество и влияют на значения семенной продуктивности. В то же время, учитывая, что для вида свойственна автогения, прямой зависимости метеорологических условий и плодообразования не отмечается. В течение всего процесса репродукции происходит образование плодов, что свидетельствует об успешном опылении и оплодотворении ($K_{пр}=84\%$). При этом на одном растении только около 20% репродуктивных структур дает полноценные плоды с выполненными семенами, что вероятно, обусловлено генетическими и физиологическими причинами. Колебания плотности ценопопуляции и числа репродуктивных структур позволяет предположить определенную ее пластичность в процессе семенного возобновления при общей тенденции к устойчивости признаков в результате автогамии.

Выводы

1. В процессе цветения и плодоношения *C. graeca*, которые протекают в весенний период, наблюдается наложение и синхронизация фаз развития репродуктивных структур.

2. Опыление в пределах цветка происходит благодаря контактофилии, однако особенности расположения репродуктивных элементов цветка не исключают возможности опыления гейтоногенной и ксеногенной пылью. Таким образом, тип опыления вида может быть определен как идиооксеногения.

3. Основная часть плодов, достигающих зрелости и дающих выполненные семена, завязывается в конце марта – первой декаде апреля,

что позволяет характеризовать данный период как определяющий успешность семенного размножения.

4. Семенная продуктивность особи определяется в основном возможностями репродукции терминального соцветия.

5. Количество репродуктивных структур, формирующихся на особи, зависит от температурного режима в первой декаде марта, когда происходит начало бутонизации.

6. Вариабельность плотности популяции *C. graeca* сказывается на интенсивности закладки и развитии соцветий и влияет на показатель семенной продуктивности отдельных особей.

Список литературы

1. Агаев М.Г. Популяционно-онтогенетическая двойственность однолетних растений // Докл. АН СССР. – 1980 – Т. 250, № 6. – С. 1508–1512.

2. Буш Н.А. Род 571. Сердечник - *Cardamine* L. - В кн.: Флора СССР. – М.; Л, 1939 – Т. 8. – С.153–170.

3. Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: ГНБС, 1984. – 218 с.

4. Ена В.Г., Ена Ал.В., Ена Ан.В. Заповедные ландшафты Тавриды – Симферополь: Бизнес-Информ, 2004. – 424 с.

5. Злобин Ю.А. Популяционное и ценоотическое регулирование репродукции цветковых растений // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений / под ред. Терехина Э.С. – СПб, 1993. – Вып. 8. – С. 8–15.

6. Косых В.М., Голубев В.Н. Современное состояние популяций редких, исчезающих и эндемичных растений горного Крыма. – Ялта: ГНБС, 1983. – 118 с.

7. Косых В.М. Итоги изучения популяционно-количественного состава редких и исчезающих растений горного Крыма // Эколого-биологическая и фитоценоотическая структура. Сборник научных трудов. – Ялта, 1986. – Т. 98. — С. 77–89.

8. Кузьмина Т.Н., Шевченко С.В. Особенности естественного возобновления *Cardamine graeca* L. (Brassicaceae) в Крыму // Вісник Київського національного університету ім. Тараса Шевченка «Інтродукція та збереження рослинного різноманіття». – 2007. – Вип. 12–14. – С. 137–143.

8. Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. – 1981. – 96 с.

9. Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. – Л.: Наука, 1987. – 160 с.

10. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры / Сост. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. – Ялта: ГНБС, 1986а. – 43 с.

11. Методические рекомендации к изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры / Сост. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. – Ялта: ГНБС, 1986б. – 37 с.
12. Сацыперова И.Ф. Основные аспекты и методы изучения репродуктивной биологии травянистых растений при их интродукции // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. – СПб, 1993. – С. 25–35.
13. Спасская Н.А. Конспект системы рода *Cardamine* L. для Европейской части Советского Союза // Вестн. Ленингр. ун-та. – 1978. – № 15. – С. 59–67.
14. Старикова В.В. Методика изучения семенной продуктивности растений на примере эспарцета *Onobrychis arenaria* // Ботан. журн. – 1963. Т.48, № 5. – С. 696–699.
15. Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. – Л.: Наука, 1975. – 352 с.
16. Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. – Л.: Наука, 1979. – 296 с.
17. Ходачек Е. А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Ботан. журн. – 1970. – Т. 55, №7. – С. 955–1010.
18. Червона книга України. Рослинний світ / Ред.кол.: Ю.Р.Шеляг-Сосонко (відп.ред.) та ін. – К.: Українська енциклопедія, 1996. – 608 с.

Some aspects of flowering and fruiting of *Cardamine graeca* L. (fam. Brassicaceae) in the Crimea

Kuzmina T.N.

The seasonal and day dynamic's peculiarities of reproductive structures forming in *Cardamine graeca* L. endangered species of the Crimean flora have been described. Pollination type of this species has been determined. The critical period of reproductive structures development is exposed. The dependence between inflorescences forming and population density has been studied.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Автономной республики Крым

ОЦЕНКА СОРТОВ И ФОРМ ПЕРСИКА ПО СТЕПЕНИ АКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА: МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Ю.В. ИВАЩЕНКО, кандидат биологических наук

Введение

При выборе решающего направления в отборе плодовых культур по признакам урожайности и продуктивности немаловажное значение имеет учет их фотосинтетического потенциала, базирующегося на ряде функциональных особенностей листового аппарата. Большинство исследований в выявлении потенциала урожайности важнейших сельскохозяйственных культур основываются на изучении регуляторных механизмов листового аппарата [10,19] с применением единичных информационных показателей, таких как хлорофилльный индекс [3,18] или комплекса морфо-физиологических показателей [4,19]. Более углубленные характеристики листового аппарата, как органа фотосинтеза и светоассимилирующего центра получены на основе изучения функций и структуры хлоропластов или нативных тиллакоидов [9,17, 24]. В качестве критерия эффективности функционирования растений или фотосинтетических структур использовали интенсивность фотосинтеза и аттрагирующую способность органов [2,7], скорость электронного транспорта и ассимиляцию CO_2 [1,4,11], что в конечном итоге предусматривает диагностику и отбор перспективных высокопродуктивных генотипов. Среди рекомендуемых объектов и сортимента оцениваемых растений преобладают продовольственные однолетние культуры – пшеница, подсолнечник, ячмень [1,7,16,]. Данные по фотосинтетической активности тканей плодовых культур эпизодические и основываются на измерении особенностей строения тиллакоидов хлоропласта [5]. В последнее десятилетие постепенно расширялись представления об эффективности функционирования фотосинтетических комплексов [9,10], благодаря детальным исследованиям особенностей структуры акцепторной стороны фотосистемы II и всей фотосинтетической цепи.

Более современный подход в решении вопроса о методике оценки продуктивности растений на основе эффективности функционирования комплекса двух фотосистем фотосинтетического аппарата, по разнице величины спектра флуоресценции листьев, предложен для плодовых культур [6]. Использование в качестве теста фотосинтетической активности соотношения долей фотосистемы II и фотосистемы I более информативно по сравнению с различными индексами и коэффициентами работы листа или хлорофиллоносного аппарата на биомассу [13]. Большинство приведенных современных методик оценки фотоактивности пигментного аппарата растений предполагает использование флуоресценции и ее параметров [14]. Немаловажное значение при этом играет тот факт, что фотоактивность хлорофиллоносных тканей в

значительной степени определяет продуктивность работы ассимиляционного аппарата на урожай, свойство, которое еще недостаточно изучено на персике, одной из наиболее распространенных плодовых культур на юге Украины.

В связи с этим цель работы заключалась в выявлении методических аспектов оценки фотосинтетической активности различных сортов персика на основе флуоресцентного анализа его листового аппарата.

Объекты и методы исследований

Для исследования использованы многолетние растения персика сортов различного эколого-географического происхождения, произрастающие на коллекционном участке Никитского ботанического сада – Национального научного центра (НБС-ННЦ, г. Ялта) в одинаковых климатических и почвенных условиях. Образцы листьев (не менее 8-10 штук с трех коллекционных деревьев) отбирали в несколько этапов: начало формирования плодов (1-2-я декады июня); период наиболее интенсивных метаболических процессов и созревания плодов (1-3-я декады июля); время созревания плодов у основной массы сортов персика и действия повышенной температуры (1-2-я декады августа), прекращение ростовых процессов и усугубление воздушной засухи (1-я декада сентября). Листья срывали в полуденное время (11⁰⁰-13⁰⁰), в период максимальной интенсивности ассимиляционных процессов. После предварительного выдерживания листьев в темноте в течение 20-30 минут в лабораторных условиях производили регистрацию флуоресценции в красной области спектра.

На основании данных портативного прибора «ИФХ-1», разработки центра микроэлектроники, института кибернетики НАНУ (г. Киев), регистрировалась 31 точка, по которым осуществляли построение фотоиндукционной кривой. Фотоиндукционная кривая флуоресценции ФИК нативных листьев обладает несколькими важными свойствами, характеризующими эффективность этапов усвоения поглощенной листьями световой энергии и дальнейшей ее передачи на синтез первичных химических веществ (рис.1). Следует отметить, что кинетика ФИК проявляет немонотонный характер, поэтому полученные ранее закономерности ее изменения и параметры этих изменений связаны с конкретными процессами первичного фотосинтеза, которые указаны в ряде работ по флуориметрии [8,14,20,22].

Один из легко регистрируемых показателей ФИК F_m , косвенно характеризующей величину емкости светопоглощающих структур, способных улавливать и поставлять энергию на реакционные центры фотосинтетических систем листа. Применяется также для объективности интерпретации этих процессов показатель $(F_m - F_o)/F_m$. Поскольку в нативных клетках листьев не весь флуоресцирующий хлорофилл участвует в фотохимических преобразованиях, процентное отношение фонового уровня его свечения F_o к максимальному уровню F_m является более

существенным и функционально важным показателем, чем взятый отдельно показатель F_m . Из более детальных характеристик ФИК различают показатель $(F_{pl}-F_o)/\Delta F$, связанный с эффективностью прохождения первичных процессов фотосинтеза. Он описан в ряде работ по флуориметрии хлорофилла [9,12], как показатель функционирования цепи восстановления первичного акцептора электронов.

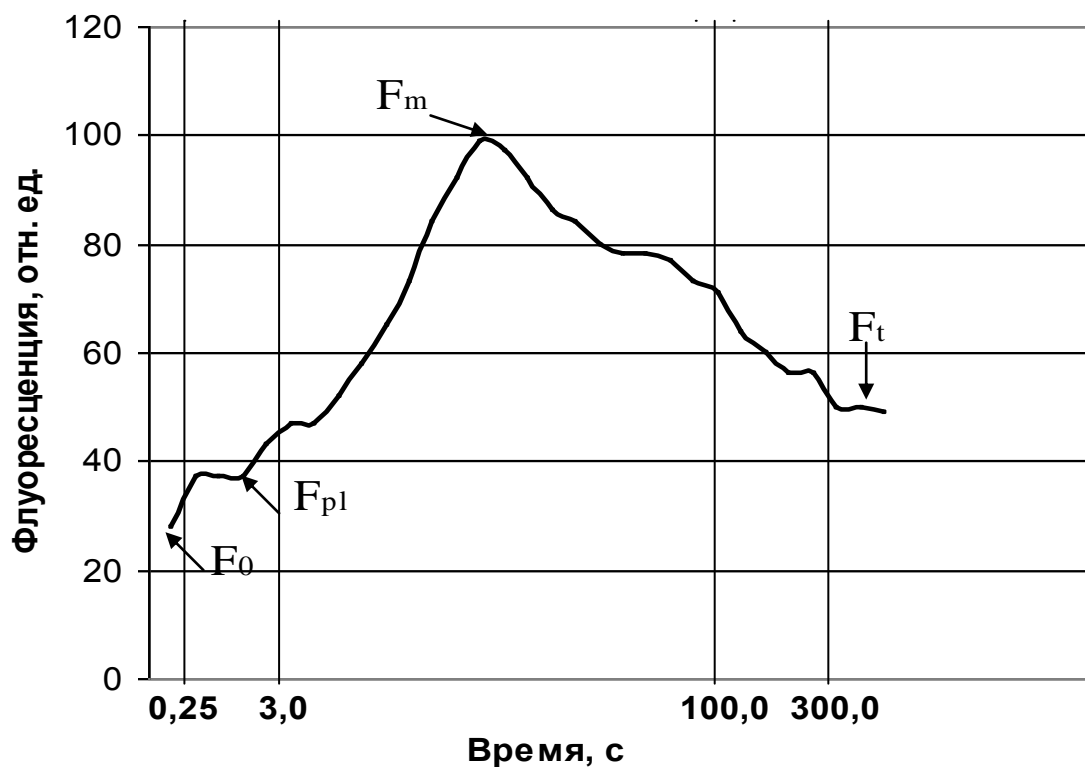


Рис. 1. Фотоиндукционная кривая флуоресценции нативного листа персика и ее уровни: F_0 – нулевой, фоновый уровень флуоресценции; F_{pl} – промежуточный уровень быстрой фазы кривой, “плато”, указывающей на продолжительность и кинетику начальных фотохимических процессов в листе; F_m – максимальный уровень, соответствующий началу, продуктивных фотосинтетических процессов, фиксации CO_2 и активации ферментов цикла Кальвина; F_t – стационарный уровень флуоресценции, свидетельствующий об установлении стабильного и наиболее интенсивного уровня фотосинтеза; ΔF – переменная флуоресценция, соответствующая разнице максимального и стационарного уровней ($F_m - F_t$), определяющая способность хлорофиллоносного аппарата к фотосинтезу.

В настоящей работе его применение обусловлено необходимостью установления лимитирующего звена в фотосинтетической цепи преобразования световой энергии в листьях различных сортов персика. Из арсенала показателей ФИК выделяется наиболее информативный - $(F_m - F_t)/F_m$. В данном соотношении присутствует параметр F_t , косвенно свидетельствующий о степени гашения флуоресценции после фотоиндукционного нарастания свечения до уровня F_m . Вовлечение части пигмент – белковых комплексов и структур в передачу и усвоение световой энергии приводит к уменьшению уровня F_t , что влечет за собой

увеличение соотношения $(F_m - F_t)/F_m$. Считается [20], что этот показатель в наибольшей степени характеризует фотохимический потенциал фотосинтезирующего объекта и отражает степень влияния темновых процессов фотосинтеза.

Результаты и обсуждение

Для растений персика характерно наличие двух основных типов плодоносящих побегов – букетные веточки и смешанные побеги. Остальные побеги существенной роли в формировании урожая не играют [6].

Сравнительный анализ динамики фотоактивности тканей у сортов персика с различными типами побегов показаны в виде изменений коэффициента вариации (K_v), показателей ФИК (рис. 2). По величине колебаний наибольшее варьирование проявляет показатель $(F_{p1} - F_o)/\Delta F$. Как правило, его значение отражает способ функционирования хлорофилл-белкового комплекса, участвующего в передаче энергии к реакционным центрам фотосистем. Наличие значительных колебаний является следствием тесной связи комплексов с функционированием ряда светоиндуцированных ферментов [8]. Поскольку букетные веточки расположены, зачастую, в местах с меньшим или лимитированным поступлением света, то их K_v для большинства исследованных сортов превышает аналогичный показатель у смешанных побегов. Наибольшее значение K_v зафиксировано у сортов Чемпион Ранний, Нарядный Никитский, Великолепный. У сортов Великолепный и Нарядный Никитский широкое варьирование ($K_v=31-34\%$) характерно для обоих типов побега.

Преимущественное варьирование показателя $(F_{p1} - F_o)/\Delta F$ зафиксировано на букетных веточках в пределах 38-47 % у сортов Крымский Фейерверк и Чемпион Ранний. Большинство же исследованных сортов проявили свойство высокого варьирования ($K_v > 18\%$) для обоих типов побега, и при анализе фотоактивности тканей следует учитывать это обстоятельство.

Одним из наиболее информативных показателей в структуре фотосинтетического аппарата является показатель F_m , отражающий относительную величину пула светопоглощающих комплексов.

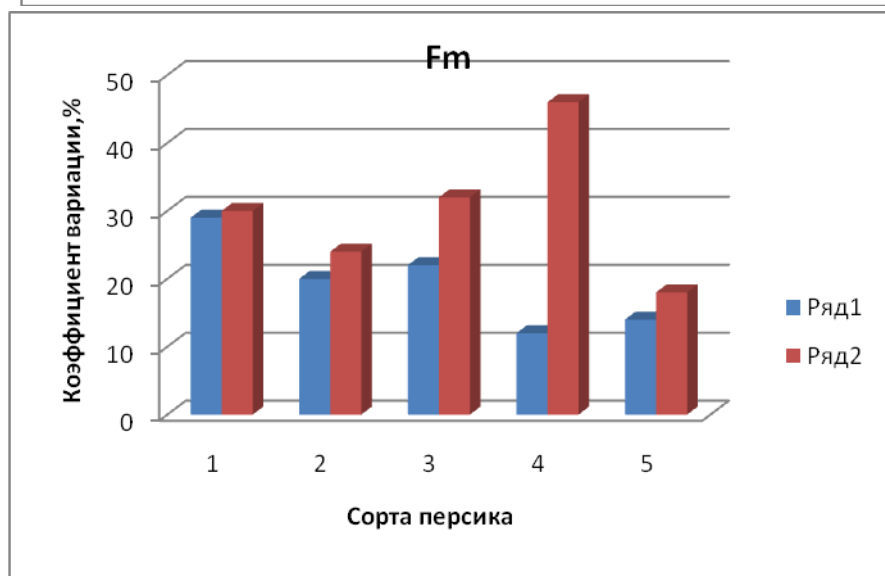
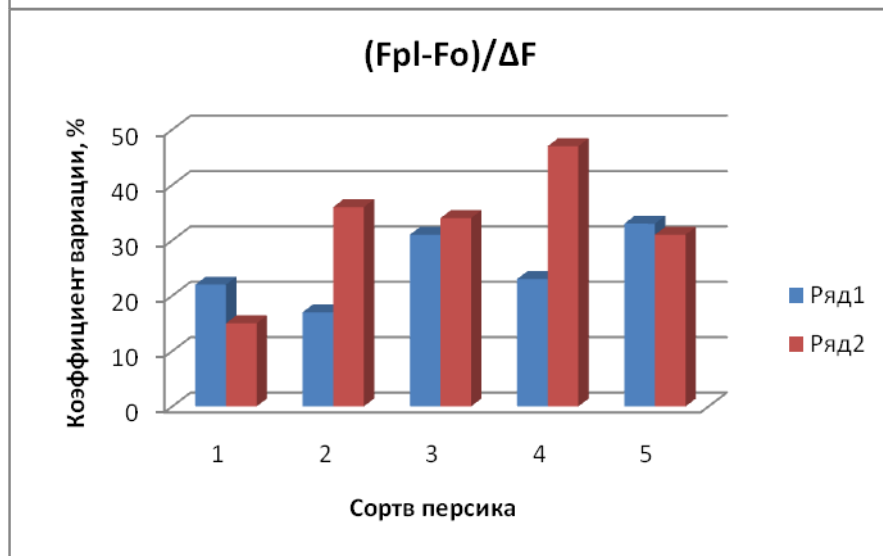
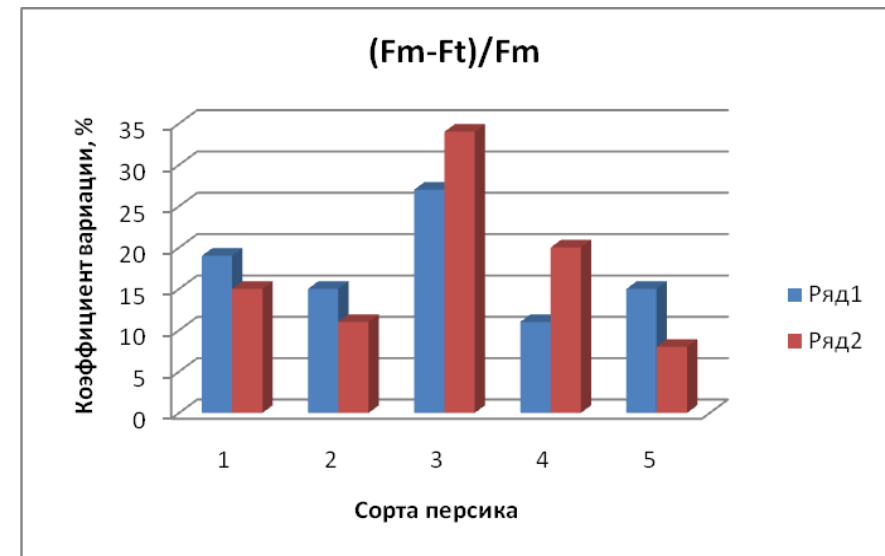
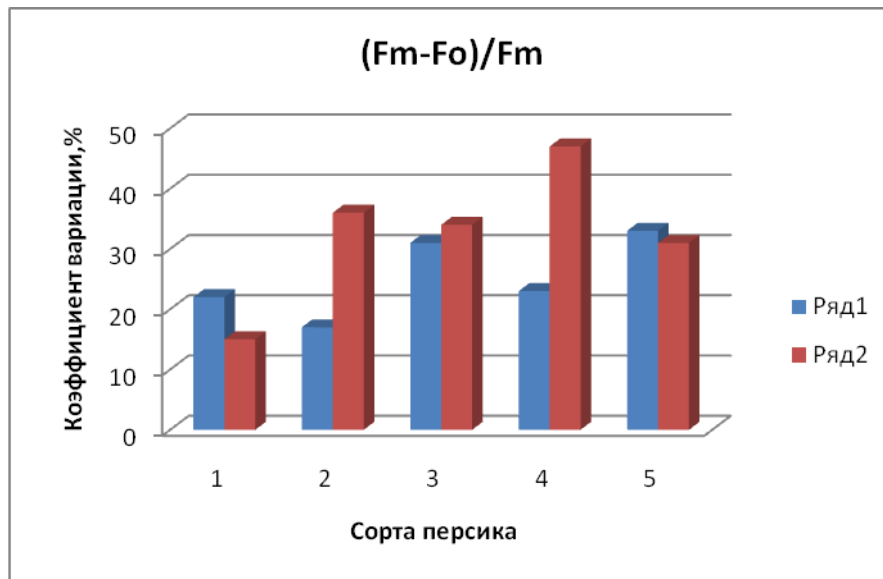


Рис. 2. Варьирование показателей фотосинтетической активности листьев персика в зависимости от сорта (1 – Гагаринский, 2 – Крымский Фейерверк; 3 – Великолепный; 4 – Чемпион Ранний; 5 – Нарядный Никитский) и типа побега (Ряд 1 – смешанный побег; Ряд 2 – букетная веточка).

В среднем для всех сортов значение K_b определяется в пределах 18-22%, что является достаточно высоким. По максимуму K_b (46%) выделяются букетные веточки сорта Чемпион Ранний. В основном высокому варьированию показателя F_m подвержены листья, расположенные на букетных веточках. В приемлемых интервалах для анализа фотоактивности K_b (до 20%) находятся показатели листового аппарата смешанных побегов сорта Великолепный, Крымский Фейерверк, Чемпион Ранний, Нарядный Никитский. Поэтому наиболее объективная характеристика фотоактивности по показателю F_m может вестись на листьях смешанных побегов. Вероятно, большой разброс фотоактивности букетных веточек связан с сортовыми особенностями растений и недостаточной сформированностью фотосинтетического аппарата в этот период исследований. Более надежными, судя по диаграммам распределения варьирования по сортам и типам побегов, позволяющими характеризовать фотоактивность, являются показатели $(F_m - F_o)/F_m$ и $(F_m - F_t)/F_m$. Размах варьирования по первому показателю для обоих типов побега лишь у некоторых сортов превышал 20 %, а для большинства сортов K_b колебался в пределах 8-13 %.

Несколько выше K_b у сортов персика для показателя $(F_m - F_t)/F_m$. Однако за исключением сорта Великолепный, у которого K_b для смешанных побегов составлял 27%, а букетных веточек – 34%, все остальные располагались на уровне, который не превышал 20%. В некоторых случаях высокая степень варьирования может свидетельствовать о недостаточной стабильности в функционировании фотосинтетического аппарата. Данные по урожайности сортов персика (табл. 1) в определенной мере соответствует этому. Так, к примеру, сорт Великолепный, проявивший по нескольким показателям фотоактивности высокую степень варьирования, по сравнению с более стабильным сортом Нарядный Никитский, является в 5 раз менее урожайным. Также более урожайный сорт Крымский Фейерверк превалирует над другими сортами не только по урожайности, но и по стабильности показателей фотоактивности листового аппарата.

При сравнительном анализе фотоактивности тканей листьев персика необходимо использовать показатели $(F_m - F_o)/F_m$ и $(F_m - F_t)/F_m$, полученные от смешанных побегов. В оценке сортов с преимущественным плодоношением на букетных веточках, необходим поиск периода наиболее стабильного в функционировании листьев этого типа побега. Важной информационной характеристикой при отборе сортов персика по фотоактивности является ее динамика в процессе созревания плодов (табл. 2).

При сравнении использовали два наиболее изученных по свойствам фотосинтетического аппарата [15] сорта персика Бархатистый и Советский. На протяжении периода измерений значения показателя F_m соответствовало характеру изменений, происходящих с формой ФИК.

Таблица 1

Урожайность сортов персика, находящихся в коллекционных насаждениях (ЮБК, 2007 г.)

№	Сорт	Средняя масса плодов, г	Среднее количество плодов на дереве, шт	Урожайность, кг/дер
1.	Чемпион Ранний	128	45	5,76
2.	Нарядный Никитский	96	275	26,4
3.	Советский	90	100	6,0
4.	Лаг-Санагян	86	115	9,9
5.	Бекетовский	90	94	8,4
6.	Мечта	100	210	21
7.	Краса Кавказа	133	18	2,4
8.	Зердаби	154	55	8,4
9.	Гагаринский	116	40	4,6
10.	Крымский Фейерверк	75	150	11,3
11.	Великолепный	107	48	5,1

У сорта Бархатистый наибольшее значение показателя F_m зафиксировано во 2-3-й декадах июня, так же, как и у сорта Советский, но нарастание к его максимуму у сорта Бархатистый происходило в среднем в 1,4 раза стремительнее, чем за аналогичный период у сорта Советский. Судя по показателю F_m , к моменту созревания плодов (3-я декада июня – 1-я декада августа) пигментная светопоглощающая система листа у обоих сортов персика максимально подготовлена к обеспечению фотосинтеза световой энергией.

Показатель F_m дает представление о потенциальных возможностях пигментной системы, но не об эффективности ее дальнейшего функционирования. Это подтверждается динамикой показателя $(F_m - F_0)/F_m$, который более объективно, по сравнению с показателем F_m отражает вклад в фотосинтетические преобразования функционально активного хлорофилла. Максимально этот показатель возрастает у анализируемых сортов в конце июня и начале июля, но в дальнейшем, до созревания плодов, остается практически неизменным. Если учесть, что показатель F_m , доля которого в показателе $(F_m - F_0)/F_m$ составляет во все анализируемые периоды более 50% для обоих сортов персика, то зафиксированное потенциальное преимущество его в показателях F_m у сорта Бархатистый в течение созревания плодов не реализуется.

Объективно функционирование фотосинтетического аппарата раскрывается на основе изменений в первичных процессах переноса и передачи хлорофилл-белковыми комплексами уловленной световой энергии листьями, о чем свидетельствует показатель $(F_{pl} - F_0)/\Delta F$. Чем меньше значение этого показателя, тем более продуктивно расходуется поглощенная энергия [12]. У сорта Бархатистый значение показателя

уменьшается к началу (1-я декада июля) почти на 80% по сравнению с 1-й декадой июня, и лишь незначительно ухудшается (65-67%) в период созревания плодов (3-я декада июня). Менее динамично развивается этот процесс у сорта Советский, снижаясь на 40-59% от начала июня до середины июля. К моменту созревания плодов у этого сорта (1-я декада августа) показатель $(F_{PI} - F_o)/\Delta F$ увеличивается и практически соответствует по значению изначальному периоду измерения (1-я декада июня). В методическом аспекте важно, что в колебаниях показателя $(F_{PI} - F_o)/\Delta F$ отмечаются два лимитирующих периода, соответственно, 2-я декада июня и 2-я декада августа. В это время статистически значимо превышение по указанному показателю листьев сорта Бархатистый над листьями сорта Советский.

Качественные изменения, происходящие на уровне фотосинтетического аппарата в течение созревания плодов, будут неполными без анализа показателя $(F_m - F_t)/F_m$, который в этот период у обоих сортов имеет два максимума. Однако, если первый максимум одинаково проявляется в середине июня (2-я декада), то второй у сорта Бархатистый смещен ближе к середине августа (2-я декада) в отличие от июльского среднедекадного его увеличения у сорта Советский. Фактически это может означать, что во время, соответствующее первому максимуму, процессы эффективной передачи усвоенной энергии направлены на формирование урожая или накопление вегетативной массы.

Таблица 2

**Динамика показателей фотоиндукционной кривой флуоресценции
листьев персика в процессе созревания плодов**

Показатели фотоиндук- ционной кривой	Величина показателей ФИК в различные периоды вегетации, отн. ед.							
	июнь		июль			август		сентябрь
	I декада	II декада	I декада	II декада	III декада	I декада	II декада	I декада
с. Бархатистый								
F_m	11±3	26±4	30±5	39±6	39±6	14±2	22±6	20±4
$(F_m - F_o)/F_m$	58±7	70±2	67±5	61±5	60±3	58±8	67±6	53±5
$(F_{PI} - F_o)/\Delta F$	1,1±0,2	0,3±0,1	0,2±0,1	0,4±0,1	0,4±0,1	0,6±0,1	0,3±0,1	0,4±0,1
$(F_m - F_t)/F_m$	23±5	58±4	47±9	36±6	35±2	35±2	46±7	31±3
с. Советский								
F_m	12±1	19±2	22±3	30±7	36±3	11±2	13±2	24±2
$(F_m - F_o)/F_m$	61±3	69±2	66±2	59±6	60±4	58±7	61±4	63±2
$(F_{PI} - F_o)/\Delta F$	0,7±0,1	0,4±0,1	0,3±0,1	0,2±0,1	0,4±0,1	0,6±0,1	0,7±0,1	0,4±0,1
$(F_m - F_t)/F_m$	36±3	42±3	31±2	43±8	35±6	31±6	27±2	34±6

В этот же период зафиксированы различия между исследуемыми сортами персика в значениях показателя $(F_m - F_t)/F_m$ и чем они больше, тем эффективнее функционирует фотосинтетический аппарат в отношении усвоения энергии. У листьев сорта Бархатистый в этот период превалирование показателя над листьями сорта Советский достигает 1,2-

1,4 единиц. Последующие увеличения значений показателя $(F_m - F_t)/F_m$ (второй максимум) могут объясняться, по-видимому, активацией эффективности функционирования фотосинтетического аппарата, которая в этот период обусловлена повышением температуры окружающей среды. Изучение динамики показателей ФИК листьев двух сортов персика Бархатистый и Советский в течение созревания плодов показывают, что функциональное состояние их фотосинтетического аппарата может изменяться в зависимости от сортовых особенностей, периодов метаболических и температурных нагрузок, что очень важно при выборе интегральной характеристики потенциальной продуктивности растений, в том числе и по фотоактивности листового аппарата.

Для выявления особенностей фотоактивности листового аппарата была проведена регистрация показателей ФИК на расширенном ассортименте персика (табл. 3) в период созревания плодов.

Таблица 3

Основные показатели фотоактивности тканей листьев персика в период созревания плодов

№	Сорт	Показатели ФИК, отн. ед			
		F_m	$(F_m - F_o)/F_m$	$(F_m - F_t)/F_m$	$(F_{pl} - F_o)/\Delta F$
1.	Спринголд	125±24	64±4	56±9	0,13±0,03
2.	Мечта	95±24	63±8	51±7	0,14±0,03
3.	Гармония	87±17	62±5	49±7	0,16±0,03
4.	Юбилейный Ранний	97±17	59±6	54±5	0,17±0,03
5.	Sun German	74±20	54±10	42±6	0,22±0,05
6.	Назели	94±21	53±7	49±8	0,19±0,04
7.	Бархатистый	70±25	56±13	39±10	0,28±0,12
8.	Лаг-Санагян	57±19	59±7	48±9	0,24±0,08
9.	Ферганский Белый	102±28	66±9	52±9	0,20±0,10

По показателю F_m выделяются контрастные сорта Спринголд и Ферганский Белый, обладающие наиболее высокими его значениями, а также сорт Лаг-Санагян, проявивший самую низкую способность к светопоглощению. Остальные сорта ранжированы по среднему значению показателя F_m следующим образом: Юбилейный Ранний, Мечта, Назели, Гармония, Sun German, Бархатистый. Высокая способность к светопоглощению у сортов Спринголд и Ферганский Белый, также дополняется наличием большой доли (более 60%) фотосинтетически активного хлорофилла (показатель $(F_m - F_o)/F_m$). Отмечается меньшая доля фотосинтетически активных молекул хлорофилла у сортов Назели и Бархатистый по сравнению с другими сортами. Четкой связи между значениями F_m и $(F_m - F_o)/F_m$ у большинства исследованных сортов не отмечено. Вероятно, механизм формирования фотосинтетической активности ассимиляционного аппарата к моменту созревания плодов складывается на основе факторов, доминирующих по влиянию над сортовыми особенностями. На проявление фотоактивности также

сказывается влияние темновых реакций, отраженных в значениях показателя $(F_m - F_t)/F_m$. У сортов Спринголд, Ферганский Белый и Юбилейный Ранний наличие относительно большего количества поступившей в реакционные центры энергии (повышенное значение F_m) и активной доли молекул хлорофилла (>60%) успешно реализуется в дальнейших темновых процессах запасаения энергии. Более половины (52-56%) энергетических ресурсов, поступающих от поглощения светособирающим комплексом листьями указанных сортов, используется здесь в темновых реакциях, о чем свидетельствуют значения показателя $(F_m - F_t)/F_m$.

Высокий потенциал фотосинтетической активности поддерживается также наличием комплексов способных эффективно передавать энергию на уровне первичного акцептора электронов. Разница в степени этой эффективности, которая фиксируется на основе показателя $(F_{pl} - F_o)/\Delta F$, для контрастных сортов составляет 50-53%. Поэтому наиболее информативными из всех показателей фотоактивности тканей является показатель эффективности функционирования структур участвующих в восстановлении первичного акцептора электронов. На основе значений этого показателя выделены перспективные сорта: Спринголд, Юбилейный Ранний, Ферганский Белый. В отношении других сортов из-за высокой вариабельности большинства показателей фотоактивности ассимиляционного аппарата не удастся однозначно ранжировать их по степени потенциальной продуктивности.

Из мутантных форм персика, полученных А.В. Смыковым [6] от облучения почек сорта Советский, который является контрольным для них, ранжированы и выделены представители с контрастными свойствами (табл. 4).

Таблица 4

Фотоактивность тканей мутантных форм персика в период экстремальных условий среды произрастания (август-сентябрь, 2001 г.)

№	Сорт, форма	Показатели ФИК, отн. ед			
		F_m	$(F_m - F_o)/F_m$	$(F_m - F_t)/F_m$	$(F_{pl} - F_o)/\Delta F$
1.	Ф 39-199	20±8	80±11	32±6	0,83±0,10
2.	Ф 37-12	16±5	57±8	21±4	0,67±0,09
3.	Ф 37-16	23±2	75±4	36±6	0,43±0,04
4.	Ф 36-227	24±6	80±5	29±4	0,82±0,06
5.	Ф 40-14	28±2	90±8	36±11	0,23±0,11
6.	Ф 34-224	30±5	90±3	51±15	0,37±0,08
7.	Ф 64-164	22±8	77±8	28±7	0,66±0,07
8.	Ф 40-16	19±2	79±4	24±6	0,97±0,11
9.	с. Советский	20±4	71±5	26±3	0,77±0,06

По показателю F_m выделяются формы Ф 34-224 и Ф 40-14, обладающие несколько повышенной светопоглощающей способностью, которая в 1,5 раза превалирует над показателями сорта Советский. Оставшаяся часть форм по величине F_m ничем не отличается от контроля

и, следовательно, не выделяется по количеству светопоглощающих элементов. Дальнейший анализ фотосинтетической активности форм персика показывает, что вовлеченность хлорофиллоносного аппарата в продуктивные процессы фотосинтеза довольно высокая. У большинства форм, как и у контроля, показатель $(F_m - F_0)/F_m$ достигает 75-80%. Это может означать, что значительная часть хлорофилла у форм находится в активном состоянии, и лишь у формы Ф 37-12 этот показатель превышает чуть более половины (57%) из всего количества светопоглощающих молекул хлорофилла. Такой факт можно интерпретировать, как повышенную чувствительность фотосинтетического аппарата и его хлорофиллсодержащих мембран к внешним факторам среды. Наличие высокого уровня фоновой флуоресценции (уровень F_0) характерно для листьев подвергшихся воздействию температурного стресса или же в результате блокирования цепи транспорта электронов между фотосистемами [8,21,23]. Более существенное влияние на фотоактивность фотосинтетического аппарата оказывает состояние комплексов, участвующих в процессе передачи поглощенной энергии к реакционным центрам двух фотосистем листа. Их состояние косвенно отражено в значениях показателя $(F_{pl} - F_0)/\Delta F$. Чем ниже его значение, тем меньше количество комплексов находится в фотосинтетически неактивном состоянии. Из табл. 4 видно, что у форм Ф 34-224 и Ф 40-14 преимущество, основанное на повышенном содержании пула светопоглощающих элементов (F_m) и более интенсивной вовлеченностью хлорофилл-пигментных комплексов в процессе первичной передачи энергии ($(F_m - F_0)/F_m$), реализуется и в более эффективном (в 2,1-3,3 раза) по сравнению с контролем транспорте энергии.

Большинство мутантных форм, как и исходный сорт Советский проявляют по анализируемому показателю более низкую способность к фотоактивности, чем выделенные формы, что, вероятно свидетельствует о лимитирующем звене в структуре фотосинтетического аппарата. По показателю $(F_m - F_t)/F_m$ большинство форм приближены по свойствам к сорту Советский. Выделяются формы Ф 34-224 и Ф 37-16. У этих форм световая энергия более эффективно в 1,5-2 раза по сравнению с контролем и другими формами, используется в темновых реакциях фотосинтеза. У формы Ф 34-224 высокая фотоактивность подтверждается комплексом свойств, начиная с потенциально высокого пула светопоглощающих комплексов и заканчивая продуктивным распределением поглощенной энергии в фотохимических реакциях фотосинтеза. Форма Ф 37-12 также является перспективной по фотоактивности, поскольку ее пигментный аппарат, не обладая преимуществом в светопоглощении, все же функционирует на поздних этапах первичных процессов фотосинтеза наиболее продуктивно.

Выводы

Определение фотосинтетической активности тканей интактных листьев сортов и форм персика во время вегетации является одной из важных характеристик механизма формирования потенциальной продуктивности растений. Методически это свойство объективно оценивается на основе анализа свойств фотосинтетического аппарата, включающих флуориметрические параметры процессов поглощения световой энергии, ее передачи на комплексы по транспорту и дальнейшей эффективной утилизации в темновых реакциях. Принципы оценки фотоактивности предусматривают определение наиболее информативного периода анализа показателей, который в условиях проводимых экспериментов выделен, как время созревания плодов. Отбор материала также включает его дифференциацию по расположению на различных типах плодовых побегов. В практическом отношении выделены сорта и мутантные формы персика, обладающие высокой степенью фотоактивности листового аппарата, что позволяет расширить селекционные возможности в создании сортов интенсивного типа со стабильной реальной продуктивностью.

Выявленная информативность показателей фотоактивности позволяет продолжить исследования по изменению свойств фотосинтетического аппарата в условиях повышенной температуры и засухи.

Список литературы

1. Алиев Д.А., Керимов С.Х., Гулиев Н.М., Ахмедов А. А. Особенности метаболизма углевода у генотипов пшеницы, контрастных по фотосинтетическим признакам // Физиол. раст. – 1996. – Т. 43, № 1. – С. 49–56.
2. Беденко В.П., Сидоренко О.И. Взаимосвязь показателей фотосинтеза с зерновой продуктивностью у различных генотипов пшеницы и эгилопса // Физиол. и биохим. культ. раст. – 1994. – Т. 26, № 4. – С. 360–367.
3. Воронин П.Ю., Ефимцев Е.И., Васильев А.А., Ватковский О.С., Мокроносов А.Т. Проективное содержание хлорофилла и биоразнообразие растительности основных ботанико-географических зон России // Физиол. раст. – 1995. – Т. 42, № 2. – С. 295–302.
4. Воронин П.Ю., Макеев А.В., Гукасян И.А., Васильев А.А., Терентьев Е.В., Мокроносов А.Т. Хлорофилльный индекс и ежегодный фотосинтетический сток углерода в сфагновые ассоциации // Физиол. раст. – 1997. – Т. 44, № 1 – С. 31–39.
5. Заморський В.В., Обіход Л.С., Цирта В.С. Продуктивність яблуні на вегетативних підщепах у Лісостепу // Вісник аграрної науки. – 2001. – № 2. – С. 23–24.
6. Интенсификация селекции плодовых культур: Сб. научн. трудов. – Ялта, 1991. – Т. 118. – 216 с.

7. Караваев В.А., Солнцев М.К., Юрина Т.П., Юрина Е.В., Кукушкина М.А., Екобена Ф.А. Люминесцентные показатели и фотосинтез листьев пшеницы в условиях различного минерального питания // Физиол. раст. – 1997. – Т. 44.- № 1 – С. 20–23.
8. Карапетян Н.В., Бухов Н.Г. Переменная флуоресценция хлорофилла как показатель физиологического состояния растений // Физиол. раст. – 1986. – Т. 33, Вып. 5. – С. 1013–1026.
9. Корнеев Д.Ю., Кочубей С.М. Изучение Q_B – восстанавливающих комплексов фотосистемы 2 с помощью индукции флуоресценции хлорофилла // Физиол. раст. – 2000. – Т. 32, № 1 – С. 20–24.
10. Кочубей С.М. Физико-химические процессы фотосинтеза: история исследований и современное состояние // Физиол. и биох. культ. раст. – 1996. – Т.28, № 1-2. – С. 73–88.
11. Кукушкин А.К., Тихонов А.Н. Лекции по биофизике фотосинтеза растений. – М.: Изд-во МГУ, 1998. – 320 с.
12. Куфрик Г.И., Корнеев Д.Ю., Кочубей С.М. Изучение пространственного расположения комплексов фотосистемы 2, вызываемых фосфолированием мембранных белков хлоропластов мезофилла кукурузы // Физиол. и биох. культ. раст. – 1997. – Т. 29, № 6. – С. 413–418.
13. Моргун В.Н., Сурдо В.А., Белоног Н.П. Сравнение энергетической эффективности фотосинтеза растений: сходство тенелюбивых видов и высокоурожайных сортов // Физиол. раст. – 1997. – Т. 44, № 6. – С. 847–853.
14. Нестеренко Т.В., Сидько Ф.Я. О количественном описании медленной индукции флуоресценции хлорофилла в онтогенезе листьев высших растений // Физиол. раст. – 1993. – Т. 40, № 1. – С. 10–15.
15. Смыков А.В., Лукьянова Н.М., Иващенко Ю.В. Оценка особенностей фотосинтетического аппарата в диагностике продуктивности плодовых культур // Основные направления и методы селекции семячковых культур: Сб. междун. научно-метод. конфер.– Орел, 2001. – С. 88–89.
16. Стасик О.О., Григорюк И.А. Влияние высокотемпературного стресса на водный режим, фотосинтез и фотодыхание в листьях проростков разных по засухоустойчивости сортов озимой пшеницы // Физиол. и биох. культ. раст. – 2000. – Т. 32, № 3. – С. 171–178.
17. Таран Н.Ю. Каротиноиды фотосинтетических тканей за умов посухи // Физиол. и биох. культ. раст. – 1999. – Т. 31, № 6. – С. 414–422.
18. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Хлорофилльный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса // Физиол. раст. – 1994. – Т. 41, № 3. – С. 325–330.
19. Чайка М.Т., Кабашникова Л.Ф., Климович А.С., Михайлова С.А. Физиологические аспекты формирования фотосинтетического аппарата хлебных злаков, определяющие их продуктивность и устойчивость к внешним воздействиям // Физиол. и биох. культ. раст. – 1995. – Т. 27. - № 1-2. – С. 77–85.

20. Эдвардс Дж., Уокер Д. Фотосинтез C_3 и C_4 растений: механизмы и регуляция. – М.: Мир, 1986. – 598 с.

21. Bilger W., Schreiber U. Chlorophyll luminescence as an indicator of stress-induced damage to the photosynthetic apparatus. Effects of heat-stress in isolated chloroplasts // Photosynth. Res. – 1990. – 25, № 3. – P. 161–171.

22. Buschmann C. Fluoreszenz und Wärmeabstrahlung bei Pflanzen in der Photosyntheseforschung // Naturwissenschaften.-1986. - 73. - S. 691–699.

23. Sinsawat V., Fracheboud Y., Stamp P. Actlimation of Photosynthesis to heat strees in mixie (*Zea mays* L.) Seedlings developed under high growth temperature // Bulg. G. Plant Physiol. – 1998. – P. 284.

24. Tsonev T., Simidjcev I., Georgieva K., Velikova V., Yordanov Y., Cseh Z., Garab G. Heat – induced changes in the chlorophyll fluorescence of pea chloroplast // Докл. Болг. АН. – 2000. – Т. 53, № 6. – С. 99–102.

Valuation of peach varieties and forms according to the degree of photosynthesis apparatus activities: methodical aspects

Ivashchenko Yu.V.

Data about leave photoactivity of peach varieties and forms according to the dimension of fluoremetric indexes has been given. The most favourable periods for making diagnostics and selection of the plants perspective in their potential productivity has been determind. Recommendations for using the most informative fluoremetric indexes in the valuation of photoactivity of photosynthesis apparatus have been given.

**ФОРМИРОВАНИЕ МУЖСКОЙ И ЖЕНСКОЙ ГЕНЕРАТИВНЫХ
СФЕР У *BRASSICA TAURICA* (TZVEL.) TZVEL.
(СЕМ. BRASSICACEAE)**

Т.Н. КУЗЬМИНА, С.В. ШЕВЧЕНКО, доктор биологических наук

Введение

Широкое практическое использование представителей рода *Brassica* (сем. Brassicaceae) в сельском хозяйстве и других отраслях деятельности человека явилось важной предпосылкой для эмбриологических исследований различных видов и подвидов данного рода. На сегодняшний день в литературных источниках представлены данные по эмбриологии *B. oleracea* [35; 39], *B. oleracea* var. *capitata* [32], *B. napus* [6; 33; 41], *B. juncea* [5; 25; 37], *B. nigra* [41], *B. rapa* [40], *B. campestris* [24; 36; 38] и др. Однако наравне с изучением практически значимых видов и разновидностей интерес представляют дикорастущие виды, данные о процессах формирования генеративных структур которых, составляют основу для развития сравнительной и экологической эмбриологии [9]. В то же время изучение эмбриологии способно выявить аномалии в ходе семенного размножения, свойственные виду и влияющие на его возобновление, что особенно важно для редко встречающихся видов, приуроченных к определенным ландшафтам.

Одним из таких видов является *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. (*B. sylvestris* (L.) Mill. subsp. *taurica* Tzvel.), или капуста крымская (сем. Brassicaceae Burnett) – древнесредиземноморский реликт [18]. На территории Крыма вид встречается на каменистых осыпях восточного подножья Аюдага. Единичные особи этого вида произрастают в районе мыса Мартьян. На сегодняшний день вопрос о таксономическом статусе данного растения является спорным. По мнению Ан.В. Ена [3], приуроченность ареала растения к месту остатков античных и средневековых поселений на горе Аюдаг является свидетельством того, что таксон «может быть формой одичавшей огородной культуры, сохраняющую свою популяцию на протяжении нескольких столетий», и следовательно он относится к адвентивным видам и не может быть эндемом Крыма. В то же время в Каталоге редких, исчезающих и уничтожаемых растений флоры Крыма [7] данный таксон значится крымским эндемом и отнесен ко II категории (редкие и очень редкие), в справочных изданиях растение рассматривается как самостоятельный вид – *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. [14; 19].

Известно, что строение и развитие мужского гаметофита, микроспорогенез и тип тапетума, тип женского археспория, нуцеллуса и семязачатка, а также число семязачатков в завязи являются важными цитоэмбриологическими признаками, необходимыми для уточнения таксономического ранга растения.

Таким образом, учитывая статус данного растения (вид занесен в Красную книгу Украины [19] (I категория) и список охраняемых растений Бернской Конвенции об охране дикой флоры и фауны [8]), изучение формирования мужского и женского гаметофитов является необходимой составляющей для расширения данных цитоэмбриологии представителей рода и семейства, решения вопросов, связанных со сложностями таксономического определения и необходимостью сохранения генофонда данного вида.

В связи с вышеизложенным, целью данной работы являлось выявление характерных особенностей строения и развития генеративной сферы и репродуктивного потенциала в ходе реализации репродуктивной стратегии раритетного вида флоры Крыма *V. taurica*.

Объекты и методы исследований

Для цитоэмбриологических исследований брали бутоны и цветки разных стадий развития у растений *V. taurica*, образующих ценопопуляции бухты Панаир (I) и мыса Монастырского (II) горы Аюдаг. Объекты фиксировали в смеси Чемберлена (90:5:5). Подготовка материала для приготовления постоянных препаратов осуществлялась по общепринятой методике [15]. Парафиновые срезы толщиной 8-10 мкм окрашивали гематоксилином и алциановым синим по модифицированной методике [4]. Пыльцевые зерна окрашивали ацетокармином [15] или метиловым зеленым и пиронином [23]. Анализ препаратов проводили с помощью микроскопа «Jenaval 2» фирмы Carl Zeiss. Фотографии сделаны цифровой фотокамерой Olympus SP-350 при увеличении микроскопа 500x и 1250x. Статистическая обработка данных проводилась с помощью программы Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

Закладка репродуктивной сферы гермафродитного цветка *V. taurica* происходит во второй декаде февраля. Сначала образуются примордии тычинок, в которых постепенно дифференцируется микроспорангий, содержащий спорогенную ткань (рис. 1, 1). Стенка микроспорангия развивается центробежно по типу двудольных и полностью сформирована на стадии микроспороцитов. В этот период она с внешней стороны состоит из 5 слоев клеток: эпидермиса, эндотеция, двух средних слоев и тапетума (рис. 1, 2). Тапетум секреторного типа является производным первичного париетального слоя. На ранних стадиях развития микроспорангия его клетки одноядерные, а в сформированном микроспорангии - 2-ядерные. Однако, в некоторых случаях, клетки после образования двух ядер переходят к цитокинезу, вследствие чего формируется двухслойный участок тапетума, представленный одноядерными клетками. В результате этого, тапетальный слой можно охарактеризовать как нерегулярно двухслойный. На стадии образования тетрад микроспор в тапетуме отмечается начало дезинтеграции клеток, что сопровождается их

уплощением и увеличением вакуолей. Ядра клеток в этот период интенсивно окрашиваются гематоксилином. По данным гистохимического анализа тапетума *V. juncea*, проведенного Г.М. Ильиной [5], показано, что в период образования тетрад микроспор в клетках тапетума при окраске гематоксилином и реакции по Фельгену ядра сильно окрашиваются и не имеют видимой структуры, что свидетельствует, по мнению автора, о дегенерации тапетума. Однако, учитывая активную роль тапетума в образовании экзины и трифины пыльцевых зерен и сохранение клеточной структуры тапетума до дифференцирующего митоза микроспор, можно предположить, что насыщенная окраска гематоксилином клеток тапетума в период образования микроспор свидетельствует об изменении интенсивности синтетической активности тапетума в этот период. В последующем дезинтеграция тапетума усиливается, и в период спермиогенеза его клетки лизируют.

В постмейотический период, начиная со стороны связника, происходит редукция средних слоев. При этом сначала лизирует внутренний средний слой, а позже, на стадии дифференцирующего митоза, главным образом, по периферии - слой, примыкающий к эндотецию. Кроме того, на стадии дифференцирующего митоза, происходит уплощение клеток эпидермиса и эндотеция (рис. 1, 3 – 1, 6). На поверхности эпидермиса наблюдается кутикула и простые волоски. В эндотеции образуются радиально расположенные фиброзные пояски. Кроме того, фиброзные утолщения отмечаются и в клеточных стенках паренхимной ткани пыльника со стороны связника.

Таким образом, внешняя сторона стенки зрелого микроспорангия образована уплощенными клетками эпидермиса, покрытыми кутикулой и волосками, и фиброзным эндотецием (рис. 1, 7). Со стороны связника сохраняется средний слой с фиброзными образованиями.

Микроспороциты – крупные многогранные клетки с хорошо выраженным ядром – образуют несколько рядов. В некоторых гнездах пыльников отмечается лизис части спорогенных клеток, однако причины данного явления не известны. Мейоз в пыльниках у *V. taurica* идет асинхронно. В разных гнездах пыльника могут находиться мейоциты от метафазы I деления до анафазы II деления мейоза. Мейотические деления микроспор начинаются в пыльниках медиальных тычинок. В то время, как микроспоры латеральных тычинок находятся на стадии профазы, в микроспорангиях медиальных тычинок микроспороциты находятся на стадии I мейотического деления. У основания пыльника, как правило, располагаются мейоциты более поздних стадий. Микроспорогенез у *V. taurica* идет по симультанному типу. Микроспоры в тетрадах располагаются тетраэдрически или изобиллатерально и обособлены каллозными оболочками, которые постепенно уменьшаются (рис. 1, 3 – 1, 4). В дальнейшем микроспоры вакуолизируют, ядро и цитоплазма при этом смещаются к оболочке, и наступает дифференцирующей митоз, который завершается цитокинезом с образованием вегетативной и

генеративной клеток. На этой стадии формируются оболочки пыльцевого зерна. Генеративная клетка смещается к периферии. Следует отметить, что спермиогенез происходит в закрытых пыльниках до начала цветения. К началу цветения и вскрытия пыльников в их гнездах находятся 3-х клеточные пыльцевые зерна (рис. 1, 8).

Зрелые пыльцевые зерна у *B. taurica* меридиально трехборздные с сетчатой поверхностью спородермы, трехклеточные, встречаются также 4-х, 2-х, 1-борздные пыльцевые зерна. Пыльца *B. taurica* желтого цвета, округлой или сфероидальной формы, длиной $31,7 \pm 0,18$ мкм и шириной $26,97 \pm 0,27$ мкм. Морфометрические параметры пыльцевых зерен медиальных и латеральных тычинок приведены в таблице 1. В медиальных тычинках морфологически нормальные пыльцевые зерна составляют 87,83%, в латеральных тычинках – 89,46%. Доля дефективной пыльцы, размером $18,84 \pm 0,29$ мкм, составила 12,17% и 10,54% соответственно для медиальных и латеральных тычинок. Основной причиной образования дефективных стерильных пыльцевых зерен являются нарушения в ходе мейоза: неравномерное расхождение хромосом, выбрасывание хромосом за пределы ахроматинового веретена и образование микроядер как в процессе редукционного (I) деления, так и при эквационном (II) делении (рис. 2).

Пыльца у *B. taurica* покрыта особым веществом, вероятно, трифиной, которая, как известно, откладывается на поверхности пыльцевых зерен у видов сем. Brassicaceae и обуславливает проявление спорофитной самонесовместимости [1; 2] (рис. 1, 9). Трифина представляет собой гетерогенную смесь веществ с большим содержанием липидов и гликолипидов и цитоплазматических остатков [27; 29]. По мнению H.G. Dickinson, D. Lewis [28] и J. Heslop-Harrison [30], трифина является продуктом тапетума и формирует покрытие пыльцевых зерен в период его дезорганизации.

При проращивании пыльцевых зерен *B. taurica* на искусственной питательной среде, содержащей 1% раствор агары и 25% раствор сахарозы (при температуре $+19-20^{\circ}\text{C}$), образование пыльцевых трубок начинается через час после посева пыльцы. Жизнеспособность пыльцевых зерен *B. taurica* в ходе цветения снижается и на третьи сутки количество проросшей пыльцы составляет 14,97% и 17,86% для медиальных тычинок и латеральных тычинок соответственно, а на пятые сутки пыльца утрачивает способность к образованию пыльцевых трубок.

Следует отметить, что согласно литературным данным, род *Brassica* характеризуется довольно однообразным формированием микроспорангия и строением пыльцевых зерен. Основные различия заключаются лишь в количестве средних слоев внешней стенки микроспорангия. Так, в стенке микроспорангия у *B. napus* и *B. campestris* var. *Yellow Sarson* отмечается 2 средних слоя [6; 36], а у *B. juncea* 2-3 средних слоя [5]. Тапетум у всех представителей рода секреторного типа, образованный двух- (*B. napus* [6]) или трехядерными клетками (*B. campestris* var. *Yellow Sarson* [36]), является

производным первичного париетального слоя. Стенка зрелого микроспорангия образована двумя слоями: эпидермисом и эндотецием с фиброзными утолщениями. Спорогенная ткань многоклеточная, состоит из несколько десятков многоугольных клеток (*B.napus* [6]; *B. juncea* [5]). Микроспорогенез идет по симультанному типу с образованием тетраэдрически или изобиллатерально расположенных тетрад микроспор (*B.napus* [6]; *B. juncea* [5]). Таким образом, способ формирования стенки микроспорангия, тип тапетума, тип микроспорогенеза и пыльцевых зерен у *B. taurica* соответствует данным характеристикам, свойственным другим представителям рода *Brassica*. В то же время, у *B. taurica* нами отмечены следующие особенности в ходе развития микроспорангия и микроспорогенеза: формирование простых волосков из клеток эпидермального слоя микроспорангия, закладка фиброзных утолщений не только в эндотеции с внешней стороны, но и в клетках со стороны связника; образование 2-слойных участков тапетума, как результат дополнительных делений; асинхронный митоз в медиальных и латеральных тычинках.

Таблица 1.

Морфометрические параметры пыльцевых зерен медиальных и латеральных тычинок у *B. taurica*

Популяция	Морфометрические параметры	Размах варьирования		Среднее арифметическое, $M \pm m$ (мкм)	Среднее квадратичное отклонение, σ	Коэффициент варьирования, V (%)	
		min, мкм	max, мкм				
I	медиальные тычинки	длина	28	42	32,80±0,42	3,48	0,11
		ширина	22	38	27,46±0,36	3,04	0,11
		дефективные	14	22	18,14±0,37	1,96	0,11
II	медиальные тычинки	длина	30	42	32,13±0,30	2,35	0,07
		ширина	22	38	27,36±0,35	2,78	0,10
		дефективные	16	22	18,84±0,29	1,61	0,09
I	латеральные тычинки	длина	28	44	32,09±0,39	3,21	0,10
		ширина	22	42	27,01±0,42	3,52	0,13
		дефективные	16	20	18,34±0,30	1,61	0,09
II	латеральные тычинки	длина	24	42	31,7±0,34	2,77	0,08
		ширина	20	36	25,7±0,35	2,89	0,11
		дефективные	16	22	18,97±0,31	1,70	0,09

Таблица 2.

Соотношение морфологически нормальных и дефективных пыльцевых зерен в пыльниках *B. taurica*

популяция	медиальные тычинки		латеральные тычинки	
	морфологически нормальные пыльцевые зерна, %	дефективные пыльцевые зерна, %	морфологически нормальные пыльцевые зерна, %	дефективные пыльцевые зерна, %
I	88,75	11,25	90,56	9,44
II	87,83	12,17	89,46	10,54

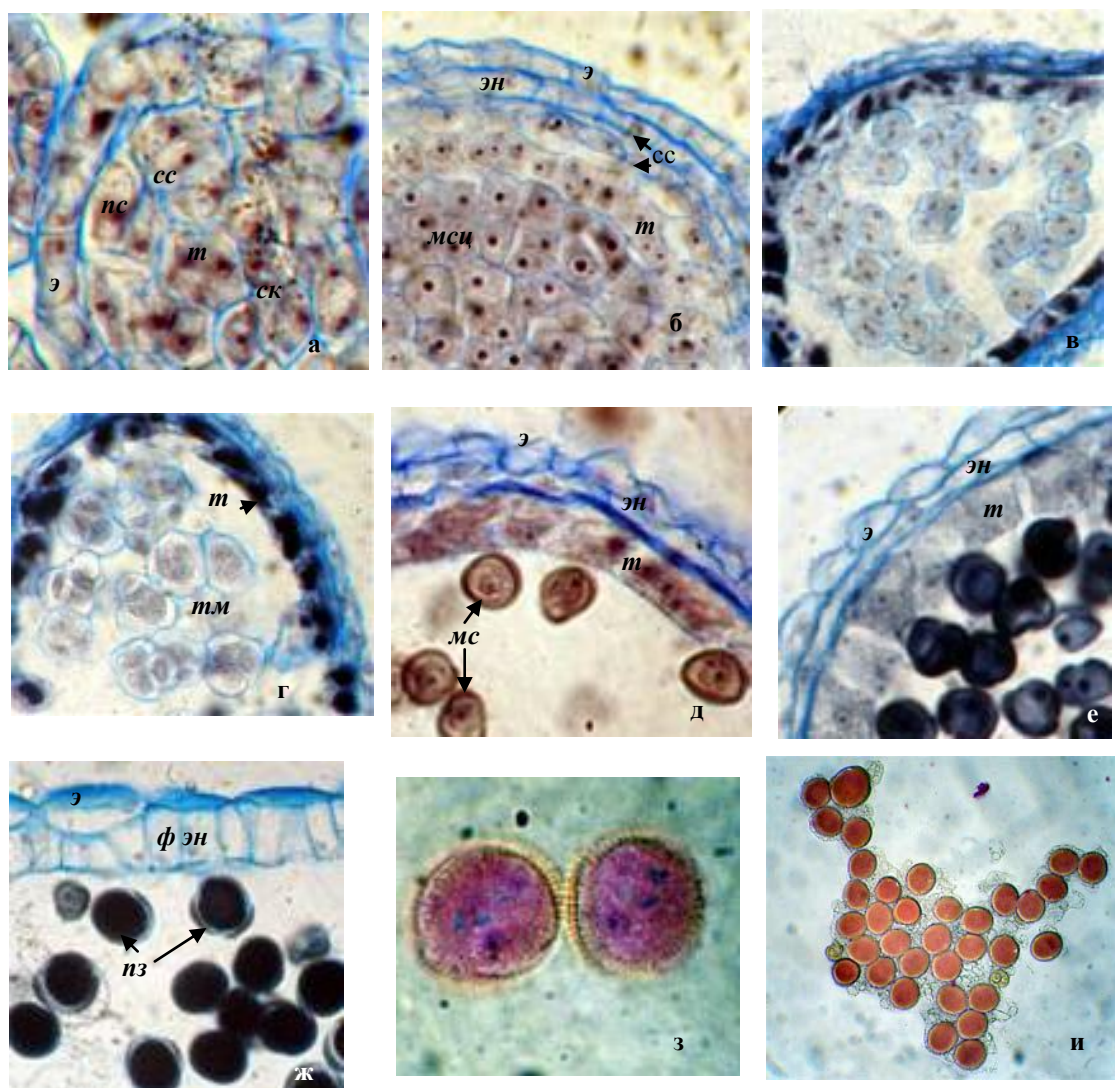


Рис. 1. Развитие стенки микроспорангия и мужского гаметофита у *V. taurica*: 1 – деление клеток париетального слоя, образование среднего слоя в стенке микроспорангия; 2 – сформированная стенка микроспорангия; 3 – микроспорогенез; 4 – тетрады микроспор; 5 – фрагмент стенки пыльника на стадии микроспор; 6 – микроспорангий на стадии дифференцирующего деления микроспор; 7 – стенка зрелого пыльника и пыльцевые зерна; 8 – 3-х клеточные пыльцевые зерна со столбчатой структурой и сетчатой поверхностью спородермы; и – пыльцевые зерна, покрытые трифиной (к – кутикула; мс – микроспора; мсц – микроспороциты; пз - пыльцевые зерна; пс – париетальный слой; спт – спорогенная ткань; сс – средний слой; т – тапетум; тм – тетрада микроспор; ф эн – фиброзный эндотечий; эн – эндотечий; э – эпидермис).

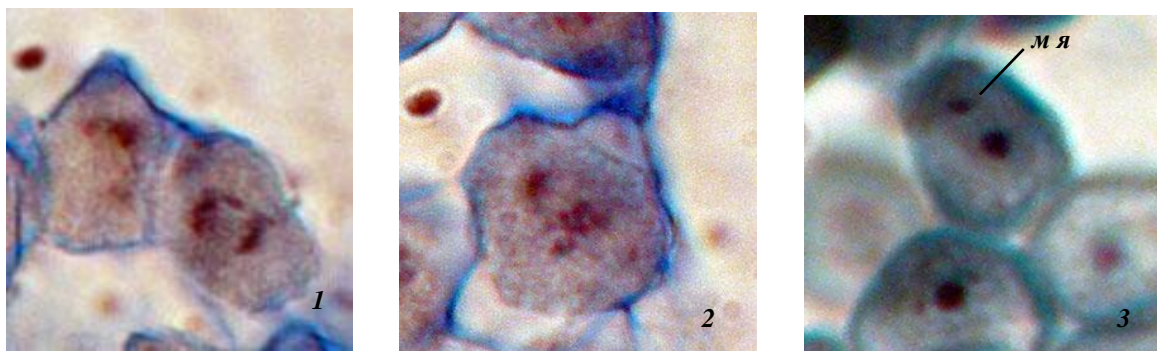


Рис. 2. Аномалии развития мужского гаметофита у *Brassica taurica*:
 1 – неравномерное расхождение хромосом;
 2 – выбрасывание хромосом за пределы веретена деления;
 3 – образование дополнительных микроядер (м я).

Примордии плодолистиков формируются несколько позднее тычинок. Семязачатки закладываются на плаценте в виде небольших бугорков однородных клеток в период, когда в пыльниках уже сформирована стенка микроспорангия. В последующем в субэпидермальном слое примордия семязачатка образуются три более крупные клетки с четко выраженным крупным ядром. Центральная субэпидермальная клетка преобразуется в археспориальную клетку, а клетки, расположенные рядом с ней дают начало латеральной области нуцеллуса (рис. 3, 1 - 3, 2).

Формирование нуцеллуса начинается с деления субэпидермальных клеток в примордии семязачатка. Центральная субэпидермальная клетка делится периклинально с образованием париетальной и спорогенной клеток. Париетальная клетка, как правило, редуцируется на стадии апоптозиса трех мегаспор, а иногда и на более поздних стадиях развития семязачатка, вплоть до образования 2-ядерного зародышевого мешка. В некоторых случаях центральная археспориальная клетка не делится, а непосредственно дает начало мегаспороциту. По мнению Г.Б. Родионовой [17], наличие кроющей (париетальной) клетки для видов сем. Brassicaceae является непостоянным признаком, поскольку она возникает не в результате дифференциального деления первичной археспориальной клетки, а является париетальной по своему положению. Наклонные деления латеральных субэпидермальных клеток приводят к образованию латеральной области нуцеллуса, которая в сформированном состоянии представлена двумя рядами клеток. Лизис клеток латеральной области происходит, начиная со стадии двуядерного зародышевого мешка. Эпидермальный слой разрушается в ходе развития зародышевого мешка.

Халазальная область нуцеллуса преобразуется на начальных стадиях развития зародышевого мешка. Клетки базальной и латеральной областей

нуцеллуса в халазальной части делятся периклинально, а их производные приобретают вытянутую в продольном направлении форму, за счет антиклинальных делений происходит увеличение их слоев. В зрелом семязачатке вся халазальная область образует единую структуру, образованную 4-6 рядами клеток, которую И.И. Шамров [20-22] охарактеризовал как постаменто-подиум.

Таким образом, учитывая наличие в нуцеллусе у *B. taurica* латеральной части, сохраняющейся до стадии 2-ядерного зародышевого мешка и базальной части, которая преобразуется в постаменто-подиум, семязачаток, согласно классификации И.И. Шамрова [20], можно охарактеризовать как медионуцеллятный. Поскольку медионуцеллятный тип является переходным между tenuинуцеллятным и крассинуцеллятным и совмещает их признаки, то неоднозначная характеристика семязачатков представителей рода *Brassica* по типу нуцеллуса (семязачатки у *B. napus* и *B. juncea* определены как tenuинуцеллятные [5; 6]), а *B. campestris* var. *Yellow Sarson* – крассинуцеллятные [36]) можно объяснить использованием в исследованиях более ранних и простых классификаций.

Образование кольцевых валиков наружного и внутреннего интегументов происходит на стадии сформированного мегаспороцита. Первым формируется внутренний интегумент, при этом в эпидермальном слое закладываются инициальные клетки, первое деление которых периклинальное, за ним следуют наклонные деления терминальных производных. Рост интегумента происходит за счет сохранения меристематической активности терминальной клетки, которая делится наклонно или периклинально, а также периклинальных делений ее производных. В результате периклинальных делений клеток средних слоев внутреннего интегумента происходит разрастание ткани, и на стадии мегаспоры или двуядерного зародышевого мешка внутренний интегумент состоит из 3-5 слоев клеток. При образовании двуядерного зародышевого мешка клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента проходят дифференцирующее деление в периклинальном направлении, в результате которого формируется интегументальный тапетум. В халазальной части наблюдается разрастание ткани внутреннего интегумента, в результате чего образуется до 10 слоев мелких клеток таблитчатой формы с густой цитоплазмой. Дермальное происхождение внутреннего интегумента является типичным признаком для представителей рода *Brassica* [26; 38]. Согласно Г.Б. Родионовой [17], для рода *Brassica* характерно разрастание внутреннего интегумента до 4-6 слоев. Внутренний интегумент у *B. juncea* образован 4-мя слоями клеток [5]. Согласно нашим данным, у *B. taurica* в зрелом семязачатке внутренний интегумент образован 6 слоями клеток.

Наружный интегумент у *B. taurica* имеет дермально-субдермальное происхождение. Его образование осуществляется благодаря периклинальным делениям субдермальной инициальной клетки и ее производных, а также антиклинальных делений клеток эпидермы, расположенных над инициальной (рис. 3. 1 – 3. 3). Деление производных

субэпидермальной клетки образует два слоя клеток. Наружный интегумент зрелого семязачатка состоит из четырех слоев уплощенных клеток (рис. 3, б). Аналогичное количество слоев отмечено и у *B. juncea* [5]. В области микропиле наружный интегумент сохраняет свою двухслойную структуру, поскольку образован только производными эпидермальных инициалей. На стадии формирования мегаспоры наблюдается разрастание ткани наружного интегумента на абаксиальной стороне семязачатка. Следует отметить, что субдермальное происхождение наружного интегумента у *B. taurica* является типичным признаком представителей трибы Brassiceae, к которой относится данный таксон [20; 26; 38]. Микропиле у *B. taurica* образовано обоими интегументами. Таким образом, семязачаток у *B. taurica* битегмальный, происхождение и строение интегументов у *B. taurica* не имеют существенных отличий от данных структур у других представителей рода.

Незначительную часть семязачатка *B. taurica* занимает халаза. Согласно классификации, предложенной И.И. Шамровым [20], халаза подобного типа может быть определена как мезохалаза (рис. 3, 4 – 3, б). Проводящий пучок проходит по изгибающемуся фуникулюсу и подходит непосредственно к халазе, заканчиваясь в ней.

Гипостаза как самостоятельная структура, дифференцируется на стадии мегаспороцита, при закладке структур наружного интегумента. Первоначально она является двухслойной, а в зрелом семязачатке состоит из 3-5 слоев мелких уплощенных клеток с густой цитоплазмой.

В ходе развития, начиная со стадии археспориальной клетки, семязачаток изгибается, и на стадии мегаспоры приобретает основные признаки, свойственные ана-кампилотропным семязачаткам [10]: наблюдается одностороннее разрастание интегументов, нуцеллус приобретает слабый изгиб, а микропиле оказывается расположено практически на одном уровне с халазой и приближается к плаценте (рис. 3, 4 – 3, 5). В результате дальнейшего разрастания ткани наружного интегумента на абаксиальной стороне семязачатка и усиления изгиба фуникулюса, семязачаток, содержащий сформированный зародышевый мешок, также увеличивает изгиб. При этом нуцеллус приобретает подковообразную форму, изгибаясь над выступом паренхимной ткани, образованной в результате разрастания интегументов. Таким образом, микропиле и халаза оказываются на одном уровне, а проводящий пучок, снабжающий семяпочку, искривляется и подходит к халазе. Морфологическая ось (микропиле, нуцеллус, халаза), образующаяся в результате формирования семязачатка, у *B. taurica* оказывается изогнутой, что позволяет охарактеризовать зрелый семязачаток у данного таксона как ана-амфитропный (рис. 3, б). У *B. napus* и *B. campestris* var. *Yellow Sarson* семязачаток ко времени окончательной дифференцировки кампилотропный, и лишь после оплодотворения преобразуется в ана-амфитропные [6; 36].

Первичная археспориальная клетка, расположенная в субэпидермальном слое, как правило, делится с образованием париетальной и спорогенной клеток. Однако в некоторых семязачатках деление первичной археспориальной клетки не происходит, в таких случаях археспориальная клетка становится мегаспороцитом. Следует отметить, что для рода *Brassica* положение мегаспороцита и наличие париетальной (кроющей) клетки характеризуется как непостоянный признак [16; 17], таким образом, мегаспороцит может располагаться как субэпидермально [6; 39], так и под одной или несколькими париетальными клетками [16; 35; 36; 37; 38]. Для некоторых представителей рода *Brassica* характерно образование не только одноклеточного археспория, как это наблюдается у *B.napus* [6] и *B.campestris* var. *Yellow Sarson* [36], но и двухклеточного (*B.oleracea* [6; 39], и многоклеточного археспория (*B.campestris* [38]). У *B. taurica* также в отдельных случаях образуется два мегаспороцита, но при этом в зрелом семязачатке всегда один зародышевый мешок.

Мегаспорогенез происходит с образованием линейной тетрады мегаспор. Три мегаспоры дегенерируют, а крупная халазальная мегаспора, как правило, дает начало зародышевому мешку, который развивается по Polygonum-типу. Кроме того, у *B. taurica* отмечены случаи развития зародышевого мешка из эпихалазальной мегаспоры. Аналогичное явление отмечалось и для *B.campestris* [38]. В центре зародышевого мешка на 2-х и 4-ядерной стадии формируется крупная вакуоль. Зрелый зародышевый мешок представляет собой 8 ядерную, 7-клеточную структуру, в которой выражен яйцевой аппарат, два полярных ядра и 3 клетки антиподы. Яйцевой аппарат, образованный двумя синергидами и яйцеклеткой, обладает хорошо выраженным нитчатым аппаратом. Яйцеклетка крупнее синергид, с крупной вакуолью, смещающей цитоплазму и ядро к апикальному полюсу. Полярные ядра приближены к яйцевому аппарату. Их слияние происходит при оплодотворении. Антиподы дегенерируют вскоре после оплодотворения.

В целом, зрелый семязачаток у *B. taurica* можно охарактеризовать, как медионуцеллятный, битегмальный, ана-амфитропный, фуникулярный, что в целом, учитывая современные классификации [10; 20], соответствует эмбриологическим данным для представителей рода *Brassica*. Характерными чертами в строении семязачатков у *B. taurica* являются увеличение слоев во внутреннем интегументе.

В одной завязи формируется около 25 семязачатков, из которых 60-80% образуют семена, что свидетельствует о высоком жизненном потенциале женской генеративной сфере у *B. taurica* [12].

Следует отметить, что мужская и женская генеративные сферы *B. taurica* развиваются асинхронно. В начале формируется микроспорангий и микроспоры, и лишь после их образования начинается развитие структур семязачатков. Мегаспорогенез у *B. taurica* протекает в период, когда в пыльниках уже сформированы микроспоры. Развитие зародышевого

мешка сопряжено с интенсивными преобразованиями нуцеллуса и интегументов, что отражается в изменении морфологического типа семязачатка. Формирование зародышевого мешка совпадает с дифференцирующим митозом микроспор и сопряженными с ним изменениями стенки пыльника. К началу цветения и открытия околоцветника гинецей содержит зрелые семязачатки с дифференцированными зародышевыми мешками, а в интрорзно вскрывающихся пыльниках находятся 3-клеточные пыльцевые зерна.

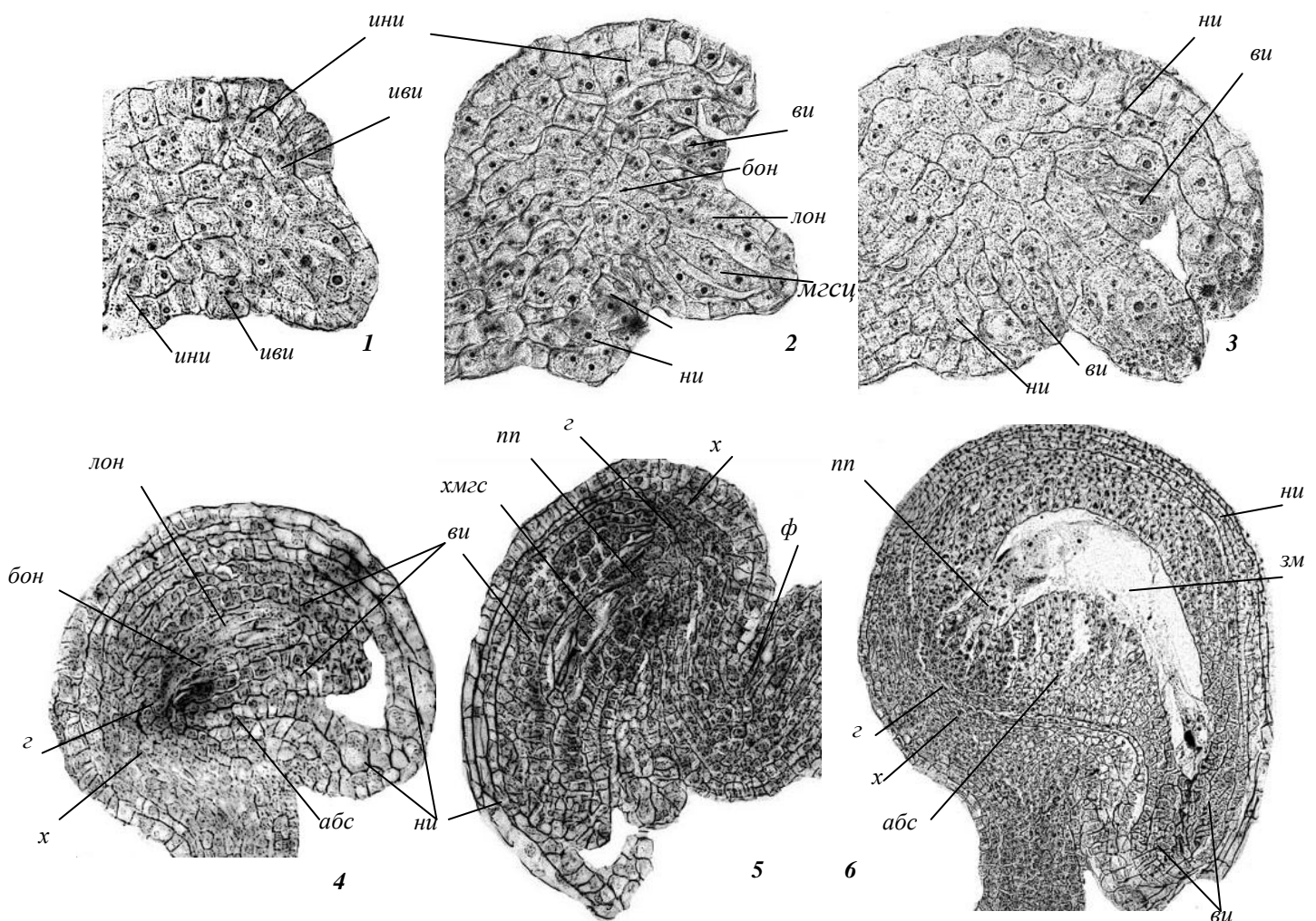


Рис. 3. Формирование семязачатка у *V. taurica*: 1 - 3 – семязачаток на стадии мегаспороцита; 4 – семязачаток в период мегаспорогенеза; 5 – семязачаток на стадии апоптозиса мегаспор; 6 – зрелый семязачаток с дифференцированным зародышевым мешком (1-3 – увеличение 1250х; 4-6 – увеличение 500х); абс – абаксиальная сторона семязачатка; бон – базальная область нуцеллуса; ви – внутренний интегумент; з – гипостаза; зм – зародышевый мешок; иви – инициаль внутреннего интегумента; уни – инициаль наружного интегумента; лон – латеральная область нуцеллуса; мгсц – мегаспороцит; ни – наружный интегумент; пп – постаменто-подиум; ф – фуникулюс; х – халаза; хмгс – халазальная мегаспора; яа – яйцевой аппарат.

То есть, к началу цветения мужской и женский гаметофиты у *B. taurica* полностью сформированы и потенциально готовы к оплодотворению. Учитывая свойственную виду гетеростилию, когда наравне с короткостолбчатыми и длинностолбчатыми цветками, образуются цветки, в которых завязь и тычинки одинаковы по высоте и в момент открытия околоцветника сближены и могут соприкоснуться, можно предположить, что пространственное расположение генеративных элементов создает предпосылки для самоопыления.

Аналогичный механизм взаимодействия генеративных структур, характеризующийся как контактная автогамия, отмечен у другого представителя семейства Brassicaceae – *Cardamine graeca* [13]. Однако проявление самонесовместимости, одним из факторов которого является наличие на экзине пыльцевых зерен гликолипидной оболочки – трифины – предотвращает возможность самоопыления у *B. taurica* и является гарантией реализации ксеногамии у данного вида.

Таким образом, учитывая свойственную виду гетеростилию и спорофитную самонесовместимость, сочетающихся с гомоантезисом, а также ряд морфологических особенностей цветка, способствующих привлечению насекомых [11], можно предположить, что основным типом опыления *B. taurica* является аллогения, которая осуществляется в результате энтомофилии.

Выводы

1. Стенка микроспорангия развивается в центробежном направлении. В сформированном состоянии она образована эпидермисом, эндотецием, 2-мя средними слоями и нерегулярно 2-слойным тапетумом секреторного типа. В зрелом состоянии стенка микроспорангия 2-слойная: состоит из уплощенных клеток эпидермиса, покрытыми кутикулой и простыми волосками, и эндотеция с фиброзными утолщениями, которые формируются также и со стороны связника.

2. Микроспорогенез протекает по симультанному типу с образованием тетрад с тетраэдрическим или изобилатеральным расположением микроспор. Зрелые пыльцевые зерна трехклеточные, меридиально трехбороздные, имеющие экзину с сетчатой структурой и столбчатой поверхностью.

3. Семязачаток в зрелом состоянии характеризуется как анаамфитропный, медионуцеллярный, битегмальный, фуникулярный. Внутренний интегумент образован 6 слоями клеток и имеет дермальное происхождение. Инициали наружного интегумента располагаются в эпидермальном и субэпидермальном слоях. В зрелом семязачатке наружный интегумент состоит из 4 слоев уплощенных клеток. В халазальной части нуцеллуса формируется постаменто-подиум.

4. Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу из халазальной или эпихалазальной мегаспоры.

5. Основные признаки организации микроспорангия и семязачатка, а также мужского и женского гаметофитов данного таксона соответствуют цитоэмбриологическим характеристикам других представителей рода *Brassica*. Однако из-за отсутствия детальных описаний генеративных структур других таксонов представленных в литературных источниках выявление таксоноспецифических признаков затруднено.

6. Характерными признаками генеративной сферы *B. taurica*, отражающими направление репродуктивной стратегии вида, являются: проявление геркогамии при одновременном созревании генеративных структур и реализация факторов самонесовместимости.

7. В результате элиминации в ходе развития археспориальных, спорогенных и гаметофитных структур в пыльниках формируется около 90% морфологически нормальных пыльцевых зерен, что создает предпосылки для полноценного опыления. Однако непродолжительный срок жизнеспособности пыльцевых зерен, вероятно, является фактором, ограничивающим период опыления, которое осуществляется преимущественно аллогенной пылью в результате энтомофилии. Высокий процент семяобразования (более 60-80% семян в завязи преобразуется в семена) свидетельствует о высокой жизнеспособности женской генеративной сферы данного вида. Следовательно, генеративная сфера *B. taurica* обладает высоким потенциалом возобновления, необходимым для реализации успешного опыления и оплодотворения.

8. Установленный комплекс признаков можно рассматривать как одно из направлений репродуктивной стратегии представителей семейства Brassicaceae, ориентированный на увеличение гетерозиготности особей.

Список литературы

1. Вишнякова М.А. Структурно-функциональные основы самонесовместимости у цветковых растений // Ботан. журн. – 1989. – Т. 74, № 2. – С. 137–152.
2. Вишнякова М.А. Эволюционная преемственность структурных механизмов гаметофитного и спорофитного типов реакции самонесовместимости // Ботан. журн. – 1997. – Т. 82, № 8. – С.1–17.
3. Ена Ан.В. Ботанико-географические комментарии к списку эндемиков флоры Крыма // Укр. ботан. журн. – 2003. – Т. 60, № 3. – С. 255–263.
4. Жинкина Н.А., Воронова О.Н. О методике окраски эмбриологических препаратов // Ботан. журн. – 2000. – Т. 85, № 6. – С. 168–171.
5. Ильина Г.М. Эмбриологическое исследование *Brassica juncea* // Вестник Московского университета. – 1962. – № 1. – С. 34–45.
6. Кавецкая А.А. Цитоэмбриологические исследования рапса: Автореф. кандидата биол. наук. – К., 1960. – 16 с.

7. Каталог редких, исчезающих и уничтожаемых растений флоры Крыма, рекомендуемых для заповедной охраны / Сост.: Лукс Ю.А., Привалова Л.А., Крюкова И.В. – Ялта, 1976. – 24 с.
8. Каталог видів флори і фауни України, занесених до Бернської Конвенції про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі. – Вип. перший. Флора. – Київ: Фітосоціоцентр, 1999. – 52 с.
9. Кордюм Є.Л. Перспективи розвитку цитоембріології покритонасінних рослин // Укр. ботан. журн. – 1983. – Т. XL, № 2. – С. 24–29.
10. Корчагина И.А. Семязачаток. // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. – СПб. – 1994. – С. 122–131.
11. Кузьмина Т.Н. Некоторые особенности морфологии репродуктивных органов *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. (сем. Brassicaceae Burnett) // Вісті біосферного заповідника «Асканія-Нова». – 2006. – Т. 8. – С. 93–96.
12. Кузьмина Т.Н. Некоторые особенности семенного размножения *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. (Brassicaceae) // Ученые ботаники Таврического университета: вклад в науку, идеи и их развитие. Материалы Международной научной конференции (Симферополь, 20 мая 2008 года). – Симферополь, 2008 – С. 80–83.
13. Кузьмина Т.Н., Шевченко С.В. Особенности естественного возобновления *Cardamine graeca* L. (Brassicaceae) в Крыму // «Вісник Київського національного університету ім. Тараса Шевченка «Інтродукція та збереження рослинного різноманіття». – 2007. – Вип. 12-14. – С. 137–143.
14. Определитель высших растений Украины / Доброчаева Д.Н., Котов М.И., Прокудин Ю.Н. и др. – Киев: Наукова думка, 1987. – 548 с.
15. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Колос, 1970. – 255 с.
16. Родионова Г. Б. Сравнительно-эмбриологическое исследование семейства крестоцветных (Cruciferae Juss.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук / МГУ. – 1967. – 19 с.
17. Родионова Г.Б. Сравнительная эмбриология семейств порядка Carrales Hutch в связи с их систематическим положением: Автореф. дис. ... доктора биол. наук: 03.00.05) / Ботанический институт им. В.Л. Комарова. – СПб, 1993. – 55 с.
18. Цвелев Н.Н. О некоторых более редких растениях Европейской части СССР // Новости систематики высших растений. – Т. 6. – Л.: Наука, 1970. – С. 294–301.
19. Червона книга України. Рослинний світ / Під ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонка. – Київ: Українська енциклопедія, 1996. – 608 с.
20. Шамров И.И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификация структур // Ботан. журн. – 1999. – Т. 84, № 10. – С. 1–34.

21. Шамров И.И. Морфогенез семязачатка и семени у *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) // Ботан. журн. – 2002а. – Т. 87, № 2. – С. 1–18.
22. Шамров И.И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Ботан. журн. – 2002б. – Т. 87, № 10. – С. 1–30.
23. Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюлл. Никит. ботан. сада. – 1986. – Вып. 60. – С. 99–101.
24. Ahuja Y. P., Bhaduri P. N. The embryology of *Brassica campestris* var. *toria* Duth. Full. // Phytomorphology. – 1956. – V. 6, № 1. – P. 63–67.
25. Bijok K. *Badania cyto-embryologiczne nad gatunkiem Brassica juncea* (L.) // Zesr. nauk. Wyzszej szkol. roln. Olsztynie. – 1966. – V. 22, № 1. – P. 108–122.
26. Bouman F. Integument initiation and testa development in some Cruciferae // Bot. J. Soc. – 1975. – Vol. 70, № 3. – P. 213–229.
27. Dickinson H.G. Self-incompatibility in flowering plants // Bioassays. – 1990. – Vol. 12, № 4. – P. 155–161.
28. Dickinson H.G., Lewis D. Cytochemical and ultrastructural differences between intraspecific compatible and incompatible pollinations in *Raphanus* // Proc. Royal. Soc. Lond. – 1973. – Ser. B, Vol. 183. – P. 21–38.
29. Echlin P. The role of tapetum during microsporogenesis in anther // Pollen: development and physiology. – 1971. – P. 41–61.
30. Heslop-Harrison J. Tapetal origin of pollen-coat substances in *Lilium* // New Phytol. – 1968. – Vol. 67. – P. 779–786.
31. Heywood V. H. Gen. *Brassica* L. // Flora Europaea, 1 – 1964.
32. Mackiewicz T. Gametogenesis, embryo sac development and pollen grain morphology in *Brassica oleracea* var. *capitata* L. x *B. oleracea* var. *acephala* Dc. Hybrid as compared with the parental forms // Genet. pol. – 1973. – V. 14, № 1. – P. 1–10.
33. Norton G., Harris J.F. Compositional changes in developing rape (*Brassica napus* L.) // Planta. – 1975. – 123. – P. 163–174.
34. Onno M. Die Wildformemen aus dem Verwandtschaftskreis “*Brassica oleracea* L.” // Oesterr. Bot. Zeitschr., 1933. – 82.
35. Pearson C.H. Study of the life history of *Brassica oleracea* // Bot. Gaz. – 1933. – V. 94, № 3-4. – P. 534–550.
36. Rathore B. K., Singh R. P. Embryological studies in *Brassica campestris* L. var. *jelow* Sarson Prain. // J. Indian Bot. Soc. – 1968. – V. 47, № 3-4. – P. 341–349.
37. Sulbcha K. Embryology of *Brassica juncea* // J. Indian. Bot. Soc. – 1957. – V. 36, № 3. – P. 292–301.
38. Summer M. J., Van Caeseela L. Ovule development in *Brassica campestris*: a light microscope study // Can. J. Bot. – 1988. – V. 66, № 12. – P. 2459–2469.
39. Thomson R. C. A morphological study of flower and seed development of cabbage // J. Agr. Res. – 1933. – V. 27, № 47. – P. 215–232.

40. Vijok K. Badania cyto-embryologiczne nad gatunkiem *Brassica rape* L. var. *oleifera* // Zesr. nauk. Wyzszej szkol. roln. Olsztynie. – 1964. – V. 17, № 1. – P. 125–137.

41. Vijok K. Studia taksonomiczno-cyto-embryologiczne nad europejskimi odmianami *Brassica nigra* L. // Zesr. nauk. Wyzszej szkol. roln. Olsztynie. – 1967. – V. 23, № 2. – P. 325–357.

The forming of male and female generative sphere of *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. (fam. Brassicaceae)

Kuzmina T.N., Shevchenko S.V.

The characteristics of microsporangium wall, pollen grains, the ovule, the embryo sac formation of the Crimean rare species *Brassica taurica* have been presented. The signs of generative structures adaptation to allogamy have been determined.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Автономной Республики Крым

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА ГИБРИДОВ *PRUNUS BRIGANTIACA* VILL. × *ARMENIACA VULGARIS* LAM. СЕЛЕКЦИИ НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Р.А. ПИЛЬКЕВИЧ, кандидат биологических наук

Введение

Слива альпийская была вовлечена в гибридизацию с другими видами косточковых плодовых пород в Никитском ботаническом саду К.Ф. Костиной [5] с 1964 года. В настоящее время создан большой генофонд гибридов, среди которых отобраны наиболее зимостойкие с хорошим качеством плодов. Коллекция постоянно пополняется новыми образцами, требующими изучения.

Из литературных источников известно [1], что отдалённые гибриды, полученные К.Ф. Костиной в результате скрещиваний между *Prunus brigantiaca* Vill. и *Armeniaca vulgaris* Lam. [4], являются ценным материалом для дальнейшей селекционной работы. Слива альпийская характеризуется поздним цветением, высокой самоплодностью, ранним вступлением в плодоношение, высокой регулярной урожайностью, повышенной зимостойкостью цветковых почек и может выступать в качестве донора этих признаков. Гибриды сливы альпийской стойко наследуют эти признаки и устойчиво передают их последующим поколениям. Они представляются перспективными в селекционной работе по созданию поздноцветущих, устойчивых к заморозкам и самоплодных сортов с достаточно высокими товарными качествами плодов.

В связи с особенностями природных условий южных регионов Украины с ограниченными осадками в период вегетации, первостепенную роль играет способность растений регулировать водный режим надземных частей, водоудерживающая сила тканей, а также способность к репарации физиологических признаков после действия засухи. В условиях дефицита влаги резко снижается закладка генеративных почек, уменьшается масса плодов, снижается урожайность, поэтому большой интерес представляют сорта и формы с повышенной засухоустойчивостью и жаростойкостью. Однако вопросу засухоустойчивости представляющих интерес для селекционеров гибридных форм *P. brigantiaca* × *A. vulgaris* практически не было уделено внимания, имеющиеся сведения отрывочны, а данных о водном режиме в литературных источниках вообще не обнаружено. В связи с этим целью наших исследований является выяснение особенностей их водного режима и природы приспособления к недостатку водообеспечения в неорошаемых условиях юга страны, что является важной задачей в теоретическом и практическом планах.

Объекты и методы исследований

В исследования были включены 11 гибридов F₁, в происхождении которых принимали участие Бригантиака – слива альпийская (*P. brigantiaca*) и сорта абрикоса обыкновенного Леденец и Олимп (*A. vulgaris*).

Повреждения листового аппарата деревьев оценивали визуально по методике А.И. Лищука и Р.А. Пилькевич [8]. Оводнённость тканей листьев и влажность почвы определяли весовым методом; водоудерживающую способность и стойкость к обезвоживанию – методами, описанными в методических рекомендациях Г.Н. Еремеева и А.И. Лищука [3], А.И. Лищука [7]; водный дефицит – по методике М.Д. Кушниренко, Г.П. Курчатовой, Е.В. Крюковой [6].

Концентрацию хлорофиллов определяли с помощью спектрофотометра двухволновым методом при максимумах поглощения в 96 %-ном этаноле: 665 нм для хлорофилла *a* и 649 нм для хлорофилла *b*.

Результаты и обсуждение

Вегетационный период 2006 г. для плодовых культур был напряжённым в силу сложившихся погодных условий. В июле максимальная температура воздуха достигала 30,5°C. Несмотря на то, что за месяц выпало 56,8 мм осадков (184% нормы), они увлажняли в основном верхние слои почвы, которые быстро иссушались. В полуметровом слое почвы запасы продуктивной влаги уменьшились до 21-30% НВ, в метровом слое до 10% НВ.

В августе наблюдалась преимущественно жаркая, временами очень жаркая сухая погода. Абсолютный максимум температуры воздуха достигал 36,5°C. Под плодовыми культурами запасы продуктивной влаги снизились до уровня, когда становились недоступными для использования растениями. В метровом слое почвы они уменьшались до 26-27% НВ.

Визуальные наблюдения за состоянием листового аппарата изучаемых объектов показали, что наиболее сильно подверглись воздействию неблагоприятных условий вегетационного периода 2006 г. гибриды 7405 и 7421 (Бригантиака × Леденец). У листьев данных объектов наблюдались потеря тургора, пожелтения, ожоги и преждевременное опадание. Внешне не выглядели угнетёнными засухой и высокой температурой воздуха гибридные формы 7406 (Бригантиака × Леденец), 8140 и 8197 (Бригантиака × Олимп) (табл. 1).

Таблица 1

**Визуальный учёт повреждений листьев гибридов
P. brigantia × *A. vulgaris* (2006 г.)**

Селекционный номер и комбинация скрещивания	Опавших листьев, % от общего кол-ва	Пожелт. листьев, % от имеющихся на дереве	Степень увядания листьев, %	Общее состояние р-ний по 10-ти балльной шкале
Июль				
7405 (Бригантиака × Леденец)	—	2	30*	8
7406 —//—	—	—	—	10
7421 —//—	1	2	10	8
8138 (Бригантиака × Олимп)	—	1	10	9
8140 —//—	—	—	—	10
8197 —//—	—	единичные листья	—	10
Август				
7405 (Бригантиака × Леденец)	15	4	30*	8
7406 —//—	1	1	—	10
7421 —//—	1	15	—	9
8138 (Бригантиака × Олимп)	2	5	10	8
8140 —//—	0,5	единичные листья	20**	9
8197 —//—	единичные листья	—	—	10

* — листья побегов верхнего яруса кроны

** — листья побегов нижнего яруса кроны

В течение вегетационного периода содержание воды в листьях изменялось в пределах от 65,4 до 58,6% на сырую массу. Относительно пониженная оводнённость отмечалась в тканях листьев гибридных форм 7405 и 8138, повышенная — у гибридов 8140 и 8197 (табл. 2).

При длительном обезвоживании (9 ч.) наименьшая водоотдача наблюдалась в тканях листьев гибридных форм 8140, 7406, 8197 (от 26 до 30% на сырую массу). Сравнительно низкая водоудерживающая способность отмечена гибридов 7405, 7421 и 8138 (от 30 до 50%).

Таблица 2

Водоудерживающая способность и восстановление тургора листьями гибридов *P. brigantia* × *A. vulgaris* (2006 г.)

Селекционный номер и комбинация скрещивания	Содержание воды в листьях, % на сырую массу	Потеряно воды в процессе завядания (%), через:			Листья, восст. тургор, %
		3 часа	6 часов	9 часов	
Июль					
7405 (Бригантиака × Леденец)	62,4±1,1	15,6±0,5	21,8±0,3	35,5±0,9	40
7406 --/--	61,3±0,7	7,2±0,8	20,0±0,8	26,7±1,2	95
7421 --/--	63,7±2,0	17,6±1,3	28,3±1,0	35,3±1,4	15
8138 (Бригантиака × Олимп)	62,0±0,5	20,3±0,9	33,5±2,2	47,6±0,7	10
8140 --/--	64,4±0,7	14,6±1,5	22,1±0,6	26,2±0,8	98
8197 --/--	65,4±0,8	15,30±0,6	24,5±1,7	32,1±1,3	75
Август					
7405 (Бригантиака × Леденец)	61,1±1,5	19,8±0,7	25,2±1,1	33,4±0,9	45
7406 --/--	59,1±0,8	12,8±0,6	21,6±0,9	25,0±1,1	85
7421 --/--	59,2±2,3	17,0±1,5	22,4±0,7	29,9±2,1	50
8138 (Бригантиака × Олимп)	58,6±1,4	16,6±0,8	26,2±1,3	35,5±0,9	45
8140 --/--	58,9±2,2	9,4±0,6	17,7±0,8	25,4±1,2	100
8197 --/--	59,8±1,6	17,6±0,9	25,9±1,4	33,6±0,7	80

Высокий водный дефицит наблюдался в листьях гибридов 8140 и 8197 (от 14,6 до 19,4%); наиболее низкий – у гибридов 7421, 8138, и 7405, (от 6 до 7%).

В опытах с одинаковым обезвоживанием (табл. 3) установлено, что при потере 35% воды за период от 5 до 7 ч. не восстанавливают тургор ткани листьев гибридов 7421 и 8138. На 45 - 55% восстанавливались ткани листьев гибридных форм 7405 и 7421, у которых период потери воды составлял от 7 до 9 ч. Высокая способность к восстановлению тургора отмечена у гибридов 7405, 8140 и 8197 – от 75 до 100%. Ткани листьев этих объектов утрачивали 35% воды в течение длительного промежутка времени – от 9 до 12 ч. 30 мин.

Экспериментально установлено, что наиболее низкая концентрация хлорофиллов отмечена в листьях гибридных форм 8138 (5,38 мг/г) и 7321 (5,51 мг/г), обладающих низкой водоудерживающей способностью (табл. 4). В листьях более стойких к действию засухи гибридных форм 7406, 8140 и 8197 содержание хлорофиллов *a* и *b* выше, чем у гибридов со средней устойчивостью к обезвоживанию. Относительно повышенное содержание фотосинтетических пигментов в листьях указанных объектов при дефиците влаги в почве является диагностическим признаком их засухоустойчивости.

В течение лета 2007 г. такая продолжительная жаркая и сухая погода в районе Никитского сада с 1929 г. наблюдалась впервые. За все годы метеонаблюдений зафиксирована самая высокая среднемесячная температура воздуха в августе – 26,5°C, что на 4°C выше нормы.

Таблица 3

Стойкость к завяданию и восстановительная способность листьев гибридов *P. brigantia* × *A. vulgaris* (2006 г.)

Селекционный номер и комбинация скрещивания	Водный дефицит в листьях, %	Время, за которое листья теряют 35% воды	Листья, восст. тургор, %
Июль			
7405 (Бригантиака × Леденец)	11,7	9 часов 20 мин.	45
7406 –//–	12,3	12 часов 10 мин.	85
7421 –//–	6,3	9 часов 30 мин.	15
8138 (Бригантиака × Олимп)	7,0	10 часов 05 мин.	30
8140 –//–	19,1	12 часов 25 мин.	80
8197 –//–	19,4	10 часов 15 мин.	75
Август			
7405 (Бригантиака × Леденец)	7,2	7 часов 50 мин.	45
7406 –//–	10,4	11 часов 50 мин.	80
7421 –//–	5,9	7 часов 30 мин.	25
8138 (Бригантиака × Олимп)	12,5	7 часов 00 мин.	40
8140 –//–	14,6	11 часов 45 мин.	100
8197 –//–	15,7	8 часов 30 мин.	80

Таблица 4

**Содержание хлорофилла в листьях гибридов
P. brigantia × *A. vulgaris* (август 2006 г.)**

Селекционный номер и комбинация скрещивания	Хлорофилл, мг/г сухой массы вещества		Сумма хлорофиллов ($a+b$), мг/г сухой массы вещества
	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	
7405 (Бригантиака × Леденец)	4,14	1,42	5,56
7406 –//–	4,75	1,73	6,50
7421 –//–	4,08	1,54	5,51
8138 (Бригантиака × Олимп)	3,96	1,42	5,38
8140 –//–	4,85	1,70	6,55
8197 –//–	4,79	1,63	6,42

Максимальная температура достигала 36,5°C, а на поверхности почвы – 60°C. Минимальная влажность воздуха опускалась до 12%. В июне запасы продуктивной влаги в метровом слое почвы под плодовыми культурами составили 20% НВ, в июле-августе полезная влага отсутствовала. В результате воздействия экстремальных факторов внешней среды заметные повреждения листового аппарата получили гибриды 8120, 8138, 8140 (Бригантиака × Олимп), 7421 и 7406 (Бригантиака × Леденец) (табл. 5, 6). В меньшей степени выглядели угнетёнными засухой и высокой температурой воздуха гибридные формы 8098, 8099, 8112, 8132 и 8197 (Бригантиака × Олимп).

Во время суховея листья большинства деревьев теряли тургор, преимущественно листья верхней части кроны. Наблюдения показали, что листья изучаемых гибридов своеобразно реагируют на недостаток влаги – сначала незначительно желтеют, затем вянут, а при усилении засухи усыхают, оставаясь зелёными. При этом появляются ожоги, вначале краевые, распространяющиеся затем к центральной жилке и основанию листа. Изучение оводнённости показало, что наиболее благоприятные условия водообеспеченности складываются в первой половине лета. В этот период отмечается достаточная оводнённость листьев всех изучаемых гибридов. Тем не менее, формы 7406, 8098, 8099, 8112 и 8140 отличаются от остальных более высоким содержанием воды в листьях, а формы 7421, 8132 и 8138, наоборот – минимальным. Изменения в уровне оводнённости листьев отражают способность восстанавливать физиологические функции после прекращения обезвоживания.

Таблица 5

**Визуальный учёт повреждений листьев гибридов
P. brigantia × *A. vulgaris* (июль 2007 г.)**

Селекционный номер и комбинация скрещивания	Опавших листьев, % от общего кол-ва	Пожелт. листьев, % от имеющихся на дереве	Степень увядания листьев, %	Общее состояние р-ний по 10-ти балл. шкале
7405 (Бригантиака × Леденец)	0,5	единичные листья	25*	7
7406 --/--	3	единичные листья	10*	8
7421 --/--	0,5	15	30*	7
8098 (Бригантиака × Олимп)	единичные листья	—	5*	10
8099 --/--	единичные листья	—	—	10
8112 --/--	единичные листья	—	—	10
8120 --/--	1	10	20*	8
8132 --/--	единичные листья	—	15*	9
8138 --/--	5	—	50	6
8140 --/--	10	единичные листья	20*	8
8197 --/--	единичные листья	—	10	10

*— листья побегов верхнего яруса кроны

В условиях полного насыщения содержание воды в листьях изученных объектов находится в пределах 68–80% на сырое вещество (табл. 7). Обезвоживание, продолжающееся 12 часов, приводит к значительной потере воды тканями листьев, достигающей у гибридных форм 7405 (Бригантиака × Леденец), 8120 и 8138 (Бригантиака × Олимп) 29,5-32%. У листьев гибридных форм 7406 (Бригантиака × Леденец) и 8132, 8140, 1897 (Бригантиака × Олимп) водоотдача менее значительна – от 25,5 до 28%. Наименьшая потеря влаги отмечена в тканях листьев гибрида 8140 (Бригантиака × Олимп) – 20,5%.

Таблица 6

**Визуальный учёт повреждений листьев гибридов
P. brigantia × *A. vulgaris* (август 2007 г.)**

Селекционный номер и комбинация скрещивания	Опавших листьев, % от общего кол-ва	Пожелт. листьев, % от имеющихся на дереве	Степень увядания листьев, %	Общее состояние растений по 10-ти балл. шкале
7405 (Бригантиака × Леденец)	0,5	единичные листья	30*	6
7406 --/--	5	1	20*	7
7421 --/--	8	2	40	5
8098 (Бригантиака × Олимп)	единичные листья	единичные листья	5*	9
8099 --/--	единичные листья	—	2*	10
8112 --/--	единичные листья	единичные листья	10*	9
8120 --/--	2	5	15*	8
8132 --/--	0,5	единичные листья	15*	8
8138 --/--	10	единичные листья	50	5
8140 --/--	10	единичные листья	10*	9
8197 --/--	единичные листья	единичные листья	1*	10

* – листья побегов верхнего яруса кроны

Последующее насыщение водой способствует восстановлению оводнённости листьев всех объектов изучения, но в различной степени, в зависимости от их водоудерживающей способности. Наиболее полно происходит восстановление тургора в тканях листьев большинства форм гибридной группы Бригантиака × Олимп. Относительно низкий уровень восстановления присущ листьям гибридов 7405 и 7421 (Бригантиака × Леденец) – до 60-70% в июле и до 10-15% в августе, и 8138 (Бригантиака × Олимп) – до 65% в июле и до 5% в августе. Названные гибридные формы обладают сравнительно слабой водоудерживающей способностью в течение всего периода вегетации. Гибриды 7405 (Бригантиака × Леденец) и 8120 (Бригантиака × Олимп) имеют достаточно высокую водоудерживающую способность, но снижают её показатели к концу

вегетации параллельно с уменьшением уровня оводнённости. Высокими восстанавливающими способностями все изучаемые гибридные формы обладают в начале лета, а к осени эта способность ослабевает.

С увеличением температуры воздуха в листьях возрастает величина реального водного дефицита. Общая тенденция – увеличение дефицита в июле-августе с последующим уменьшением к осени по мере снижения температуры и повышения относительной влажности воздуха.

Интересно отметить, что на протяжении вегетационного периода как 2006 г., так 2007 г. у гибридов 8140 и 8197 (Бригантиака × Олимп), обладающих высокой водоудерживающей способностью и наиболее полным восстановлением тургора после обезвоживания, наблюдался сравнительно повышенный водный дефицит. Гибриды 7421 (Бригантиака × Леденец) и 8138 (Бригантиака × Олимп) со слабой водоудерживающей способностью, восстанавливающие тургор тканей листьев не более чем на 30%, демонстрировали наименьшие показатели водного дефицита.

Установлена тесная зависимость между водоудерживающей способностью и приспособленностью листьев переносить обезвоживание. Результаты лабораторных опытов с одинаковым обезвоживанием листьев (35% на сырую массу в июле и 30% в августе), показали, что гибридные формы, медленно отдающие воду при завядании, обладают повышенной устойчивостью к обезвоживанию – для них характерна высокая степень репарации (табл. 8).

Гибридные формы Бригантиака × Леденец быстрее теряют влагу – от 9 до 14-ти часов, слабо восстанавливают тургор листьев при последующей регидратации, что, очевидно, происходит вследствие необратимых нарушений клеточных структур, вызываемых резким обезвоживанием протоплазмы. Это гибриды Бригантиака × Олимп, теряющие влагу в продолжение 14-19-ти часов.

Сравнение результатов исследований 2006-2007 гг. показало повышение водоудерживающих сил тканей листьев у всех гибридных форм как адаптивную реакцию на длительное обезвоживание, что проявилось в увеличении продолжительности периода, в течение которого листья способны удерживать до 65-70% воды (табл. 9). В течение вегетационного периода 2007 г. у менее устойчивых гибридов разница во времени составляет от 1 ч. 40 мин. до 4 ч. 30 мин., у более засухоустойчивых форм – от 5 до 6 ч. 20 мин.

Таблица 7

Водоудерживающая способность и восстановление тургора листьями гибридов *P. brigantia* × *A. vulgaris* (2007 г.)

Селекционный номер и комбинация скрещивания	Содержание воды в листьях при полном насыщении, % на сырую массу	Потеряно воды в процессе завядания (%), через:			Листья, восст. тургор, %
		3 часа	6 часов	12 часов	
Июль					
7405 (Бригантиака × Леденец)	68,2±0,9	16,6±0,4	22,8±0,1	32,2±1,1	70
7406 --/--	68,9±1,4	12,1±1,8	18,0±1,5	25,8±2,6	96
7421 --/--	67,9±1,1	12,4±2,0	18,1±1,7	28,3±1,8	60
8098 (Бригантиака × Олимп)	70,7±0,8	13,8±0,2	19,3±0,4	27,5±0,9	95
8099 --/--	68,7±1,2	12,7±0,8	18,2±0,2	26,4±0,5	98
8112 --/--	70,9±0,7	13,5±0,3	19,5±1,2	28,4±0,7	94
8120 --/--	73,6±1,4	15,6±1,7	21,8±2,5	30,6±1,4	96
8132 --/--	69,7±1,6	12,3±1,2	17,9±1,0	26,7±1,1	98
8138 --/--	68,4±1,2	15,2±0,1	21,0±0,7	29,5±1,3	65
8140 --/--	80,3±0,9	9,5±0,9	14,2±1,5	20,5±2,2	100
8197 --/--	75,0±1,5	13,9±1,5	19,1±0,8	28,0±1,6	99
Август					
7405 (Бригантиака × Леденец)	67,0±1,3	11,6±0,5	26,4±0,3	36,3±0,9	10
7406 --/--	69,2±0,9	12,1±0,8	19,5±2,0	28,2±1,2	45
7421 --/--	68,0±1,2	17,6±1,3	28,3±1,0	34,6±1,1	15
8098 (Бригантиака × Олимп)	69,9±1,1	14,3±0,9	18,5±2,2	35,3±0,8	55
8099 --/--	69,1±0,6	13,6±1,5	17,1±0,6	33,9±1,4	50
8112 --/--	71,5±0,8	13,8±1,0	18,7±1,5	31,6±1,0	80
8120 --/--	72,8±1,0	15,9±0,7	20,5±1,2	32,6±1,5	50
8132 --/--	69,1±1,2	12,1±1,3	19,6±1,1	28,7±2,2	70
8138 --/--	68,0±1,5	17,2±1,1	27,2±0,7	37,5±1,4	5
8140 --/--	78,6±1,7	10,6±0,8	15,1±1,4	20,9±0,8	90
8197 --/--	74,3±1,3	15,6±0,4	21,9±0,8	30,8±1,3	70

Таблица 8

Стойкость к завяданию и восстановительная способность листьев гибридов *P. brigantia* × *A. vulgaris* (2007 г.)

Селекционный номер и комбинация скрещивания	Содержание воды в листьях, % на сырую массу	Водный дефицит в листьях, %	Время, за которое листья теряют 35% воды	Листья, восст. тургор, %
Июль				
7405 (Бригантиака × Леденец)	57,4±0,2	11,5	14 часов 00 мин.	20
7406 --/--	59,9±1,9	12,2	17 часов 10 мин.	45
7421 --/--	57,2±0,4	11,3	14 часов 25 мин.	15
8098 (Бригантиака × Олимп)	58,0±1,1	17,1	16 часов 50 мин.	70
8099 --/--	59,9±0,8	12,2	17 часов 05 мин.	75
8112 --/--	58,9±0,1	18,6	14 часов 10 мин.	70
8120 --/--	57,7±0,4	20,5	14 часов 40 мин.	90
8132 --/--	56,6±1,5	17,9	15 часов 20 мин.	80
8138 --/--	57,5±1,2	18,5	14 часов 35 мин.	5
8140 --/--	59,2±0,3	13,3	18 часов 45 мин.	70
8197 --/--	56,9±1,0	21,7	15 часов 25 мин.	95
Август				
7405 (Бригантиака × Леденец)	57,6±0,8	17,4	10 часов 30 мин.	40
7406 --/--	56,2±0,3	15,9	11 часов 25 мин.	20
7421 --/--	54,7±1,2	14,2	9 часов 05 мин.	15
8098 (Бригантиака × Олимп)	56,4±1,1	18,1	12 часов 50 мин.	85
8099 --/--	57,5±1,6	14,5	10 часов 20 мин.	70
8112 --/--	58,1±0,8	19,0	12 часов 45 мин.	70
8120 --/--	55,3±0,9	21,7	10 часов 25 мин.	80
8132 --/--	54,0±1,2	19,2	12 часов 10 мин.	90
8138 --/--	52,8±0,5	25,1	8 часов 40 мин.	10
8140 --/--	56,9±0,7	20,7	15 часов 20 мин.	90
8197 --/--	54,7±1,3	22,4	13 часов 45 мин.	80

Установлено, что в группе гибридов Бригантиака × Олимп, обладающих повышенной засухоустойчивостью, выделяется форма 8132 с низкими показателями водного режима. И, наоборот, в гибридной группе с

невысокой устойчивостью выделяется гибрид 7405 (Бригантиака × Леденец) с относительно повышенной водоудерживающей способностью.

Таблица 9

**Стойкость к обезвоживанию листьев гибридов
P. brigantiaca × *A. vulgaris***

Селекционный номер и комбинация скрещивания	Время, за которое листья теряют 35% воды		Время, за которое листья теряют 30% воды	
	июль 2006 г.	июль 2007г.	август 2006 г.	август 2007 г.
7405 (Бригантиака × Леденец)	9 ч. 20 мин.	14 ч. 00 мин.	7 ч. 50 мин.	10 ч. 30 мин.
7406 —//—	12 ч. 10 мин.	17 ч. 10 мин.	11 ч. 50 мин.	11 ч. 25 мин.
7421 —//—	9 ч. 30 мин.	14 ч. 25 мин.	7 ч. 30 мин.	9 ч. 05 мин.
8138 (Бригантиака × Олимп)	10 ч. 05 мин.	14 ч.35 мин.	7 ч. 00 мин.	8 ч. 40 мин.
8140 —//—	12 ч. 25 мин.	18 ч. 45 мин.	11 ч. 45 мин.	15 ч. 20 мин.
8197 —//—	10 ч. 15 мин.	15 ч. 25 мин.	8 ч. 30 мин.	13 ч. 45 мин.

Выявленное варьирование признака засухоустойчивости говорит о существовании резерва для создания новых гибридных форм с вероятностью наследования физиологических признаков, обуславливающих засухоустойчивость.

Выводы

На основании исследования комплекса физиологических показателей выделены наиболее устойчивые к засухе гибриды 8120, 8140, 8197, обеспечивающие себе высокую степень засухоустойчивости благодаря тесной взаимосвязи водного режима с факторами окружающей среды и высоким репарационным способностям.

Гибридные формы 8098, 8099, 8112, 8132 и 7406 формируют устойчивое состояние в период недостатка влаги и действия высоких температур за счёт способности поддерживать стабильный уровень оводнённости листьев и высокой водоудерживающей способности в критический период вегетации.

Гибридная группа Бригантиака × Олимп является более перспективной, так как её представители в подавляющем большинстве демонстрируют лучшие адаптивные реакции и повышенную устойчивость в условиях почвенной и атмосферной засухи, чем гибриды Бригантиака × Леденец.

Выявленные в результате исследования особенностей водного режима перспективные сливо-абрикосовые гибриды 8120, 8140 и 8197 (Бригантиака × Олимп) необходимо использовать в селекционной работе на засухоустойчивость абрикоса, алычи и других видов диплоидной алычи.

Список литературы

1. Абрикос / Под ред. В.К. Смыкова / Всесоюз. акад. с.-х. наук им. В.И. Ленина. – М.: Агропромиздат, 1989. – 240 с.
2. Горина В.М., Поляниченко Е.В. Альпийская слива в селекции абрикоса // Материалы IV Междунар. конф. «Проблемы дендрологии, цветоводства, пловодводства, виноградарства и виноделия». – Ялта, 1996. – Т. 2. – С. 17–20.
3. Еремеев Г.Н., Лищук А.И. Отбор засухоустойчивых сортов и подвоев плодовых растений. Методические указания. – Ялта, 1974. – 18 с.
4. Костина К.Ф. Гибриды альпийской сливы с алычй и абрикосом // Отдалённая гибридизация растений и животных. Труды Никитского ботанического сада. – 1978. – Т. 76. – С. 111–121.
5. Костина К.Ф. Значение альпийской сливы (*Prunus brigantiaca* Vill.) в селекции алычи на самоплодность и позднее цветение // Сельскохозяйственная биология. М.: Колос, 1974. – Т. IX. – № 2. – С. 306–307.
6. Кушниренко М.Д., Курчатова Г.П., Крюкова Е.В. Методы оценки засухоустойчивости плодовых растений. – Кишинёв: Штиинца, 1976. – 21 с.
7. Лищук А.И. Методика определения водоудерживающей способности к обезвоживанию листьев плодовых культур // Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур. Методические рекомендации. – Москва, 1991. – С. 33–36.
8. Лищук А.И., Пилькевич Р.А. Полевой метод оценки устойчивости к засухе и высоким температурам // Интенсификация селекции плодовых культур. – Ялта, 1999. – Т. 118. – С. 113–116.

Peculiarities of water regime in hybrids *Prunus brigantiaca* Vill. × *Armeniaca vulgaris* Lam. bred in Nikita Botanical Gardens

Pilkevitch R.A.

The drought resistance studying results of 11 hybrids (*Prunus brigantiaca* Vill × *Armeniaca vulgaris* Lam. bred in Nikita Botanical Gardens have been given. Indicators of leaves water keeping ability and their rehabilitation level of turgor after wilting allow us to select hybrids resistant to drought: 8120, 8140 and 8197 (*Brigantiaca* × *Olymp*).

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА LAMIACEAE

А.Д. ЯРОСЛАВЦЕВА., С.В. ШЕВЧЕНКО, доктор биологических наук

Введение

Вопросы, связанные с решением задач систематики и таксономии, до сих пор являются предметом дискуссий многих учёных [9, 17, 18, 20]. И вполне естественно, что обширное семейство Lamiaceae Lindley также вызывает интерес исследователей. Наше внимание обращено на обособленное подсемейство – Scutellarioideae, которое в своё время по ряду специфических признаков предлагали даже выделить в отдельное семейство [9, 20]; а также подсемейство Lamioideae, представленное типичными для данного семейства видами. На данный момент согласно мнению большинства специалистов довольно специализированное подсемейство Scutellarioideae занимает особую позицию в системе семейства Lamiaceae [2, 17, 18, 20].

Важным аспектом в решении этих вопросов является знание особенностей репродуктивной биологии, поскольку признаки строения и развития генеративных структур часто рассматриваются как таксоноспецифичные. В связи с этим целью исследований было выявление закономерностей процессов цветения, опыления, формирования мужских и женских генеративных структур, семенной продуктивности и особенностей диссеминации трёх видов семейства Lamiaceae, принадлежащих к двум подсемействам: *Lamium glaberrimum* (C. Koch) Taliev и *Sideritis catillaris* Juss. (Lamioideae), и *Scutellaria albida* L. (Scutellarioideae). Результаты данных исследований позволяют нам сравнить особенности репродуктивной биологии этих двух подсемейств.

Объекты и методы исследований

Наблюдения по биологии цветения и опыления проводили по методикам А.Н. Пономарева [15], В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина [5, 6]. Морфологическое описание осуществляли под биноклем МБС–1 согласно классификациям А.А. Фёдорова и З.Т. Артющенко [19]. Потенциальную и реальную семенную продуктивность определяли по методикам Е.А. Ходачек и И.В. Вайнагия [1, 22]. Анатомо-морфологическое изучение генеративной сферы проводили на живом, гербарном и фиксированном материале. Материал на всех стадиях, от самых мелких бутонов до раскрывшихся цветков, фиксировали фиксатором Чемберлена (90:5:5) и Карнуа (6:3:1). Цитоэмбриологические исследования осуществлялись на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятым методикам [14]. Парафиновые срезы толщиной от 9 до 12 мкм делали на ротационном микротоме в зависимости от стадии зафиксированного материала. Препараты окрашивали метиловым зеленым и пиронином с подкраской алциановым синим [25, 26]. Определение

морфометрических данных пыльцы проводили на временных и постоянных препаратах в 10 полях зрения (средний образец не менее 300 штук). Препараты анализировали под микроскопом JENAMED-2 фирмы Цейсс. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-7. Фотографии живого и фиксированного материала делали с помощью камеры Olympus SP-350.

Материал для исследования *S. catillaris* собирали в популяциях, расположенных на склонах нижнего плато Чатырдага северо-восточной экспозиции в мае – сентябре 2003-2007 гг. При изучении *S. albida* наблюдения и сбор материала велись в пределах локальных популяций склонов г. Аюдаг и заповедника «Мыс Мартьян» в мае-июне 2004-2007 гг. Исследования *Lamium glaberrimum* проводили в июне – сентябре 2006-2007 гг. на южном склоне верхнего плато Чатырдага.

Результаты и обсуждение

L. glaberrimum, *S. albida* – многолетние поликарпические травы, а *S. catillaris* является полукустарником [4]. Места их произрастания приурочены к освещённым каменистым участкам различных склонов Главной гряды Крымских гор, при этом *L. glaberrimum*, *S. catillaris* являются эндемичными растениями [3, 11, 12, 13, 16, 20, 21]. Растения корневищные, средней высоты от 20 до 60 см и различной степени опушённости (рис. 1). Так, если у *S. catillaris* наблюдается войлочное опушение как вегетативных, так и генеративных органов, для *S. albida* характерно наличие густо расположенных железистых волосков и трихом различной длины на цветоносных побегах и других вегетативных частях растения, а также на элементах цветка, то у *L. glaberrimum* – голые неопушённые стебли и листья, и лишь венчик покрыт короткими волосками. Стебли у изученных видов большей частью прямые, иногда извилистые, прямостоячие, местами восходящие, четырёхгранные. Количество цветоносных побегов у данных видов на одной особи различно (от 1-2), но в целом весьма многочисленное (в среднем до 20, иногда встречается и больше) [28, 29]. Для всех изученных видов характерно формирование генеративных побегов второго порядка, а в отдельных случаях и третьего [28, 29]. Процесс увеличения репродуктивного усилия за счёт формирования таких побегов может стимулироваться при нарушениях нормального хода развития побегов первого и второго порядков. Так, например, у *L. glaberrimum* в условиях данной ценопопуляции большая часть генеративных побегов обломлена (предположительно съедена). У *S. albida* в отдельные годы мы наблюдали поражения насекомыми и клещами, проявляемые формированием паутины и объеданием.

Анализ антэкологического этапа показал, что характерной особенностью изученных видов является растянутый во времени период цветения, а также наличие нескольких генераций цветения в течение вегетационного периода. Репродуктивные структуры закладываются

только на побегах текущего года. Цветки на цветоносных побегах развиваются в пазухах двух супротивно расположенных прицветных листьев и собраны мутовками в ложные соцветия. Различаются изученные виды количеством цветков в мутовке. В ложных колосовидных соцветиях *S. catillaris* мутовки образованы практически всегда шестью сидячими цветками. У *S. albida* кистеобразные однобокие соцветия формируются за счёт парного расположения однонаправленных цветков. Интересно, что у *L. glaberrimum* число цветков в узле варьирует от 2-х супротивных и основных до 6, за счёт последующего развития ещё 4-х бутонов. При этом формируются мутовки из разновозрастных цветков, которые в дальнейшем не все развиваются и цветут, формирование многих из них затормаживается на различных стадиях, в связи с чем в пределах одной мутовки можно наблюдать как плодоносящие чашечки, так и миллиметровые бутоны (рис. 1). Для *S. catillaris* и *S. albida*, в отличие от *L. glaberrimum*, характерна строгая акропетальная последовательность развития цветков. В период массового цветения у *S. catillaris* одновременно цветущими на одном цветоносном побеге могут быть от 20 до 30 цветков, у *S. albida* – от 3 до 5 цветков, у *L. glaberrimum* – от 1 до 5. Для всех изученных видов характерно перекрывание во времени этапов бутонизации, цветения и плодоношения и возможное прохождение их на одном генеративном побеге.

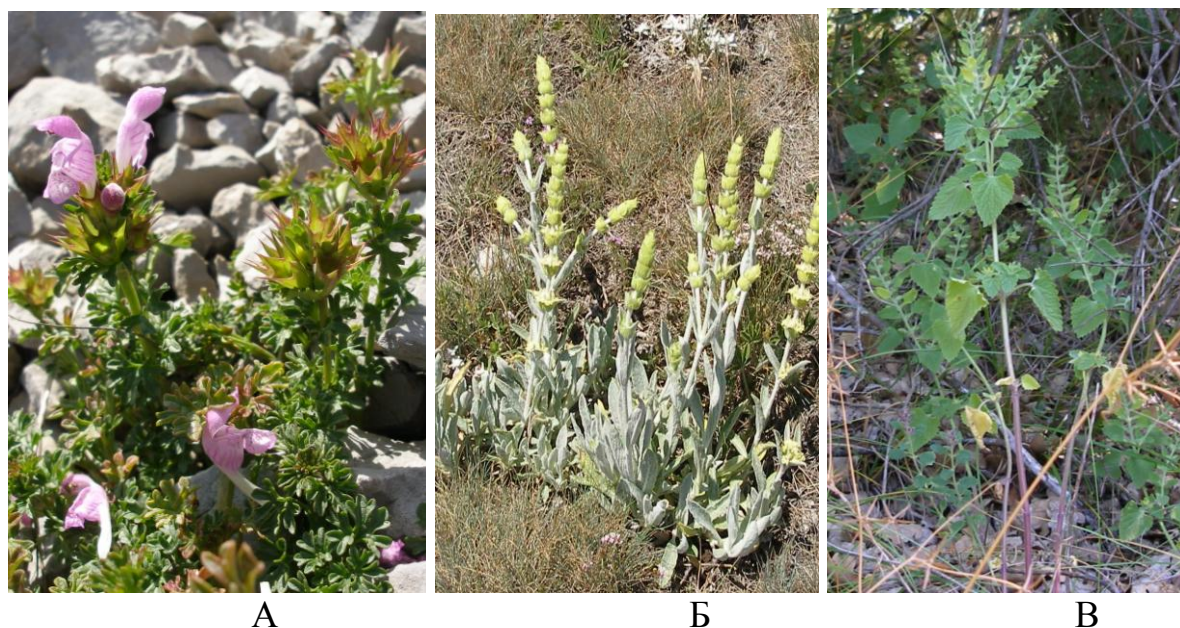


Рис. 1. Общий вид генерирующих особей *L. glaberrimum* (А), *S. catillaris* (Б), *S. albida* (В).

Цветок у изученных видов обоеполюй, зигоморфный, гетеромерный, сидячий. В строении чашечки наблюдаются существенные различия. Несмотря на то, что у всех видов чашечка пятичленная, подпестичная, остающаяся, с характерным частичным срастанием структурных элементов, всё же у *S. albida* её строение детерминировано процессами диссеминации, а именно – формирование двух сегментов, один из которых

объёмный и шлемовидный. У *S. catillaris* и *L. glaberrimum* наоборот, чашечки сходны: колокольчатой или бокаловидной формы, со свободными зубчатыми концами, не претерпевают изменений, обеспечивающих диссеминацию; исключение составляет опушение – войлочное у *S. catillaris* и отсутствующее у *L. glaberrimum* (рис. 2).

Венчик у данных видов спайнолепестный, шлемовидный, опадающий, опушённый, даже у *L. glaberrimum*. Зев широкий, отгиб двугубый, строение венчика различается несущественно. У *L. glaberrimum* верхняя губа дугообразно выпуклая, двулопастная, нижняя губа отогнутая, двураздельная, имеет центробежно-направленные выросты – плеридии (лопастники). Окрашен венчик ярко: цилиндрическая часть трубки желтовато-белая, остальные структуры венчика расписные, розово-фиолетовые. Пыльца, пыльники, чашечка, а также отдельные поверхности брактеев, листьев, близлежащих цветоносных побегов у *L. glaberrimum* окрашены в яркие цвета, что может служить для дополнительной аттракции (рис. 2).

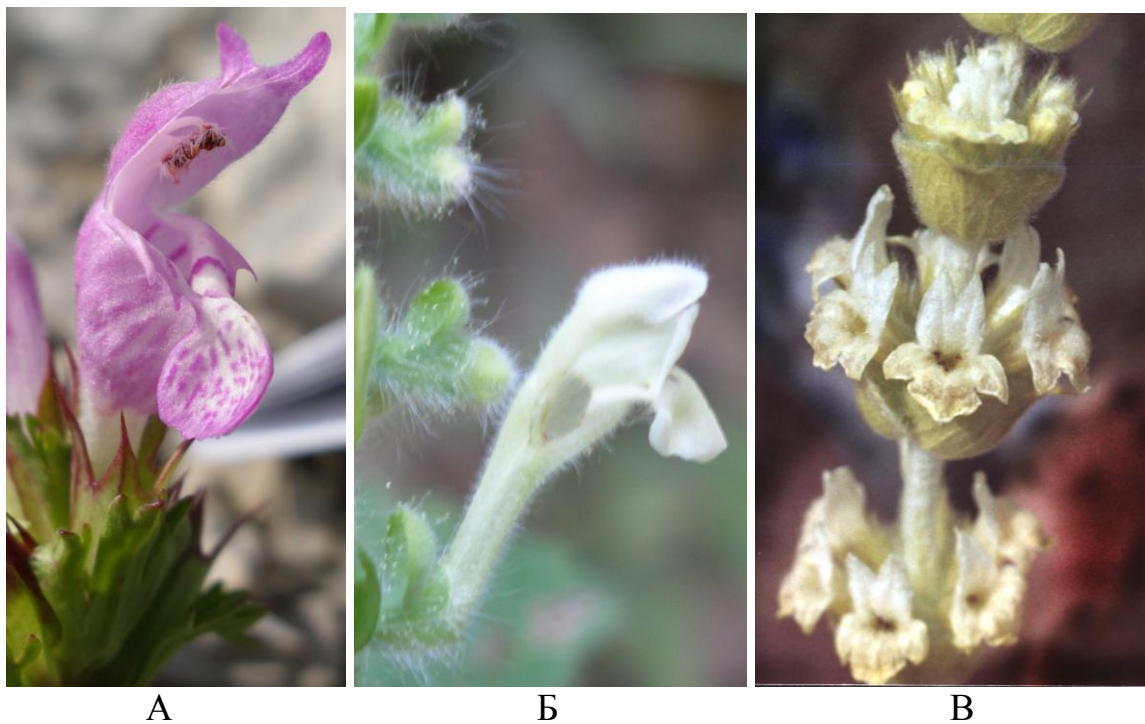


Рис. 2. Цветки *L. glaberrimum* (А), *S. albida* (Б), *S. catillaris* (В).

Из характерных особенностей *S. catillaris* можно выделить светло-жёлтую окраску венчика, сильное опушение покровов цветка, формирование двух волосистых колец на внутренней поверхности венчика (над длинными и под нижними тычинками) [8]. Нижнее кольцо, как указывает А.Л. Тахтаджян [9], защищает нектар, а верхнее, по нашему мнению, защищает цветок от бесполезной потери пыльцы [8]. Интересен тот факт, что длина и форма раскрытого цветка *S. catillaris* в процессе развития очень изменяется, что не наблюдалось ни у одного из изученных видов. Это помогает ускорить открыть доступ к уже готовой пыльце,

несмотря на недоразвитость остальных частей. Верхняя губа прямая, плоская, двулопастная, нижняя губа отклоненная, трёхлопастная (рис. 2).

У *S. albida* венчик белый с зеленоватым оттенком. Интересно отметить, что в отличие от 2 предыдущих видов у *S. albida* верхняя губа 3-лопастная, причём 2 боковые лопасти сомкнуты и зажимают тычинки и рыльце пестика, формируя зев таким образом, что мелкие насекомые не могут соприкоснуться с пылью и быть опылителями (пыльники изолированы от зева с помощью лопастей) (рис. 2). Это можно рассматривать как адаптацию для экономии пыльцы и возможности переноса пыльцы только крупными опылителями, способными запустить рычажно-пружинный механизм действия генеративных элементов. Этот механизм характерен для *S. albida*, хотя процесс опыления у изученных нами видов осуществляется также с помощью крупных насекомых, при том, что иногда встречаются и мелкие посетители цветков (ими являются отдельные перепончатокрылые насекомые, муравьи и мелкие жуки) (рис. 3). Нижняя губа так же, как и у остальных видов выполняет функцию посадочной площадки для насекомых.

При опылении *S. catillaris* агент-переносчик последовательно проникает во все цветки посещаемой мутовки и лишь тогда улетает (рис. 3, Б). Несмотря на ярко выраженный синдром аллогамной и гейтоногамной энтомофилии у *L. glaberrimum*, опылителей, как специфичных, так и неспецифичных при наблюдении с 11 до 16 часов практически не выявлено (рис. 3, А). Важно также отметить, что у *L. glaberrimum* в конце вегетационного сезона выявлены признаки клейстогамии. Свидетельством возможности автогамии также может служить отсутствие пространственного разделения пыльников и рыльца в цветке, а также практически одновременное созревание (готовность) мужских и женских структур к опылению.

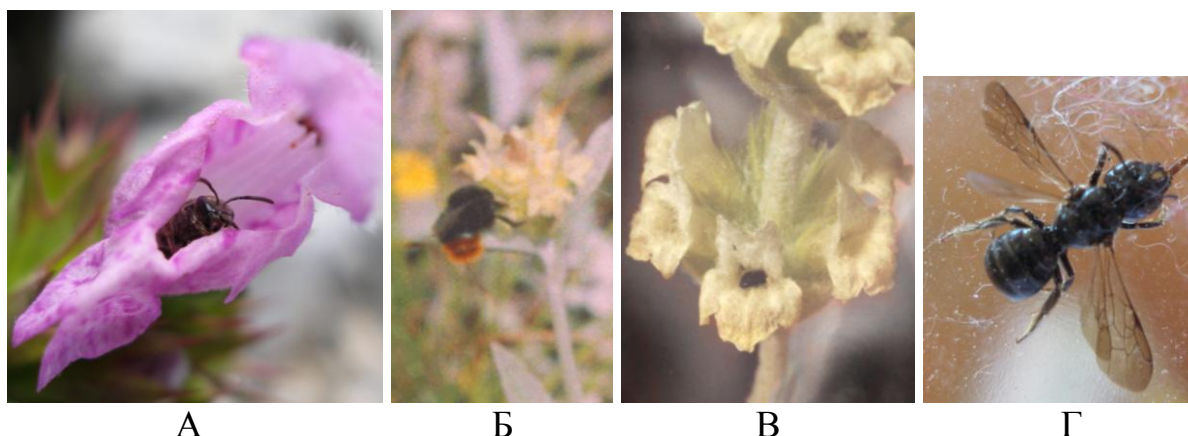


Рис. 3. Опылители: А - *L. glaberrimum*, Б, В – *S. catillaris*, Г – *S. albida*.

Структурные и пространственные особенности андроеца у всех изученных видов подобны, за некоторыми отличиями по форме, окраске и опушению. Андроец четырёхчленный, двусильный. Тычинки скупенные, смещены к верхней губе и изогнуты внутрь цветка (рис. 4). Из-за

апикального изгиба тычиночных нитей у *S. albida* и *L. glaberrimum* пыльники обращены вниз и могут прижиматься к дорсальным частям тела насекомого во время опыления. Связник продолжает тычиночную нить. На поверхности микроспорангия развиваются различные производные эпидермиса: железистые волоски у *S. catillaris*, трихомы вдоль щели и на поверхности редуцированной теки у *S. albida*, у *L. glaberrimum* развиваются желёзки и железистые волоски на внутренних поверхностях тек, а также трихомы, характеризующиеся неравномерным расположением (латеральная сторона тек имеет продольно-линейное опушение, апикальные поверхности завершаются пучками длинных волосков). Созревают пыльники ещё в бутоне. Пыльники верхушечные, четырёхгнёздные, вследствие разрушения перегородки в процессе созревания становятся двутековыми. Андроцей формируется по принципу экономии пыльцы, так, например, у *S. albida* пыльники раскрываются продольной щелью, которая по краю густо опушена ресничками, в пыльниках длинных тычинок наблюдается редукция одной теки. Раскрываются пыльники у всех исследованных видов интрорзно относительно оси цветка и латрорзно относительно рыльца.



Рис. 4. Пыльники коротких и длинных тычинок: А - *L. glaberrimum*, Б – *S. albida* (нп – нормальный пыльник; рт – редуцированная тека; р – рыльце)

Начальные этапы формирования андроцея у *L. glaberrimum*, *S. catillaris* и *S. albida* весьма своеобразно: тычинки закладываются вслед за чашелистиками, и затем из латеральных тканей тычиночного примордия обособляется бугорок венчика. Такая особенность характерна и для других видов семейства *Lamiaceae* [7]. Далее в супэпидермальном слое дифференцируется археспорий, клетки которого впоследствии периклинально делятся и дают начало первичным париетальной и спорогенной клеткам. Интересно, что далее следует ряд антиклинальных делений, результатом которых являются 2 слоя: париетальный слой и

спорогенная ткань и только затем вступают в деление париетальные клетки, продолжая формирование стенки микроспорангия (рис. 5).

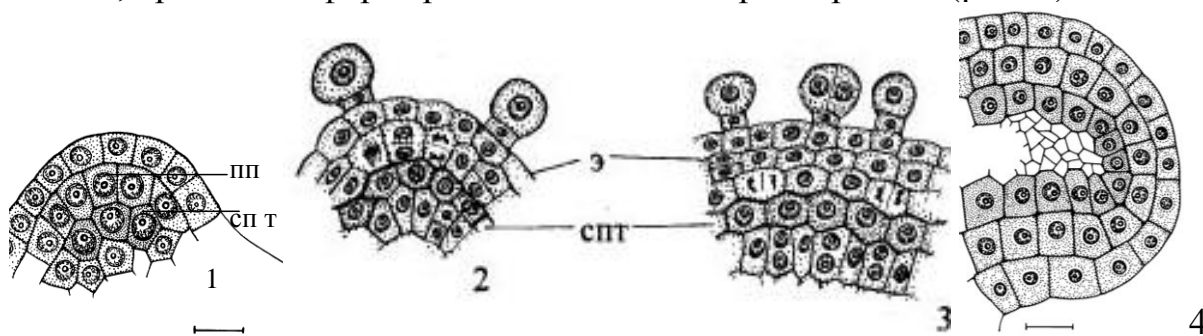


Рис. 5. Начальные этапы развития стенки микроспорангия (формирование париетального слоя и спорогенной ткани) у *L. glaberrimum* (1), *S. catillaris* (2, 3) *S. albida* (4) (э – эпидермис, пп – первичная париетальная клетка, спт – спорогенная ткань). Линейка в рисунках 5-10 равна 10 мкм.

Развитие стенки микроспорангия идёт центробежно. Сформированная стенка состоит из эпидермиса, эндотеция, среднего слоя, тапетума. Спорогенная ткань располагается в 1-2 ряда (рис. 6, А). Каллоза откладывается достаточно толстым слоем, но неравномерно. Тапетум секреторного типа и имеет двойственное происхождение (является дериватом как париетального слоя, так и связника) его клетки часто двуядерные. Клетки выстилающих слоёв различного происхождения существенно различаются морфологически: плотностью цитоплазмы, вакуолизированностью протопласта, размером клеток. Образование тетрады микроспор симультанное. Тетрады тетраэдричного и изобилатерального типов (рис. 6, Б, В).

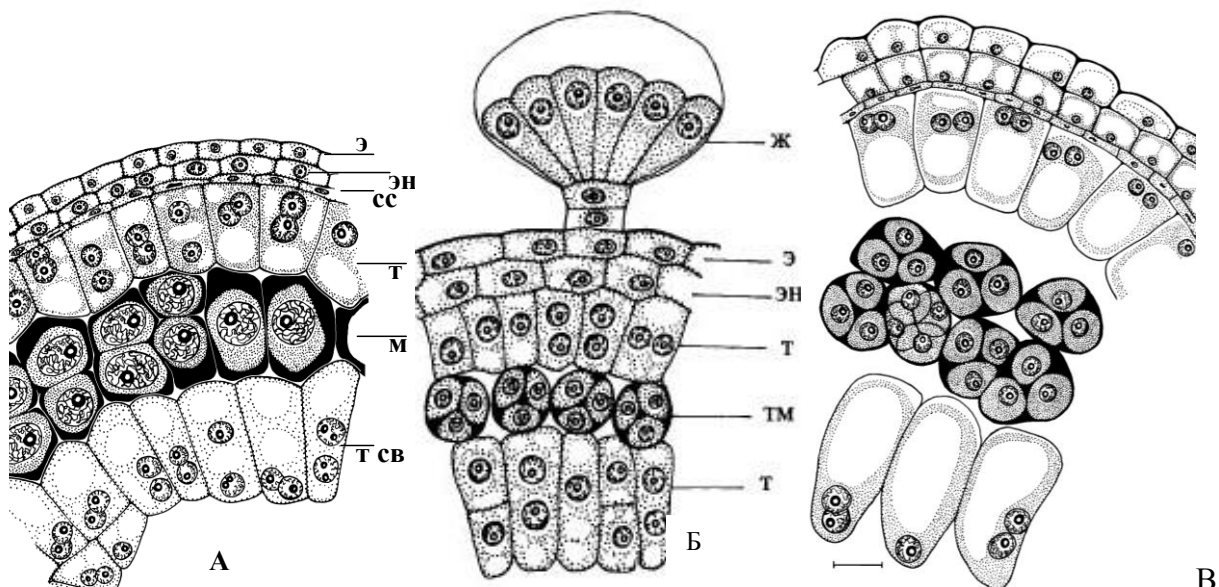


Рис. 6. Основные этапы развития микроспорангия. А – сформированная стенка микроспорангия и обособление микроспороцитов у *L. glaberrimum*, Б, В – образование тетрады микроспор у *S. catillaris* (Б), *S. albida* (В) (эн – эндотеций, сс – средний слой, т – тапетум, м – микроспороциты, т св – тапетум, являющийся дериватом связника, тм – тетрады микроспор)

Дифференцирующий митоз у данных видов весьма длительный процесс, который проходит в ещё закрытом бутоне, его результатом является двуклеточная пыльца (рис. 7). Тапетум дегенерирует очень долго, формируя тапетальную плёнку, которая у *S. catillaris* сохраняется и в зрелом пыльнике (рис. 8, Б). В зрелом пыльнике стенка микроспорангия состоит из эпидермиса и фиброзного эндотеция, пыльца сферическая, двуклеточная (рис. 7, 8). Клетки эпидермиса характеризуются утолщёнными оболочками и наличием кутикулы.

У всех обсуждаемых видов развитие пыльцевых зёрен в длинных и коротких тычинках происходит синхронно, как, например, у *S. catillaris* даже, несмотря на то, что пыльники вскрываются в бутоне в базипетальном порядке и наблюдается некоторая асинхронность дегенерации тапетума в длинных и коротких тычинках (в длинных раньше). У *S. catillaris* иногда встречаются аномалии в мейозе, которые приводят к последующим деструктивным процессам и образованию дефективной пыльцы в виде пустых оболочек, при этом тапетум лизирует, в эндотеции не откладывается фиброза и, в конечном итоге, пыльник не раскрывается и полностью дегенерирует.

Пыльца двуклеточная, по размеру и по качеству более или менее однородна во всех 4 пыльниках, некоторая разнородность проявляется в наличии крупных полиплоидных пыльцевых зёрен и мелких дефективных или пустых, что иногда свойственно *L. glaberrimum* и особенно выражено у *S. albida*. Поверхность пыльцевых зёрен гладкая, без видимых выростов, покрыта полленкитом, это способствует склеиванию пыльцевых зёрен и прикреплению к насекомым-опылителям (рис. 7, 8).

Поскольку качество пыльцы в определенной степени обуславливает конечный результат процесса опыления и оплодотворения, был проведён анализ зрелой пыльцы по нескольким показателям. Морфологическая оценка показала, что большинство пыльцевых зёрен в пыльниках выполнены, но встречаются полиплоидные и дефективные. Морфометрические данные свидетельствуют о большей частью средних размерах пыльцевых зёрен, за исключением полиплоидных (табл. 1).

Изучение жизнеспособности пыльцы *S. catillaris* и *S. albida* с помощью проращивания на растворах сахарозы различной концентрации однозначных результатов не дало. Это вполне соответствует литературным данным, согласно которым пыльца многих представителей семейства *Lamiaceae* плохо прорастает на искусственных средах. Пыльца *S. catillaris* набухает и проклёвывается при концентрации 20%, а при концентрации 30-35% (при температуре +35-40°C) встречаются отдельные проросшие пыльцевые зёрна. Проращивание пыльцы *S. albida* наилучшие результаты показало при концентрации сахарозы 10% и температуре 25°C.

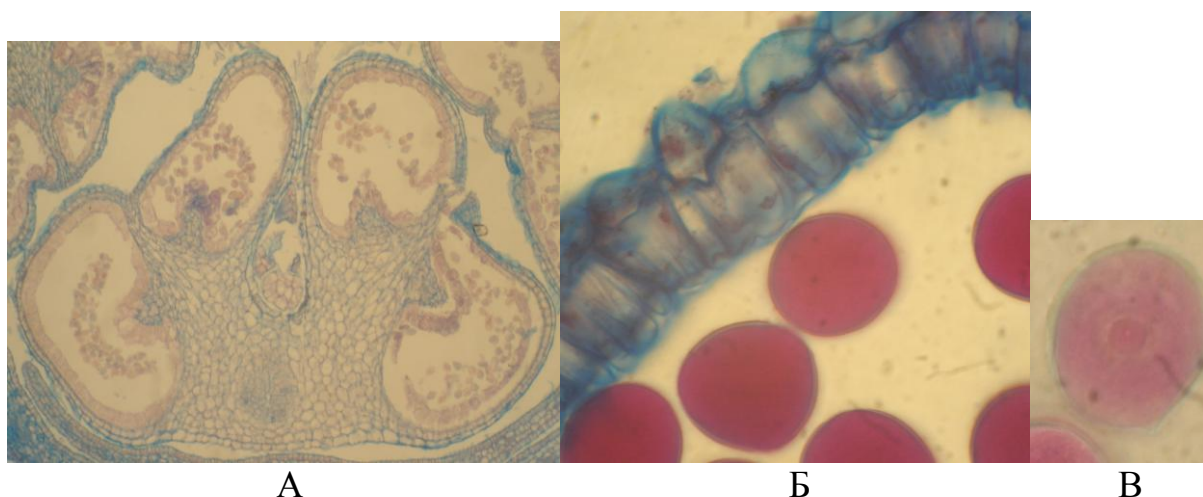


Рис. 7. Микроспорангий *L. glaberrimum*: А – на стадии дифференцирующего митоза, Б – фрагмент стенки зрелого микроспорангия, В – зрелое пыльцевое зерно.

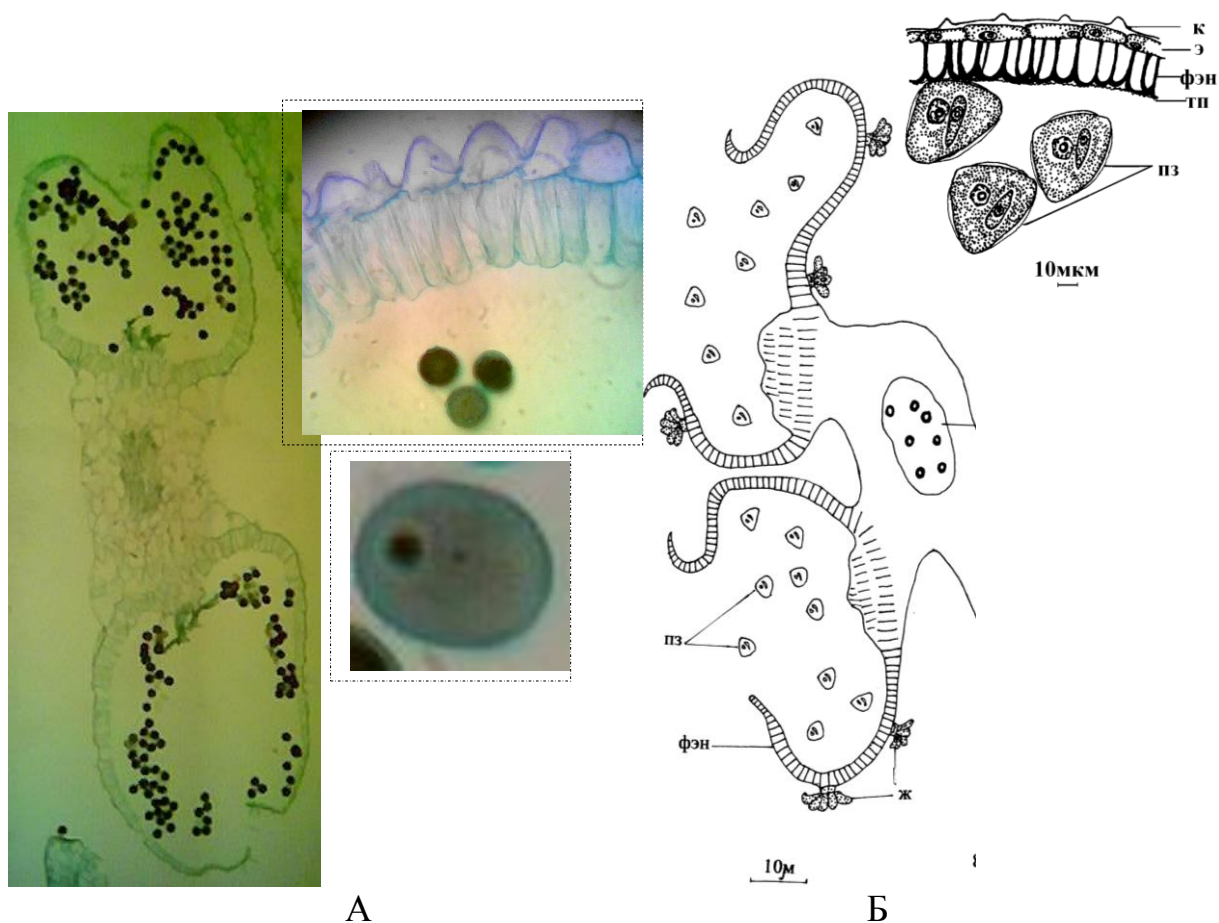


Рис. 8. Зрелый микроспорангий, фрагмент стенки, зрелое пыльцевое зерно *S. albida* (А), зрелый микроспорангий, фрагмент стенки *S. catillaris* (Б) (к – кутикула, фэн – фиброзный эндотелий, тп – тапетальная плёнка, пз – пыльцевые зёрна).

Таблица 1
Анализ морфометрических показателей зрелой пыльцы *S. catillaris*,
L. glaberrimum, *S. albida* (пз – пыльцевые зёрна)

Вид растения		<i>Sideritis catillaris</i>		<i>Lamium glaberrimum</i>		<i>Scutellaria albida</i>		
Морфологические показатели		Зрелая пыльца двуклеточная		Зрелая пыльца двуклеточная		Зрелая пыльца двуклеточная		
		Морфологически выполненные ПЗ	Аномальные ПЗ	Морфологически выполненные ПЗ	Аномальные ПЗ	Морфологически выполненные ПЗ	Аномальные ПЗ	Полиплоидные ПЗ
Количественные показатели	%-ное соотношение в пробе	92,33	7,67	81,5	18,5	91,34	8,66	5,42%
	Размер (мкм)	26,71± ±1,085	23,35± ±2,97	30,76± ±1,41	27,02± ±1,68	15,48± ±1,41	12,66± ±1,68	18,1± ±1,68

Гинецей у изученных видов ценокарпный, олигомерный. Пестик сложный, состоит из 2 плодолистиков, разделённых перегородками, это приводит к образованию завязи с 4 выпяченными гнёздами, в каждом гнезде по одному семязачатку (рис. 9). Завязь верхняя, поверхность её гладкая, голая. Столбик гинобазический, изогнут в апикальной области, занимает центральное положение между 4 гнёздами завязи и между тычинками. Рыльце у изученных видов различным образом двойственно расщеплено.

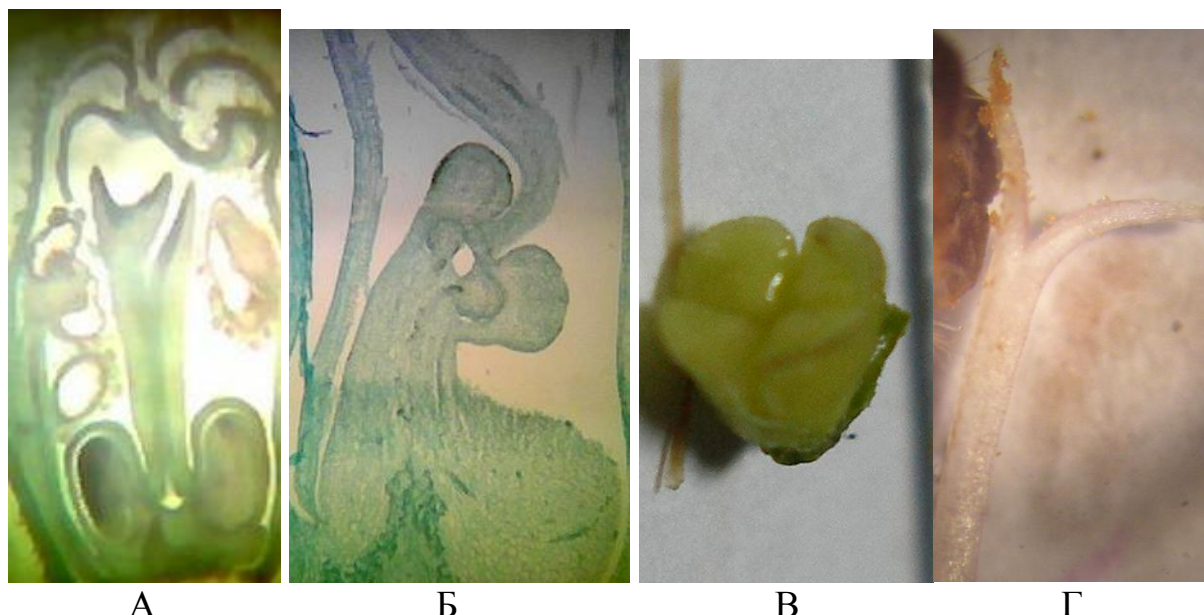


Рис. 9. Гинецей *S. catillaris* (А) *S. albida* (Б), *L. glaberrimum* (В, Г).

Стоит обратить внимание на строение столбика *S. catillaris*, он прямой, имеет складку, образующую под рыльцем воронковидную трубку с продольной щелью для улавливания пыльцы. Привлекает насекомое

нектар, обильно выделяемый нектарниками. У *S. albida* секрет выделяется разросшимся асимметричным гинофором. Гинофор по форме конический: в базальной части расширенный, 3-лопастной, а в апикальной части заужен и изогнут. За счёт этого у *S. albida* своеобразно расположение завязи в пространстве: она наклонена к нижней губе под углом 45°. Такое своеобразное строение завязи и цветоложа обеспечивает доступ к нектару (средняя лопасть гинофора занимает центральное положение в трубке венчика), а завязь избегает возможных механических повреждений при посещении насекомыми цветка. Под завязью у *S. catillaris* и *L. glaberrimum* расположен четырёхлопастной нектарный диск.

Семязачаток анатропный, по типу поворота в гнезде и направлению фуникулуса восходящий, унитегмальный, тенуицеллярный, имеется фуникулярный обтуратор (рис. 9, А). Это свойственно многим представителям данного семейства [7, 10, 27]. У *S. albida* семязачаток анатропный только на ранних этапах развития, а в зрелом состоянии гемитропный. Микропиле длинное, изогнутое. На отдельных частях поверхности семязачатка *L. glaberrimum* и *S. albida* развиваются немногочисленные желёзки.

Заложение в цветке примордиев мегаспорофиллов происходит в последнюю очередь, они формируют впоследствии столбик пестика. Под ними в образующейся полости развиваются 4 примордия семязачатков. В субэпидермальном слое каждого примордия дифференцируется археспорий. Чаще всего он 1-клеточный (у *L. glaberrimum* 2-клеточный), впоследствии преобразуется в мегаспороциты (рис. 10, А, Б), зародышевый мешок формируется, практически всегда, один. Тетрада мегаспор линейная, функционирующей является халазальная мегаспора (рис. 10, В, Г).

Зародышевый мешок вытянутый, изогнутый в халазальной части, моноспорический и развивается по Polygonum-типу (рис. 10). Зрелый гаметофит семиклеточный, состоит из хорошо дифференцированного яйцевого аппарата (яйцеклетки и двух грушевидных синергид), центральной клетки, повторяющей форму зародышевого мешка с ядром смещенным в халазальную часть, и трёх антипод (рис. 11). Полярные ядра сливаются до оплодотворения. У *S. catillaris* и *L. glaberrimum* из халазальной части нуцеллуса дифференцируется (согласно классификации И.И. Шамрова [24]) постаментоподиум, постамент в процессе развития зародышевого мешка дегенерирует, а клетки подиума утолщаются, выполняя, по всей видимости, функции гипостазы. У *S. albida* эта структура отсутствует, и в халазальной части формируется только постамент (рис. 10, В – Д). Внутренний эпидермис интегумента вдоль поверхности гаметофита у всех трёх видов дифференцируется в тапетум, который расположен вдоль поверхности тетрады мегаспор, а в процессе увеличения размеров гаметофита уровень его со стороны халазы уменьшается и у данных видов он различен (рис. 10).

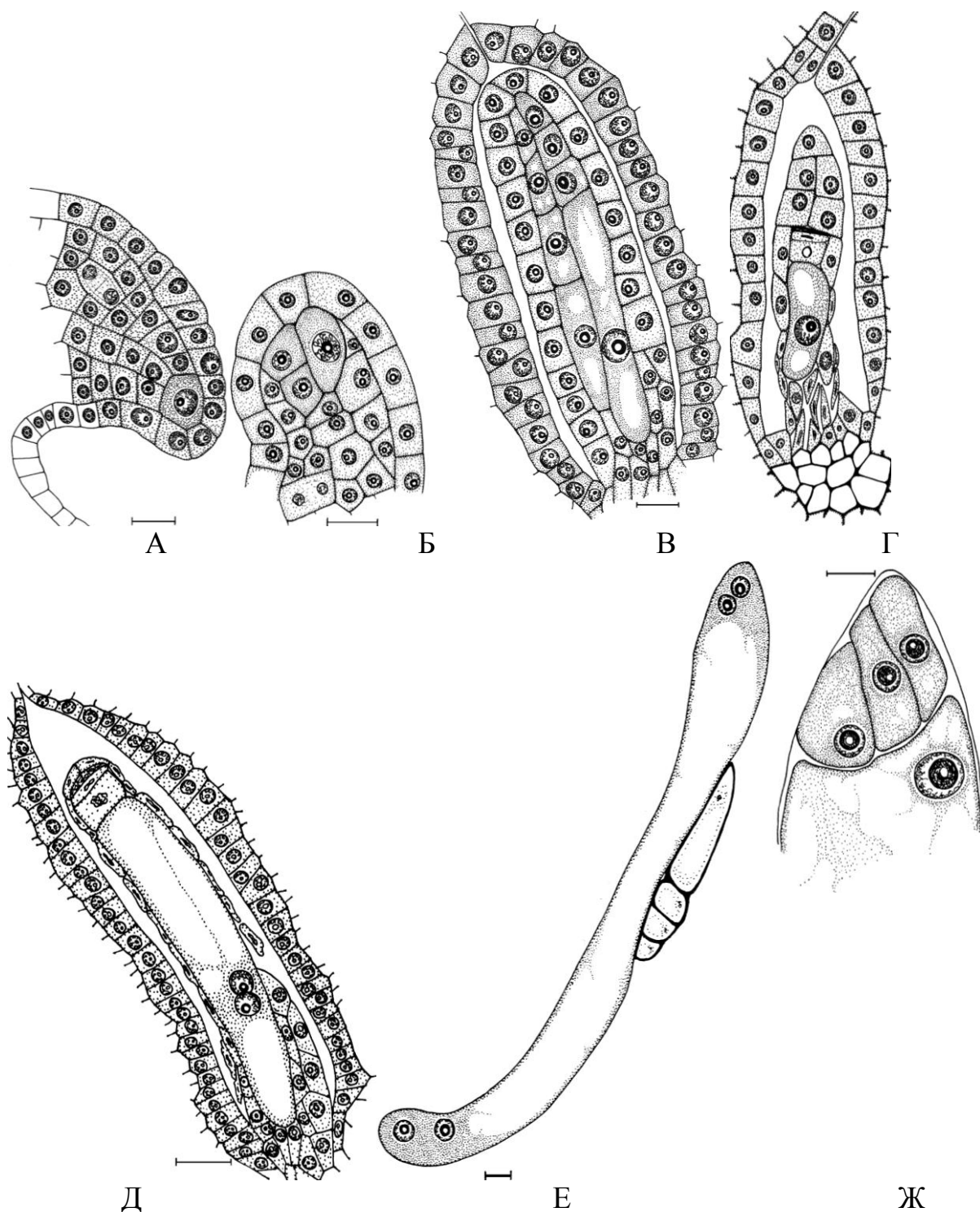


Рис. 10. Развитие женской генеративной сферы: А – археспориальная клетка (*S. catillaris*), Б – диада мегаспор и мейозит (*L. glaberrimum*), В – тетрада мегаспор (*L. glaberrimum*), функционирующая халазальная мегаспора, Г – одноядерный зародышевый мешок (*S. catillaris*) Д – двуядерный зародышевый мешок (*S. albida*), Е – 4-хядерный зародышевый мешок (*L. glaberrimum*), Ж – недифференцированный яйцевой аппарат (*L. glaberrimum*).

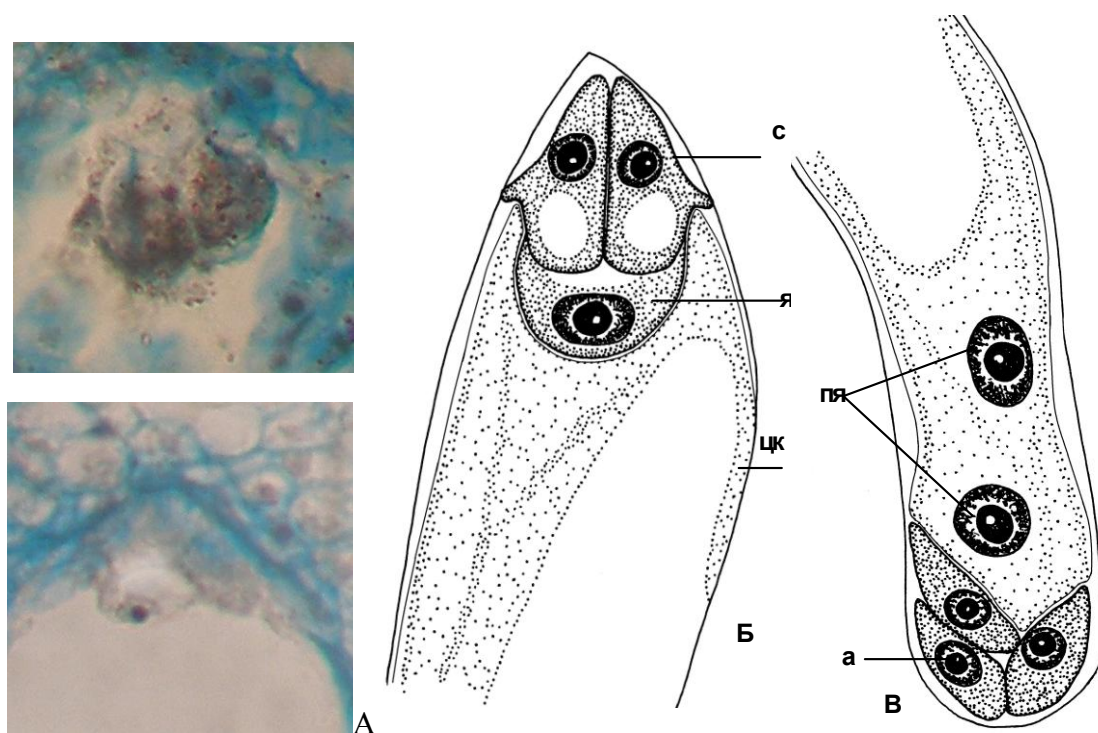


Рис. 11. Схема строения зрелых женских генеративных структур: А – фото яйцевого аппарата *S. albida*, Б – яйцевой аппарат *L. glaberrimum*, В – антиподы и полярные ядра *L. glaberrimum* (фо – фуникулярный обтуратор, и – интегументы, м – микропиле, ит – интегументальный тапетум, сп – сосудистый пучок, с – синергиды, я – яйцеклетка, цк – центральная клетка, пя – полярные ядра, а – антиподы).

На этапе семяношения у *S. catillaris*, *L. glaberrimum*, *S. albida* обнаруживается наличие как сходных морфологических и общебиологических признаков, так и черт различия. Завязывание семян, их развитие и строение у трёх видов весьма сходны. Период плодоношения и диссеминации длителен, во многом совпадает с периодом бутонизации и цветения, даже в пределах одного соцветия. Это связано с постепенным и растянутым во времени процессом развития соцветия, а соответственно, с самим процессом цветения. Такая особенность встречается и у других представителей семейства *Lamiaceae*, например, у *Stachys sieboldii* Miq., *Lavandula vera* D.C., *L. spika* D.C. [23, 27]. Семена развиваются в усыхающей, остающейся на побеге чашечке, не закрывающейся у *L. glaberrimum* и *S. catillaris* и закрывающейся с приспособлениями для диссеминации в виде шлемовидного выроста у *S. albida* (рис. 12). В чашечке также развивается 4 односемянных орешкообразных мерикарпия, отличающихся у изучаемых видов размерами, формой, поверхностью экзокарпия (рис. 12), так, например, у *S. albida* на плодах развиваются волоски. Плоды односемянные. Зародыш у данных видов прямой, кроме *S. albida*, у которого он изогнут.

Диссеминация у *S. catillaris*, *L. glaberrimum*, *S. albida* осуществляется посредством механического воздействия на сухое соцветие. В роли

механического фактора могут выступать сильные ветра, характерные для Крымских гор, а также различные животные. Этими же факторами обуславливается и распространение семян. Механизм диссеминации у *S. albida* весьма своеобразен (рис. 12, Ж): F_1 – механическое воздействие на шлемовидный вырост; F_2 – давление, оказываемое шлемовидным выростом на линию соединения «створок» и на нижнюю часть верхнего сегмента в целом; при этом создаётся напряжение в месте сочленения верхней «створки» с цветоножкой и нижней «створкой». Под воздействием вышеуказанных сил цветоножка отклоняется (1), но оказывает противодействие F_1 и F_2 , в результате чего начинается растрескивание «створок» в направлении от цветоножки; в результате разрыва «створок» начинается обратное поступательное движение (2), и семена выстреливаются; нижняя «створка» за счёт изменения формы пружинит и создаёт дополнительную выталкивающую семена силу (3).

Процессы семяношения и диссеминации у данных видов имеют ряд различий, заключающихся в различных сроках их прохождения, а также рядом специфических для вида особенностей. У *S. catillaris* процесс увядания венчика растянут во времени, и он длительное время сохраняется на растении, пока не высохнет окончательно, при этом молодые, нежные плоды могут находиться под защитой усохших частей цветка достаточно долго. У *L. glaberrimum* сохранность молодых семян с неотвердевшим экзокарпием осуществляется в осыпи, поэтому они легко извлекаются при незначительном воздействии на чашечку и нисколько не задерживаются в ней после созревания. Выпадая, семена попадают в каменистую осыпь, заглубляясь при естественном её движении. Следует добавить, что визуальная оценка зреющих плодов *L. glaberrimum* показала замирание развития на различных этапах, в том числе и на поздних. Так, например, семена молочной зрелости (3,5-4 мм) оказывались невыполненными. У *S. albida* защита семян обеспечивается чашечкой, которая закрывается, а особенности её строения обеспечивают необычный механизм диссеминации: чашечка при усыхании расчленяется на 2 сегмента, давление на верхний сегмент со шлемовидным выростом запускает механизм, и семена выстреливаются. Особую роль при этом играет дугообразно утолщенная цветоножка, которая создаёт дополнительную упругость.

У *S. catillaris*, *S. albida* выявлен высокий уровень завязываемости семян, и различный уровень репродуктивного усилия для формирования генеративных побегов первого и второго порядка. Коэффициент реальной семенной продуктивности (КРСП) *S. catillaris* составляет в среднем 63 – 68 %. КРСП *S. albida* составляет 63-65%, при этом численные значения репродуктивного успеха были в пределах 60%. Уровень завязываемости семян у *L. glaberrimum*, в отличие от *S. catillaris* и *S. albida*, весьма variabelен в пределах соцветия и особи. Но в целом семенификация составляет 60-70%.

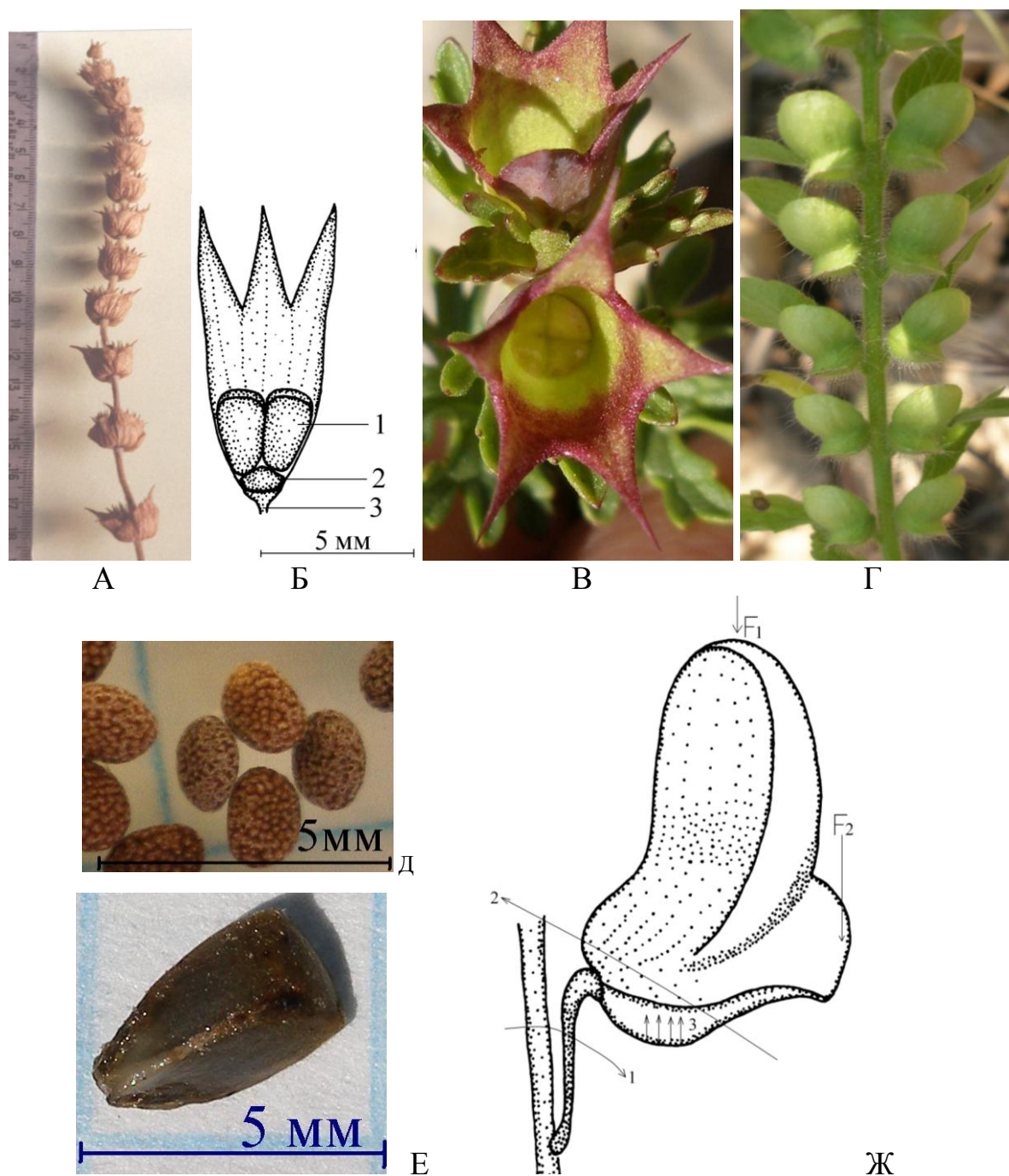


Рис. 12. Плодоношение и особенности диссеминации: А – общий вид плодоносящего побега *S. catillaris*; Б – схема строения чашечки *S. catillaris* в период плодосозревания (1 – семена, 2 – усохшее цветоложе, 3 – редуцированная цветоножка); В – чашечки *L. glaberrimum* с развивающимися плодами; Г – общий вид плодоносящего побега *S. albida*; Д – зрелые плоды *S. albida*; Е – зрелый плод *L. glaberrimum*; Ж – схема воздействия сил при диссеминации *S. albida* (см. описание в тексте).

В отдельные годы развитие семян *S. albida* может прерываться из-за повреждения (поедания) мелкими насекомыми. В связи с этим не только существенно снижаются показатели реальной семенной продуктивности и репродуктивного успеха, но и увеличивается разница между значениями

КРСП и РУ. Подобные изменения этих численных показателей наблюдаются и у *L. glaberrimum* при объедании верхушек генеративных побегов и торможении развития при засухе.

Выводы

1. Таким образом, анализ особенностей репродуктивной биологии *S. albida*, *S. catillaris* и *L. glaberrimum* показал таксоноспецифичность и определённую консервативность эмбриологических элементов, а также выраженное их родство, которое проявляется в типах генеративных структур. Различия же отмечены, в основном, во внешнем строении репродуктивных органов и связаны с четко определенными идиоадаптациями – приспособлениями данных видов к опылению и диссеминации.

2. Особое положение занимает *S. albida*, несмотря на то, что многие признаки у неё типичны для семейства Lamiaceae. Специфичность *S. albida* в достаточной степени выражена в наличии ряда особенностей: неполноценность длинных тычинок, оригинальное строение чашечки, которая видоизменяется в процессе цветения и сохраняется, обеспечивая диссеминацию; форма губ венчика, обуславливающая рычажный механизм движения генеративной части цветка; трансформированность цветоложа и ассиметричное расположение гинецея; гемитропный тип семязачатка, отсутствие подиума в нём, изогнутая форма зародышевого мешка и зародыша, особый тип эндоспермогенеза, наличие многоклеточных эндоспермальных микропиллярных гаусториев.

3. В результате анализа полученных данных по изучению антэкологии *S. catillaris*, *L. glaberrimum* и *S. albida* выявлен ряд приспособлений к аллогамии и энтомофилии: выразительные цветки собраны в соцветия, пыльца покрыта полленкидом для прикрепления к насекомым; на пыльниках присутствуют трихомы и железистые волоски, принимающие участие в процессах переноса пыльцы крупными насекомыми и её экономии; нектарный диск, выделяющий ароматические вещества для привлечения насекомых. У *L. glaberrimum* обнаружены также синдромы клейстогамности, а также элементы дополнительной аттракции в виде окрашивания различных вегетативных структур.

4. Ход и особенности развития микроспорангия *S. catillaris*, *L. glaberrimum* и *S. albida*, формирование двуклеточной пыльцы в ещё закрытом бутоне свидетельствуют о свойственном данным видам явлении протерандрии, образование большого количества морфологически нормальных пыльцевых зёрен (в среднем от 80% и более 90%) – о готовности пыльцы к опылению. Наличие полиплоидной пыльцы у *S. albida* свидетельствует об экстремальных условиях во время мейоза.

5. Анализ развития мегаспорангия серьёзных аномалий данных процессов не выявил, а морфологические особенности строения женских репродуктивных элементов позволяют предположить возможность обеспечения эффективного процесса оплодотворения и формирования

семян, об их результативности свидетельствует наличие большого количества выполненных семян у данных видов, хотя недостаток опылителей снижает семенную продуктивность. Как приспособление для порогамного оплодотворения характерно наличие фуникулярного обтуратора и нуцеллярного колпачка. Слияние полярных ядер осуществляется до оплодотворения.

6. Изучение процессов плодоношения и диссеминации показало, что для *S. catillaris*, *L. glaberrimum* и *S. albida* характерными являются аллохория и, в частности, механохория, при этом показатели процента семенификации (в среднем выше 60%) свидетельствуют о достаточном уровне реальной семенной продуктивности для возобновления видов в естественных условиях. При этом нельзя не отметить, что растения характеризуются высоким уровнем репродуктивного усилия и неплохим запасом прочности репродуктивной системы за счёт формирования цветonoсных побегов различных порядков, дополнительных бутонов в мутовке и апикальных мутовок, которые начинают активно развиваться при каких-либо повреждениях растения.

7. Таким образом, если согласно наличию особых черт антэкологии и диссеминации, а также специфических эмбриологических признаков выделение в семействе *Lamiaceae* подсемейства *Scutellarioideae* правомерно, то для выделения отдельного семейства *Scutellariaceae*, по нашему мнению, оснований недостаточно.

Список литературы

1. Вайнагий Н.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. – 1974. – Т.59 – №6. – С. 826–831.
2. Васильченко И.Т. Морфология прорастания губоцветных (сем. *Labiatae*) в связи с их систематикой // Тр. БИН АН СССР. – 1947. – Сер. I. – Вып. 6. – С. 72–104.
3. Вульф Е.В. Флора Крыма. Вьюнковые – паслёновые. – М.: Колос, 1966. – Т. III – Вып. 2. – 256 с.
4. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта, НБС-ННЦ, 1996. – 126 с.
5. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры. – Ялта: ГНБС, 1986. – 38 с.
6. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры. – Ялта : ГНБС, 1986. – 44 с.
7. Дзевалтовский А.К., Поліщук В.С. Особливості морфогенезу квітки у деяких представників родини губоцвітих (*Labiatae* Juss.) // Укр. Ботан. журнал. – 1974. – Т. XXXI, №5. – С. 645–648.

8. Дьяченко А.Д. До біології цвітіння *Sideritis catillaris* L. (Lamiaceae) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. Тематичний збірник інституту екології Карпат НАН України. – Вип. 6. – 2004. – Львів: Ліга-Прес, 2005. – С. 38–39.
9. Жизнь растений. В 6-ти томах / Под ред. Тахтаджяна А. Л. – М.: Просвещение, 1981. – Т.5(II). – 404 с.
10. Камелина О.П., Дзевалтовский А.К. Семейство *Lamiaceae* / Сравнительная эмбриология цветковых растений *Davidiaceae* – *Asteraceae*. – Л.: Наука, 1987. – С. 225–236.
11. Никифоров А.Р., Волошин Р.Р. *Lamium glaberrimum* (C. Koch) Taliev (*Lamiaceae* Juss.) в экосистеме подвижной осыпи южного склона горы Эклизи-Бурун (верхнее плато яйлы Чатыр-Дага) и в культуре ex situ в Южном Крыму. / Тематический сб. науч. тр. «Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана». 2005г. – Симферополь. – Вып. 15. – С. 29–38.
12. Определитель высших растений Крыма / Под ред. Рубцова Н.И. – Л.: Наука, 1972. – 504 с.
13. Определитель высших растений Украины / Под ред. Доброчаева Д.Н., Котова М.И. – Киев: «Наукова думка», 1987. – С. 302.
14. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений – М. Агропромиздат, 1988. – 271с.
15. Пономарёв А.Н. Изучение цветения и опыления растений. Полевая геоботаника. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – Ч. 2. – С. 9–19.
16. Рыфф Л.Э. Редкие растения осыпей Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. – 2001. – Т.120. – С. 58–63.
17. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М. – Л.: Наука, 1966. – 610 с.
18. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
19. Фёдоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. – Л.: Наука, 1975. – 350 с.
20. Флора СССР. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. XX. – 555 с.
21. Флора УССР. – К.: Академия наук УССР, 1962. – Т. IX. – 590 с.
22. Ходачек Е.А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Ботан. журнал. – 1970. – Т. 55. – №7. – С. 995–1010.
23. Чоркина Н.Г., Чиботару А.А., Челак В.Р., Маринеску М.Ф. Цветение, опыление и семенная продуктивность у стахиса // Проблемы репродуктивной биологии растений. Тезисы докладов симпозиума (4-6 июня 1996). – Пермь, 1996. – С. 224–227.
24. Шамров И.И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Ботан. журн. – Т. 87. – 2002. – № 10. – С. 1–30.
25. Шевченко С.В., Ругузов И. А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зелёным и пиронином // Бюлл. Никит. ботан. сада. – 1986. – Вып. 60. – С. 99–101.

26. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Цитолого-эмбриологические исследования высших растений. Сб. науч. трудов – Т.113. – 1992. – С.52–61.

27. Шоферистова Е.Г. Морфогенез генеративных органов лаванды // Исследования по физиологии, биохимии, цитологии и радиобиологии растений. Труды Никит. ботан. сада. – 1970. – Т. 46. – С.178–183.

28. Ярославцева А.Д. Особенности цветения и семяобразования у *Scutellaria albida* L. (сем. *Lamiaceae*) // Бюлл. Никит. ботан. сада. – 2005. – Вып. 91. – С. 97–103.

29. Ярославцева А.Д. Репродуктивная биология *Lamium glaberrimum* (С. Koch) Taliev (сем. *Lamiaceae*) // Вісник Київськ. нац ун-ту ім. Т.Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – Вип. 12-14. – 2007. – С. 100–107.

Reproductive biology in some species from family Lamiaceae

Yaroslavtseva A.D., Shevchenko S.V.

The results of the investigation of antecology, development of male and female generative structures, seed and seeding in *Sideritis catillaris*, *Lamium glaberrimum* and *Scutellaria albida* have been given in the comparative aspect. Conclusion about specificity of the described features and systematic belonging of genus *Scutellaria* (subfamily Scutellarioideae) has been done.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Автономной Республики Крым

РЕФЕРАТЫ

УДК 581.162.2:582.675.1

Шевченко С.В., Зубкова Н.В. Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Clematis* L. (сем. Ranunculaceae Juss.) // Труды Никит. ботан. сада. – 2008. – Т. 129. – С. 6–21.

Представлены результаты изучения биологии цветения и формирования генеративных структур 3-х видов и 6-ти сортов *Clematis* L., приведена их сравнительная характеристика. Выявлены отдельные причины слабого завязывания семян у изученных сортов, и рекомендованы сорта и виды для использования их при гибридизации.
Ил.13. Табл.2. Библ. 14.

УДК 582. 661. 56: 632. 111.5

Губанова Т.Б. Сравнительная характеристика низкотемпературной устойчивости стеблевых и листовых суккулентов // Труды Никит. ботан. сада. – 2008. – Т. 129. – С. 22–36.

Представлены результаты исследований механизмов формирования морозостойкости стеблевых и листовых суккулентов на примере видов семейств *Saxifragaceae* и *Crassulaceae*. Установлено, что низкотемпературная адаптация стеблевых и листовых суккулентов связана с особенностями водного режима и углеводного обмена.
Ил.4. Табл. 4. Библ.18.

УДК 582.42: 581.3

Ругузова А.И. Формирование женской репродуктивной сферы у *Ephedra arborea* Lag. и *Ephedra distachya* L. (*Ephedraceae*) в Крыму // Труды Никит. ботан. сада. – 2008. – Т. 129. – С. 37–46.

В статье приводится детальное описание формирования женского гаметофита у *E. arborea* и *Ephedra distachya* L. в условиях Крыма. На примере данных видов обсуждаются некоторые особенности формирования женских репродуктивных структур у видов семейства *Ephedraceae*.
Ил. 7. Библ. 19.

УДК 582.683.2:581.16(477.75)

Кузьмина Т.Н. Некоторые аспекты цветения и плодоношения *Cardamine graeca* L. (сем. Brassicaceae) в Крыму // Труды Никит. ботан. сада. – 2008. – Т. 129. – С. 47–56.

Дана характеристика особенностей сезонной и суточной динамики формирования репродуктивных структур *Cardamine graeca* L., исчезающего вида флоры Крыма. Определен тип опыления, выявлен критический период развития репродуктивных структур и зависимость между числом сформированных соцветий и плотностью популяции.

Ил. 6. Табл. 2. Библ. 19.

УДК 634.25:631.526.3:581.13

Иващенко Ю.В. Оценка сортов и форм персика по степени активности фотосинтетического аппарата: методические аспекты // Труды Никит. Ботан. сада. – 2008. – Т. 129. – С. 57–70.

Приведены данные по фотоактивности листового аппарата сортов и форм персика на основе измерения флуориметрических показателей. Выделены благоприятные периоды для проведения диагностики и отбора перспективных в отношении потенциальной продуктивности растений. Даны рекомендации по использованию наиболее информативных флуориметрических показателей в оценке фотоактивности фотосинтетического аппарата.

Ил. 2. Табл. 4. Библ. 24.

УДК 582.683.2:581.3

Кузьмина Т.Н., Шевченко С.В. Формирование мужской и женской генеративных сфер *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. (сем. Brassicaceae) // Труды Никит. ботан. сада. – 2008. – Т. 129. – С. 71–86.

Дана характеристика процессов формирования стенки микроспорангия и пыльцевых зерен, а также семязачатка и зародышевого мешка раритетного вида флоры Крыма - *Brassica taurica*. Установлены признаки адаптации генеративных структур к аллогамии.

Ил. 3. Табл. 2. Библ. 41.

УДК 634.21:634.22:631.527.5:58.032

Пилькевич Р.А. Особенности водного режима гибридов *Prunus brigantia* Vill. × *Armeniaca vulgaris* Lam. селекции Никитского ботанического сада // Труды Никит. ботан. сада– 2008. – Т. 129. – С. 87–99.

Представлены результаты изучения засухоустойчивости 11 гибридов *Prunus brigantia* Vill. × *Armeniaca vulgaris* Lam. селекции Никитского ботанического сада. Показатели водоудерживающей способности листьев и степени восстановления ими тургора после завядания позволили выделить наиболее устойчивые к засухе гибриды: 8120, 8140 и 8197 (Бригантиака × Олимп).

Табл. 9. Библ. 8.

УДК 582.929.4:581.162

Ярославцева А.Д., Шевченко С.В. Репродуктивная биология некоторых представителей семейства Lamiaceae // Труды Никит. ботан. сада. – 2008. – Т. 129. – С. 100–118.

В статье представлены результаты изучения анэкологии, развития мужских и женских генеративных структур, семяношения, семенификации и диссеминации *S. catillaris*, *L. glaberrimum* и *S. albida* в сравнительном аспекте; а также сделано заключение о специфичности вышеуказанных признаков и систематической принадлежности рода *Scutellaria* (подсемейство Scutellarioideae).

Ил.12. Табл. 1.Библ.30.

СОДЕРЖАНИЕ

Шевченко С.В., Зубкова Н.В. Некоторые аспекты репродуктивной биологии <i>Clematis</i> L. (сем. Ranunculaceae Juss.)	6
Губанова Т.Б. Сравнительная характеристика низкотемпературной устойчивости стеблевых и листовых сукукулентов.....	22
Ругузова А.И. Формирование женской репродуктивной сферы у <i>Ephedra arborea</i> Lag. и <i>Ephedra distachya</i> L. (Ephedraceae) в Крыму	37
Кузьмина Т.Н. ... Некоторые аспекты цветения и плодоношения <i>Cardamine graeca</i> L. (сем. Brassicaceae) в Крыму	47
Иващенко Ю.В. Оценка сортов и форм персика по степени активности фотосинтетического аппарата: методические аспекты.....	57
Кузьмина Т.Н., Шевченко С.В. Формирование мужской и женской генеративных сфер <i>Brassica taurica</i> (Tzvel.) Tzvel. (сем. Brassicaceae).....	71
Пилькевич Р.А. ... Особенности водного режима гибридов <i>Prunus brigantiaca</i> Vill. × <i>Armeniaca vulgaris</i> Lam. селекции Никитского ботанического сада	87
Ярославцева А.Д., Шевченко С.В. Репродуктивная биология некоторых представителей семейства Lamiaceae	100
Рефераты	119

CONTENS

Shevchenko S.V. Zubkova N.V. Some aspects of reproductive biology of <i>Clematis</i> L. (fam. Ranunculaceae Juss.).....	6
Gubanova T.B. Comparative characteristics of low-temperature resistance in stem and leaves succulents.....	22
Ruguzova A.I. Formation of female reproductive sphere in <i>Ephedra arborea</i> Lag. and <i>Ephedra distachya</i> L. (Ephedraceae) in the Crimea	37
Kuzmina T.N. Some aspects of flowering and fruiting of <i>Cardamine graeca</i> L. (fam. Brassicaceae) in the Crimea	47
Ivashchenko Yu.V. Valuation of <i>Persica</i> kinds and forms according to the degree of photosynthesis apparatus activities: methodical aspects.....	57
Kuzmina T.N., Shevchenko S.V. The forming of male and female generative sphere <i>Brassica taurica</i> (Tzvel.) Tzvel. (fam. Brassicaceae)	71
Pilkevitch R.A. Peculiarities of water regime in hybrids <i>Prunus brigantiaca</i> Vill. × <i>Armeniaca vulgaris</i> Lam. bred in Nikita Botanical Gardens	87
Yaroslavtseva A.D., Shevchenko S.V. Reproductive biology in some species family Lamiaceae.....	100
Summaries	119

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета
Никитского ботанического сада

**ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

Сборник научных трудов
Том 129

Свідоцтво про державну реєстрацію серія КВ № 3466

Подписано к печати 07.08.08. Тираж 500 экз. Уч.-изд. Л. 20
98648, Ялта, Никитский ботанический сад, редакционно-издательская группа.
Тел. (0654) 33-56-16

Изд-во ФЛП Бражниковой Н.А. Симферополь, ул. Декабристов, 21, оф. 29, (0652) 70-63-31