

УДК 582.675.5:581.4

НЕКОТОРЫЕ МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *GLAUCIUM FLAVUM* CRANTZ (PAPAVERACEAE)

С.В. ШЕВЧЕНКО

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, г. Ялта

Представлены результаты изучения некоторых аспектов репродуктивной биологии *Glaucium flavum* Crantz. Описаны процессы цветения, опыления, плодо- и семяобразования. Дана характеристика семян, показана потенциальная возможность воспроизведения вида в условиях природного ареала на Южном берегу Крыма.

Ключевые слова: *Glaucium flavum* Crantz., пыльник, семязачаток, цветение, опыление, семяобразование.

Введение

Одной из важнейших проблем современности является проблема сохранения биоразнообразия, в том числе фиторазнообразия. Особенно это касается тех видов растений, которые относятся к различным категориям природоохранного статуса. Так, мачок желтый – *Glaucium flavum* Crantz. В.Н. Голубев [1], В.В. Новосад и Л.И. Крицкая [9] относят к категории редких, а Е.С. Крайнюк [7] находит его уязвимым. Этот вид считается декоративным и лекарственным растением, поскольку содержит алкалоиды, которые используются при лечении заболеваний органов дыхания, но изучен недостаточно. В Крыму он представлен единичными экземплярами или малочисленными популяциями, разбросанными по территории Южного берега [1, 3]. В связи с этим вопросы его биологии и возможностей воспроизведения представляются актуальными и послужили целью наших исследований.

Объекты и методы исследований

Наблюдения проводили на Южном берегу Крыма на галечниках и склонах к морю. Изучение ритмов и сроков цветения проводили в соответствии с методиками А.Н. Пономарева [11], Голубева В.Н. и Волокитина Ю.С. [2]. При определении семенной продуктивности использовали методику Ю.А. Злобина [4]. Постоянные препараты готовили по общепринятой в эмбриологии методике [10], окрашивали по разработанной нами методике [12, 13]. Фотоснимки сделаны с помощью цифровой фотокамеры Canon A 550. Размеры семени и зародыша определяли с помощью программы Axio Vision rel. 4.8.2. с использованием микроскопа Axio Scope A.1 (Carl Zeiss) и системы анализа изображения Axio Cam ERc5s.

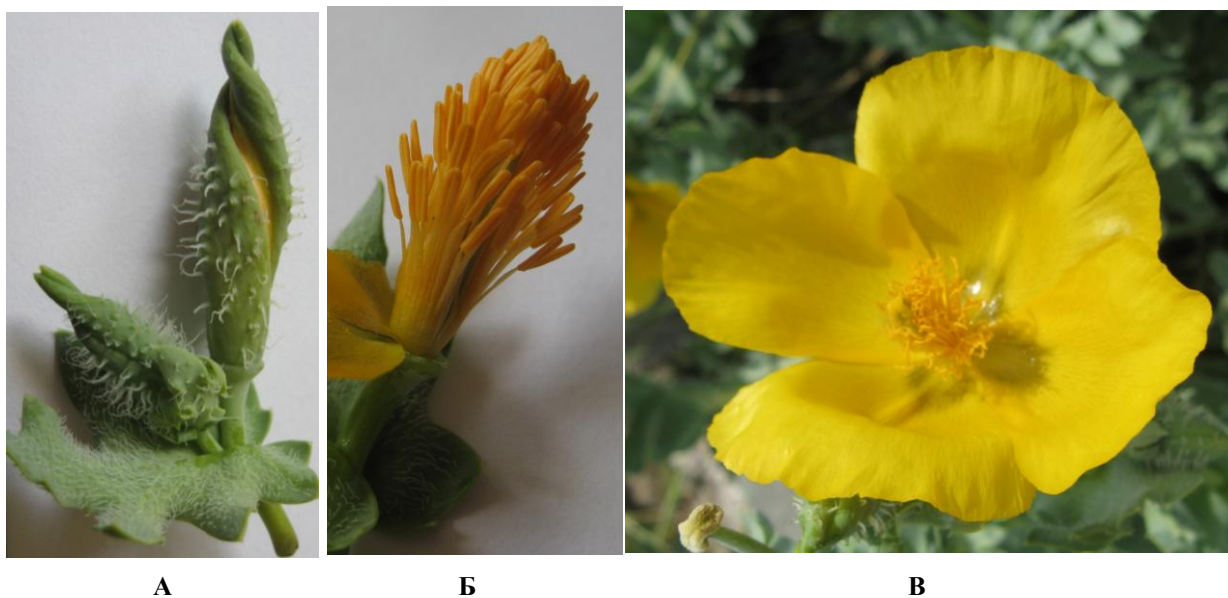
Результаты и обсуждение

G. flavum – европейско-средиземноморский вид, входящий в состав рода *Glaucium*, который насчитывает примерно 30 видов [8]. Это двулетнее или многолетнее растение, его природный ареал охватывает побережья морей Европы, Передней Азии и Северной Африки. В Крыму произрастает на Южном берегу по каменистым и песчаным склонам. В первый год жизни образует розетку листьев, во второй год появляются облиственные генеративные побеги. Может образовывать довольно мощные особи с множеством побегов (рис. 1). Цветет в мае – июле с пиком в июне, плодоносит в июле-сентябре. Цветки одиночные, около 5 см в диаметре, располагаются на верхушке побегов или в пазухах листьев. Они ярко-желтого цвета, с двумя закрученными чашелистиками и четырьмя лепестками, расположенными в два круга,

без нектарника. Чашелистики покрыты щетинками, постепенно раскрываются и опадают в начале цветения цветка, поэтому раскрытый цветок представлен лепестками без чашелистиков (рис. 2).



Рис. 1 Общий вид растения *G. flavum*



А

Б

В

Рис. 2 Бутоны (А и Б, Б – с удаленным околоцветником) и раскрытый цветок (В) *G. flavum*

Андроцей представлен многочисленными свободными тычинками, наружные тычинки короче внутренних (см. рис. 2 Б). Пыльники 4-гнездные, двутоковые, раскрываются экстрорзно. Стенка микроспорангия развивается центростремительно и сформированная представлена эпидермисом, эндотецием, двумя средними слоями и тапетумом (рис. 3 А). Тапетум формируется как из клеток вторичного париетального слоя, так и из клеток паренхимы связника. На стадии тетрады микроспор стенка микроспорангия состоит из эпидермиса, эндотеция, одного среднего слоя и тапетума (рис. 3 Б). На этой стадии заметны преобразования клеток тапетума, их оболочки начинают лизировать, и постепенно тапетум становится амебоидным (рис. 3 Б), что согласуется с данными Г.М. Ильиной [5] и О.П. Камелиной [6] по представителям семейства Papaveraceae.

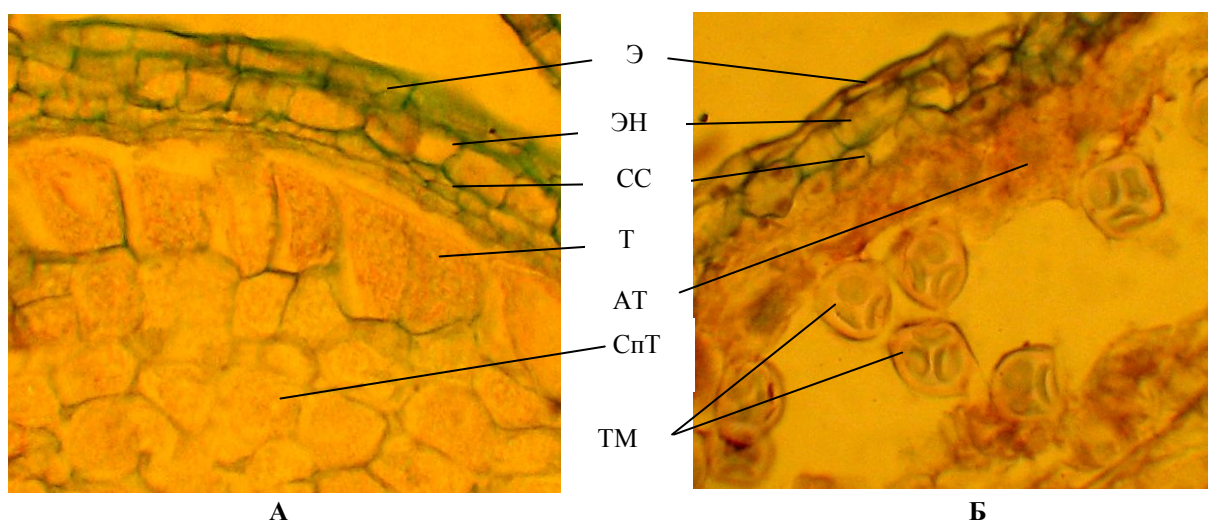


Рис. 3 Фрагменты сформированного микроспорангия (А) и на стадии тетрады микроспор (Б): Э – эпидермис, ЭН – эндотеций, СС – средний слой, Т – тапетум, АТ – амебоидный тапетум, СпТ – спорогенная ткань, ТМ – тетрады микроспор

Стенка зрелого пыльника состоит из сплюснутых клеток эпидермиса, фиброзного эндотеция и остатков среднего слоя. Зрелая пыльца представлена 3-борозднопоровыми 2-клеточными пыльцевыми зёрнами. В пыльнике наряду с морфологически нормальными пыльцевыми зёрнами встречаются аномальные. Следует отметить, что в процессе мейоза и при дифференцирующем митозе отмечены отклонения, которые в конечном итоге приводят к дегенерации некоторого количества пыльцевых зёрен.

Как и у многих видов подсемейства Papaveroideae [5, 6], семязачаток *G. flavum* фуникулярный, кампилотропный, красинуцеллятный, битегмальный (рис. 4). Фуникулус короткий, внизу расширенный, изогнутый, образует рафе, конгенитально срастаясь с интегументом. Интегументы эпидермального происхождения, в апикальной зоне оба интегумента значительно разрастаются, образуя obturators. Obturator внутреннего интегумента постепенно преобразуется в оперкулум, а obturator наружного интегумента в последующем образует ариллоид, входящий в состав семенной кожуры.

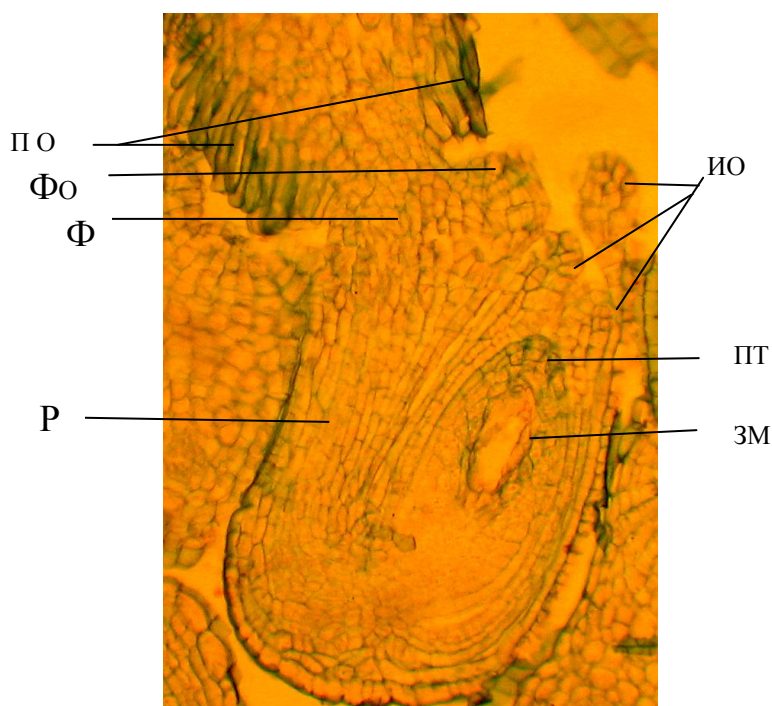


Рис. 4 Семязачаток *G. flavum* (ПО – плацентарные обтураторы, ФО – фуникулярный обтуратор, Ф – фуникулус, Р – рафе, ИО – интегументальные обтураторы, ПТ – парietальные тяжи, ЗМ – зародышевый мешок)

В микропилярной зоне нуцеллуса четко выделяются тяжи клеток парietальной ткани, которые в последующем способствуют прорастанию пыльцевой трубки к зародышевому мешку. В халазальной зоне семязачатка развиваются постамент, подиум и гипостаза, имеется плацентарный обтуратор, клетки которого сосочковидные, крупные, радиально вытянутые (см. рис. 4). Проводящий пучок доходит до халазы. Зародышевый мешок 7-клеточный, моноспорический, формируется по Polygonum-типу, в халазальной зоне сильно сужен. Яйцевой аппарат представлен двумя грушевидными синергидами и яйцеклеткой. Полярные ядра расположены в центральной клетке зародышевого мешка, ближе к антиподам, чем к яйцеклетке. Антиподы крупные, клетки могут быть 2-ядерными или полиплоидными, занимают больше трети зародышевого мешка, сохраняются долго. Часто клетки сильно разрастаются, образуя антиподальный комплекс и выполняя функцию гаусториев (рис. 5).

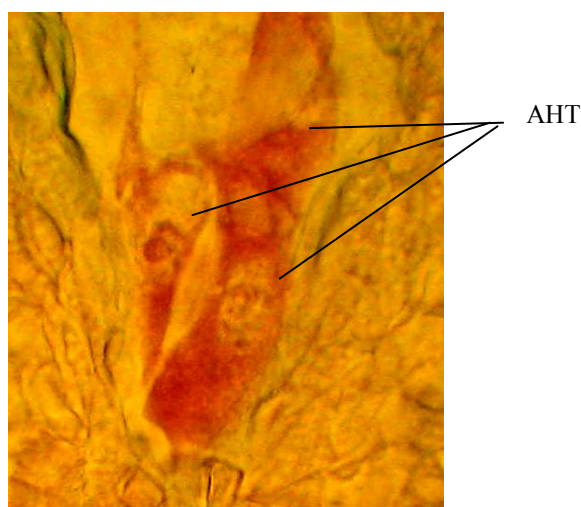


Рис. 5 Халазальная часть зародышевого мешка *G. flavum* с многоядерными антиподами: АНТ – антиподы

Раскрываются цветки *G. flavum* рано утром, к 10-11 часам все цветки раскрыты, чашелистики сразу опадают. Пыльники раскрываются экстрорзно в только что раскрытом цветке. Поскольку тычинки находятся практически постоянно в движении, пыльники отгибаются от пестика в разные стороны, особенно при движении воздуха (рис. 6). Пыльца жиросодержащая, высыпается на лепестки, где большую часть ее съедают насекомые, которых привлекает яркий цвет лепестков и движения тычинок (рис. 7). Насекомые могут питаться пыльниками и их содержимым еще в бутоне (см. рис. 7 Б). При этом пыльца попадает на разные части тела мелких насекомых, жуков и пчел, которые садятся на лепестки или широкие рыльца, и переносится с цветка на цветок, осуществляя опыление (см. рис. 6).



Рис. 6 Цветки *Glaucium flavum* с насекомыми

К концу цветения практически все пыльники без пыльцы, они быстро высыхают. Наблюдались случаи прорастания пыльцевых зерен еще в пыльнике (см. рис. 7 А).

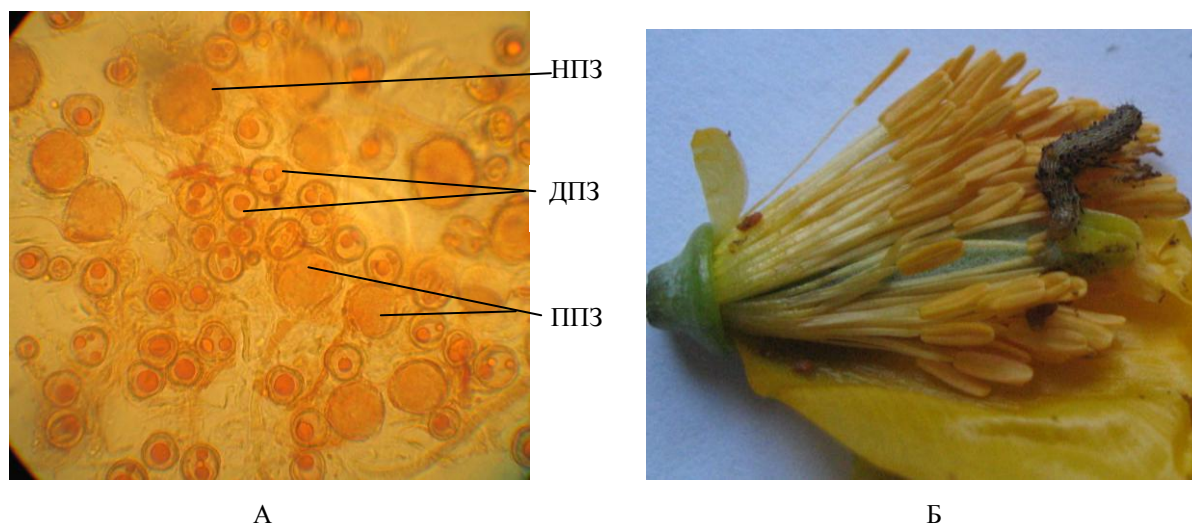


Рис. 7 Зрелая пыльца *G. flavum* из пыльников раскрытого цветка (А) и гусеница внутри бутона (Б): НПЗ – нормальные пыльцевые зерна; ППЗ – проросшие пыльцевые зерна; ДПЗ – дефектные пыльцевые зерна с каплями жира

Цветок, раскрывшись рано утром, к вечеру отцветает, лепестки теряют тургор, белеют и увядают. Пестик в это время изгибается, может касаться еще не опавших лепестков и рыльцем снять с них оставшуюся пыльцу, осуществив таким путем автогению, если не произошла аллогения (рис. 8).



Рис. 8 Андроец и гинецей *G. flavum* во время цветения (А) и в конце цветения (Б)

Единицей опыления у *G. flavum* является отдельный цветок. Для данного вида характерны первичные аттрактанты (пыльца и жирные масла) и вторичные (визуальная аттракция в виде яркого цветка и движения тычинок). В качестве обманного аттрактанта могут служить, например, часто растущие рядом растения *Melilotus tauricus* L. (сем. Fabaceae) (рис. 9).



Рис. 9 Растение *G. flavum* рядом с цветущим *Melilotus tauricus*

После попадания на рыльце пестика пыльца прорастает, спермиогенез происходит в пыльцевой трубке. Пыльцевая трубка по тканям пестика достигает зародышевый мешок и через одну из синергид изливает свое содержимое. Происходит двойное оплодотворение: один из спермиев сливается с ядром центральной клетки, образуя первичное ядро эндосперма, другой – с яйцеклеткой. Развивается нуклеарный эндосперм, ядра его располагаются в пристеночных тяжах цитоплазмы. Клетки эндосперма также начинают формироваться на периферии центральной клетки зародышевого мешка. Зародыш развивается по Solanad-типу, Papaver - вариации, когда производные апикальной клетки образуют только апекс побега с предварительным обособлением эпифизарной клетки, а основные органы зародыша сформированы производными базальной клетки.

Плод у *G. flavum* – сухая стручковидная двустворчатая коробочка длиной 18-20 см, раскрывается створками. В среднем, в ней образуется 50-55 штук семян. Семена мелкие, около 1 мм длиной, с двуслойной семенной кожурой и обильным эндоспермом. Клетки эндосперма крупные, рыхлые, содержат капли жирных масел. Зародыш слабо дифференцирован, маленький (около 200 μm длиной), занимает примерно пятую часть семени (рис. 10). Семена в год их генерации и после года хранения не прорастают, необходим период биологического покоя, во время которого происходит их созревание.

Следует обратить внимание на тот факт, что каждая особь *G. flavum* цветет долго (более двух месяцев), в целом образует большое количество цветков, поэтому в период массового цветения в одно и то же время на растении можно наблюдать бутоны, цветки и плоды (рис. 11). Формирование особей с большим количеством генеративных побегов с множеством цветков, длительное цветение, завязывание полноценных семян обеспечивает высокий репродуктивный успех данного вида в условиях его природного ареала.

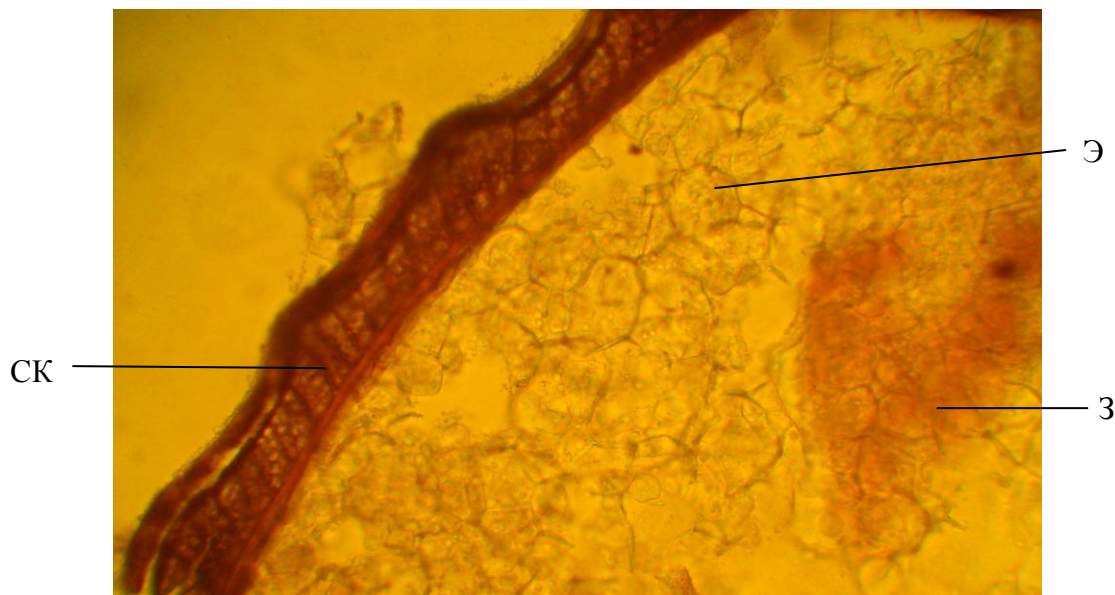


Рис. 10 Фрагмент семени *G. flavum* (СК – семенная кожура, Э – эндосперм, З – зародыш)



Рис. 11 Растение *G. flavum* в период плодоношения (8 августа 2013)
(ЗП – зеленые плоды, СК – сухие стручковидные коробочки)

Наблюдаемые нами три популяции *G. flavum* различаются по числу особей в них и потенциальным возможностям сохранения. Две популяции (на мысе Мартьян и на крутом склоне к морю в районе Ливадии) имеют по 3 особи. В течение трех лет изменений в их численности не отмечено. Популяция в районе Ялтинского грузового порта в 2013 году насчитывала 48 разновозрастных экземпляров, а в 2014 году их осталось всего 26, остальные были уничтожены, что является свидетельством негативного антропогенного воздействия. Однако большое количество образующихся генеративных побегов, цветков, плодов и семян в них позволяют предположить потенциальные возможности воспроизведения данного вида в естественных условиях его произрастания, но при этом необходимы меры сохранения, каковыми могут быть введение его в культуру и использование в качестве декоративного растения в парках и скверах.

Выводы

Таким образом, *G. flavum* по своим морфо-биологическим признакам незначительно отличается от других представителей семейства *Paraveraceae*. Основными его эмбриологическими чертами являются: центростремительный тип формирования стенки микроспорангия, амебоидный тапетум и двоякое его происхождение; кампилотропный, красинуцеллярный, битегмальный, фуникулярный семязачаток; формирование плацентарного, фуникулярного и интегументального обтураторов; длительная функциональная гаусториальная активность антипод, которая обеспечивается увеличением числа ядер в клетках или их полиплоидизацией; *Solanad* – тип, *Paraver* – вариация формирования зародыша; образование большого количества плодов – сухих стручковидных двустворчатых коробочек, раскрывающихся створками, с полноценными семенами. Образование множества генеративных побегов, продолжительный период цветения особи, формирование большого количества плодов и семян позволяют предположить потенциальные возможности данного вида к естественному возобновлению. Однако, произрастание *G. flavum* в непосредственной близости к морю, где велико антропогенное влияние, может привести к значительному

сокращению вида в природе. Поэтому с целью сохранения *G. flavum*, а также учитывая его высокую декоративность, данный вид можно рекомендовать для введения в культуру и использования в садово-парковом строительстве.

Список литературы

1. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта, 1996. – 126 с.
2. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры. – Ялта, 1986. – 38 с.
3. Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Ореанда, 2012. – 232 с.
4. Злобин Ю.А. Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. // «Мир и Семья» СПб. – Т.3. – 2000. – С. 251-258.
5. Ильина М.Н. Семейство Papaveraceae / Сравнительная эмбриология цветковых растений. Winteraceae – Juglandaceae. – Ленинград: Наука, 1981. – С. 142-150.
6. Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. – Двудольные. – Барнаул: Изд-во «Арктика», 2009. – 501 с.
7. Крайнюк Е.С. Мониторинг редких видов флоры природного заповедника «Мыс Мартыян» // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыян». – Вып. 2. – Ялта, 2011. – С. 43-48.
8. Морозова Н.С. Семейство маковые (Papaveraceae) / В кн.: Жизнь растений. Под ред. А.А. Тахтаджяна. – Москва: Просвещение. – Т. 5, Ч. 1. – С. 217-222.
9. Новосад В.В., Крицька А.І. Мачок жовтий *Glaucium flavum* Crantz (*G. luteum* Scop.) / Червона книга України. Рослинний світ. Под ред. Я.П. Дідуха. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009. – 538 с.
10. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М., 1990. – 283 с.
11. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений / Полевая геоботаника: [в 5 т] / Под общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. – М.: Наука, 1960. – Т. 2. – С. 9-19.
12. 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.
13. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea* L.) // Труды Никит. ботан. сада. – 1992. – Т. 113. – С. 52-61.

Shevchenko S.V. Some morphobiological characteristics of *Glaucium flavum* Crantz (Papaveraceae) // Works of the State Nikit. Botan. Gard. – 2014. – V. 139. – P. 127 – 135.

The article presents study results of some aspects of *Glaucium flavum* Crantz reproductive biology. The processes of the blossoming, pollination, fruitification and seed formation have been described. The research also covers characteristic of seeds, potential possibilities of the species reproduction in conditions of South Coast of the Crimea.

Key words: *Glaucium flavum* Crantz., anther, ovule, blossoming, pollination, seed formation.