

УДК 582.477: 581.162 (477.75)

А.И. РУГУЗОВА, кандидат биологических наук

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, г. Ялта, АР Крым, Украина

ФОРМИРОВАНИЕ ЖЕНСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР *CRYPTOMERIA JAPONICA* D. DON В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

В статье приводятся данные о формировании женских генеративных структур и качестве зрелых семян *Cryptomeria japonica* в условиях интродукции на Южном берегу Крыма (ЮБК), указываются календарные сроки прохождения процессов при формировании пазушных комплексов.

Ключевые слова: *Cryptomeria japonica*, семязачаток, пазушный комплекс, нуцеллус, интегумент, опылительная капля, семена.

Введение

В настоящее время на Земле насчитывается 545 видов хвойных растений, относящихся к 8 семействам и 68 родам [10]. Многие виды хвойных растений имеют большое количество декоративных форм и издавна интродуцируются в различных, отдаленных от их естественных ареалов географических регионах. Важными показателями успешной акклиматизации растений при интродукции их в новый регион являются нормальное развитие репродуктивных структур, успешное прохождение процессов опыления и оплодотворения и в конечном итоге формирование полноценных семян. Получение полноценных семян растений в условиях интродукции не только свидетельствует об их успешной акклиматизации, но также дает возможность выращивать посадочный материал, адаптированный к условиям региона интродукции. Коллекция хвойных растений Никитского ботанического сада (НБС), формирующаяся на протяжении его 200-летней истории, на данный момент насчитывает 123 вида и 137 культиваров, относящихся к 18 родам из 6 семейств. Важное место в этой коллекции принадлежит видам, которые долгое время относили к семейству Taxodiaceae, однако сегодня на основании результатов современных молекулярно-генетических исследований это семейство не выделяют, а виды, относившиеся к нему, рассматриваются в рамках семейства Cupressaceae sensu lato [12]. Изучению адаптивных возможностей, размножения и развития генеративных структур видов семейства Cupressaceae s.l. в НБС всегда уделялось большое внимание [1-3, 6].

Целью наших исследований являлось проследить процесс формирования женских генеративных структур *Cryptomeria japonica* в условиях интродукции на Южном берегу Крыма и оценить качество формирующихся семян.

Материалы и методы исследований

Cryptomeria japonica D. Don естественно произрастает в некоторых районах Китая и Японии, на мощных, хорошо дренированных почвах, приуроченных к теплым, влажным местам до высоты 1100 – 2500 м н.у.м. В границах природного ареала в настоящее время выделяют две разновидности – *Cryptomeria japonica* var. *japonica* и *Cryptomeria japonica* var. *sinensis* [11].

В Арборетуме НБС-ННЦ *C. japonica* представлена одним однодомным деревом около 10 м высоты. Кора красно-коричневая, волокнистая, отделяющаяся полосками. Крона пирамидальная, основные ветви горизонтально распростерты или слегка поникающие. Молодые побеги поникающие, однолетние побеги зеленые. Листья – от ланцетовидных до линейных, более или менее прямые или изогнутые к оси побега, ребристые. Ежегодно на

дереве формируется большое количество микростробилов, закладка женских шишек не регулярная.

Фенологические наблюдения и сбор материала для цитоэмбриологических исследований проводились с интервалом 7-10 суток. Материал фиксировали по Карнуа (6:3:1), постоянные препараты готовили по общепринятой в цитоэмбриологии методике [4] и окрашивали метилгрюнпиронином с подкраской алциановым синим.

Результаты и обсуждение

В условиях ЮБК закладка женских генеративных структур *C. japonica* проходит в июле на концах побегов прироста текущего года. Женские шишки состоят из 15-25 спирально расположенных чешуй, которые начинают формироваться в акропетальной последовательности и расположены спирально. Для данного вида характерно наличие как фертильных, так и стерильных чешуй в одной шишке. Фертильные чешуи расположены в средней части шишки, тогда как чешуи в дистальной (до 10 чешуй) и апикальной частях (2-5 чешуй) шишки - стерильны. В пазухах фертильных чешуй формируются «пазушные комплексы», состоящие из семязачатков и сопутствующих им структур. В условиях ЮБК такие комплексы у *C. japonica* начинают формироваться в сентябре. Формирование пазушных комплексов данного вида подробно описано Т. Takaso и Р.В. Tomlinson [17]. Мы не отмечаем значительных отличий в морфологии и развитии пазушных комплексов *C. japonica* в условиях ЮБК от описанных в этой работе. Авторы приводят детальное описание формирования пазушных комплексов с возможными вариациями. Следует отметить, что в условиях ЮБК число семязачатков в пазушном комплексе очень стабильно, их формируется 4, а вариации (2 или 5) отмечаются очень редко, тогда как для культуры криптомерии в Болгарии приводятся данные о формировании в пазухе чешуи от 3 до 6 семян [5]. Пазушные комплексы *C. japonica* состоят из структуры, поддерживающей семязачатки, самих семязачатков, каждому из которых сопутствует адаксиальный отросток, имеющий форму зубчика - структура, которую некоторые исследователи рассматривают как гомологичную семенной чешуе сосновых [8]. Начало семязачатку и сопутствующему отростку дает один меристематический бугорок. Его апикальная часть разрастается за счет деления клеток в разных направлениях и формирует нуцеллус семязачатка. После того, как нуцеллус становится заметным, у его основания путем периклиналильных и наклонных делений наружного слоя клеток начинает формироваться интегумент. Т. Takaso и Р.В. Tomlinson [17] указывают, что интегумент дифференцируется уже из клеток нуцеллуса, однако в этот период меристематические клетки, из которых формируется нуцеллус, и клетки примордия семязачатка практически идентичны, так что определить четкую границу между ними невозможно. Вскоре после начала роста интегумента под ним из клеток наружного слоя примордия семязачатка с его абаксиальной стороны начинает формироваться зубчиковидный отросток. Процессы дифференциации нуцеллуса, интегумента и сопутствующего отростка у *C. japonica* в условиях ЮБК проходят во второй половине сентября, когда среднесуточная температура воздуха понижается до +18-20°C. В дальнейшем нуцеллус, интегумент и отросток увеличиваются в размерах - нуцеллус разрастается в ширину за счет антиклиналильных и наклонных делений на ранних этапах развития, а затем путем периклиналильных делений удлиняется, интегумент и отросток удлиняются за счет периклиналильных делений верхушечных клеток, расположенных под эпидермисом, причем интегумент растет значительно быстрее отростка. В I декаде октября семязачатки уже полностью сформированы и состоят из хорошо развитого удлиненного нуцеллуса и интегумента, состоящего из 4-5 рядов клеток, края интегумента возвышаются над нуцеллусом (рис. 1). В нуцеллусе четко выделяются две зоны - апикальная, клетки которой имеют плотную цитоплазму с мелкими вакуолями, и базальная, с более мелкими клетками, цитоплазма которых сильно вакуолизирована. Ядра в клетках обеих зон довольно крупные, без ядрышка с рыхлым хроматином.

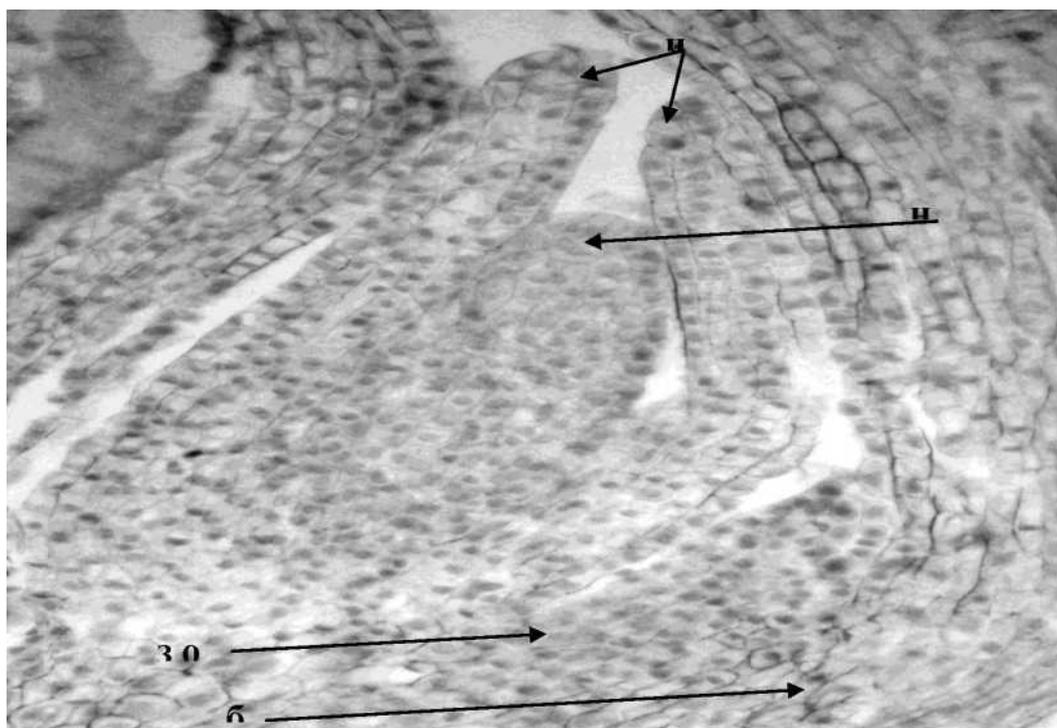


Рис. 1. Часть пазушного комплекса *Cryptomeria japonica* (семязачаток с зубчиковидным отростком в пазухе брактей) б – брактя, з о – зубчиковидный отросток, и – интегумент, н – нуцеллус

Такое разделение на зоны, вероятно, обусловлено последующими функциями нуцеллуса - клетки апикальной части участвуют в секреции опылительной капли [15, 16], а в его базальной части развивается женский гаметофит, формирование которого начинается с дифференциации материнской клетки мегаспор (мегаспороцита). Она расположена в базальной части нуцеллуса и выделяется среди окружающих клеток большим размером и более светлой цитоплазмой. На этой стадии развития семязачатка края интегумента еще находятся на одном уровне, однако начинается формирование микропиллярного канала, и абаксиальная часть интегумента разрастается интенсивнее адаксиальной. Зубчиковидный отросток значительно короче интегумента. В конце октября развитие семязачатков приостанавливается до момента поллинииции. В это время микростробилы *C. japonica* содержат одноклеточные пыльцевые зерна. Таким образом, к зиме женские генеративные структуры находятся на стадии полностью сформированных семязачатков, готовых к приему пыльцы, а мужские генеративные структуры - на стадии одноклеточных пыльцевых зерен, которые делятся непосредственно в день вылета из микроспорангия [7]. Поскольку все генеративные структуры готовы к процессу опыления уже в конце ноября, начало этого процесса существенно зависит от гидротермических условий года. Однако вылет пыльцевых зерен в условиях ЮБК не наблюдали раньше III декады февраля и позже I декады мая, что соответствует календарным срокам опыления данного вида в условиях естественного произрастания [11].

Опыление у *C. japonica* происходит по типу, характерному для всех представителей Cupressaceae s.l. После вылета из микроспорангия пыльцевые зерна попадают на опылительную каплю, расположенную на верхушке микропиллярного канала. Экспериментальные и гистологические исследования показали, что опылительная капля голосеменных продуцируется нуцеллусом [18, 14], при этом дегенерация клеток на верхушке нуцеллуса может происходить в момент секреции и вскоре после нее [15, 9, 16]. В настоящее время высказано предположение, что процесс секреции в верхушке нуцеллуса на клеточном уровне очень похож на то, что происходит в нектарниках покрытосеменных

растений, а накопление перед секрецией крахмала, гидролиз которого дает растворимые сахара для секреции – черта, общая для нуцеллуса и нектарников [9, 13]. При этом существенным различием между нектарниками покрытосеменных и нуцеллусом голосеменных является отсутствие проводящих пучков в последнем. В связи с этим для появления капли голосеменных растений необходима не только физиологическая готовность нуцеллуса к процессу секреции, но и определенные гидротермические условия [6].

Опылительная капля транспортирует пыльцевые зерна на нуцеллус семязачатка, где они освобождаются от экзины, что стимулирует развитие женского гаметофита – только в опыленных семязачатках женский гаметофит проходит последовательные стадии развития до формирования архегониальных комплексов, готовых к оплодотворению. Параллельно с развитием женского гаметофита пыльцевые зерна формируют пыльцевую трубку, растущую по ткани нуцеллуса и транспортирующую два спермия-ядра к яйцеклетке. Содержимое пыльцевой трубки изливается в пыльцевую камеру над архегониями и один из спермиев сливается с яйцеклеткой – происходит оплодотворение. В условиях ЮБК этот процесс наблюдается в конце мая. Поскольку архегониальный комплекс *C. japonica* насчитывает 8-16 архегониев, а при опылении на нуцеллус одновременно могут попадать несколько пыльцевых зерен, для данного вида характерна архегониальная полиэмбриония на стадии развития зародышей. Однако в зрелом семени содержится не более одного зародыша. Для данного вида также характерно явление партеноспермии.

Анализ семенной продуктивности *C. japonica* показал, что в зависимости от года количество нормально развитых семян с зародышем составляет 7-17%, партеноспермических семян – 79-92% и семян с недоразвитым зародышем – 1-4%.

Выводы

Таким образом, полученные нами данные показывают, что у *C. japonica* в условиях ЮБК женские генеративные структуры до момента опыления развиваются нормально, а календарные сроки прохождения процессов близки к таковым в условиях естественного произрастания. Большое количество партеноспермических семян свидетельствует о том, что наиболее уязвимым этапом репродуктивного цикла *C. japonica* в условиях ЮБК является процесс опыления.

Список литературы

1. Захаренко Г.С. Внутривидовое разнообразие и некоторые вопросы биологии семенного размножения видов трибы Sequoieae ТакИ. автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биологич. наук: спец. 03.00.05 „ботаника” / Г.С. Захаренко. – Л., 1974. – 20 с.
- Захаренко Г.С. Опыт получения семян метасеквойи в Никитском ботаническом саду / Г.С. Захаренко // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. - 1976. - Вып.3 (31), С. 14-17.
2. Захаренко Г.С. Биологические основы интродукции и культуры видов рода кипарис (*Cupressus* L.) / Г.С. Захаренко – К.: Аграрна наука, 2006. – 255 с.
3. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева - М.: Колос, 1980. - 304 с.
4. Посевни материалы от иглолистных видов / [Милев М., Петкова К., Александров П., Илиев Н.]. – София, 1999. – 123 с.
5. Ругузов И.А. Об опылительной капле у хвойных / И.А. Ругузов, Л.У.Склонная, А.А. Чеботарь // Ботан. журн. – 1992. – Т. 77, № 12. – С. 40-52.
6. Ругузова А.И. Закономерности развития мужской репродуктивной сферы у некоторых видов голосеменных растений / А.И. Ругузова // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2007 – № 12-14. – С.82-88.
7. Тахтаджян А.Л. Высшие растения / А.Л. Тахтаджян. – М.-Л.: Изд-во Академии Наук СССР, 1956. – Т. 1: От псилофитовых до хвойных. – 1956. – 488 с.

8. Carafa A.M. Anatomical observations on the nucellar apex of *Wellwitschia mirabilis* and the chemical composition of the micropylar drop / A.M. Carafa, G. Carratu', P. Pizzolongo // Sexual Plant Reproduction. – 1992 – №5. – P. 275-279.
9. Eckenwalder J.E. Conifers of the world. The complete reference / J.E. Eckenwalder Portland: Timber Press Inc., 2012. – 720 p.
10. Flora of China: in 8 volumes. – Beijing: Science Press, & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 1999 – Vol. 4. – P. 54-61.
11. Gadek P.A. Relationships within Cupresseceae sensu lato: a combined morphological approach / P.A. Gadek, D.L. Alpers, M.M. Heslewood, C.J. Quinn // Amer. Jour. Bot. – 2000. – Vol. 87, № 7. – P. 1044-1057.
12. Nepi M. Nectary structure and ultrastructure // Nectaries and nectar / S. Nicolson, M. Nepi, E. Pacini. – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 129-166.
13. O'Leary S.J. Origin of arabinogalactan proteins in the pollination drop of *Taxus media* / S.J. O'Leary, C. Joseph, P. von Aderkas // Austrian Journal of Forest Science. – 2004. Vol.121. – P. 35-46.
14. Owens J.N. The pollination mechanism of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) / J.N. Owens, S.J. Simpson, G.E. Caron // Canadian Journal of Botany. – 1987. – Vol. 65. – P. 1439-1450.
15. Takaso T. Pollination drop and microdrop secretions in *Cedrus* / T. Takaso, J.N. Owens // International Journal of Plant Sciences. – 1995. – Vol.156. – P. 640-649.
16. Takaso T. Aspects of cone and ovule ontogeny in *Cryptomeria* (Taxodiaceae) / T. Takaso, P.B. Tomlinson // Amer. J. Bot. – 1989. – Vol. 76, №5. – P. 692-705.
17. Tison A. Remarques sur les gouttelettes collectrices des ovules des conifères // Memoires de la Societe' Linne'ene de Normandie. – 1911. – Vol. 23. – P.51-64.

Статья поступила в редакцию 14.05.2013 г.

A.I. RUGUZOVA, *PhD in Biology*

Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Center, Yalta, AR Crimea, Ukraine

FORMATION OF *CRYPTOMERIA JAPONICA* D. DON FEMALE GENERATIVE STRUCTURES IN THE CONDITIONS OF THE SOUTHERN COAST OF CRIMEA

As the results of *Cryptomeria japonica* female cones anatomy studies at the different developmental stages it has been found out that in the conditions of introduction development of female generative structures have no injuries. Terms of the pollination are variable and strongly depend on the weather, but they are close to those in the natural area. The most vulnerable stage of the reproductive cycle in the Crimean South Coast is pollination. Qualitative indexes of mature seeds vary from year to year but parthenocarpic seeds always predominate.

Г.І. РУГУЗОВА, *кандидат біологічних наук*

Нікітський ботанічний сад – Національний науковий центр, Ялта, АР Крим, Україна

ФОРМУВАННЯ ЖІНОЧИХ ГЕНЕРАТИВНИХ СТРУКТУР *CRYPTOMERIA JAPONICA* D. DON В УМОВАХ ПІВДЕННОГО БЕРЕГА КРИМУ

У результаті вивчення будови жіночих шишок на різних стадіях розвитку встановлено, що в умовах інтродукції розвиток жіночих генеративних структур *Cryptomeria japonica* проходить без відхилень. Календарні терміни полінації варіюють залежно від погодних умов, але вони наближені до таких в умовах природного ареалу. Найбільш вразливим етапом репродуктивного циклу в умовах Південного берега Криму є запилення. Показники якості зрілого насіння варіюють в різні роки, проте в усі роки переважає партеноспермічне насіння.

А.И. РУГУЗОВА, кандидат биологических наук

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, г. Ялта, АР Крым, Украина

ФОРМИРОВАНИЕ ЖЕНСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР *CRYPTOMERIA JAPONICA* D. DON В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

В результате изучения строения женских шишек на разных стадиях развития установлено, что в условиях интродукции развитие женских генеративных структур *Cryptomeria japonica* проходит без отклонений. Календарные сроки полликации значительно варьируют в зависимости от погодных условий, но близки к таковым в условиях природного ареала. Наиболее уязвимым этапом репродуктивного цикла в условиях ЮБК является опыление. Показатели качества зрелых семян варьируют в разные годы, однако во все годы преобладают партенокарпические семена (79-92%)