

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

УДК 582.548.25:581.33

**СОПРЯЖЕННОСТЬ ГЕНЕЗИСА МУЖСКОЙ И ЖЕНСКОЙ ГЕНЕРАТИВНЫХ СФЕР ЦВЕТКА *CANNA INDICA* L. (CANNACEAE)**

Т.Н. КУЗЬМИНА

Никитский ботанический сад, Ялта, Республика Крым, РФ

*Сравнительный анализ развития микроспорангия и семязачатков, а также мужского и женского гаметофитов в ходе формирования цветка *Canna indica* L. (Cannaceae) показал, что к началу раскрытия пыльника в завязи содержатся семязачатки со зрелыми зародышевыми мешками. Данный факт свидетельствует о синхронном начале функционирования мужской и женской генеративных сфер у *C. indica*.*

**Ключевые слова:** пыльник, семязачаток, пыльцевое зерно, зародышевый мешок, генезис, *Canna indica*, Cannaceae.

**Введение**

Известно, что пыльник у видов и сортов рода *Canna* (Cannaceae Juss.) вскрывается еще в бутоне [7; 13], это не исключает возможности протерандрии. Для уточнения данных о функциональном состоянии генеративных структур требуются цитозембриологические исследования, которые дают представление о сопряженности генезиса гаметофитов в пределах цветка [4; 8; 9; 12]. Учитывая, что *Canna indica* L. – вид из семейства Cannaceae Juss. является исходным при селекции сортов канны садовой, относящихся к группе Крози [6], сведения о генезисе его гаметофитов необходимы как исходные при анализе сортов, относящихся к данной сортовой группе. В целом цитозембриологические данные представителей семейства Cannaceae, представленные в доступной нам литературе, затрагивают в большей степени отдельные этапы генезиса пыльников и пыльцевых зерен [11; 14; 15; 17 – 19 и др.]. Общая характеристика семязачатка видов рода *Canna* затронута в исследованиях Шевченко С.В., Graven P. et al. и др. [10; 16]. Целью данной работы, в отличие от проведенных ранее исследований, было изучение сопряженности генезиса мужского и женского гаметофитов у *C. indica* в ходе роста бутона и определение их морфо-физиологической зрелости к периоду открытия околоцветника и полного разворота стаминодиев.

**Объекты и методы исследования**

Для исследования брали пыльники и завязи бутонов *C. indica* на различных этапах развития. Материал фиксировали смесью Карнуа (6:3:1). После фиксации материал переводили в 70%-ный спиртовой раствор. Обезвоживание материала и пропитывание его парафином проводили общепринятым в цитозембриологической практике методом [4]. Парафиновые срезы делали толщиной 10–12 мкм на ротационном микротоме марки МРТУ. Постоянные препараты окрашивали гематоксилином с подкраской алциановым синим [1] или метилгрюнпиронином с алциановым синим [12]. Анализировали постоянные цитозембриологические препараты с помощью микроскопов Jenaval (Carl Zeiss) и AxioScope A.1 (Carl Zeiss). Микрофотографии выполнены с помощью системы анализа изображений AxioCam ERc5s и цифровой фотокамеры Olympus SP-350.

### Объекты и методы исследования

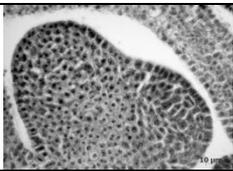
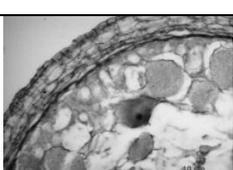
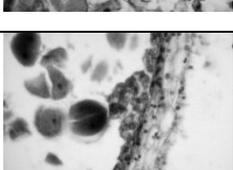
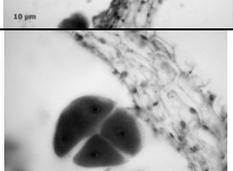
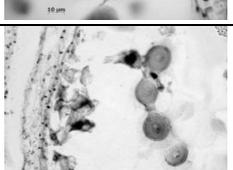
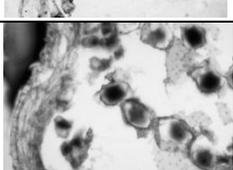
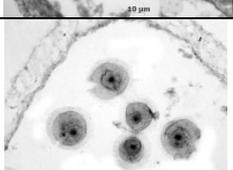
Для исследования брали пыльники и завязи бутонов *C. indica* на различных этапах развития. Материал фиксировали смесью Карнуа (6:3:1). После фиксации материал переводили в 70%-ный спиртовой раствор. Обезвоживание материала и пропитывание его парафином проводили общепринятым в цитозембриологической практике методом [4]. Парафиновые срезы делали толщиной 10–12 мкм на ротационном микротоме марки МРТУ. Постоянные препараты окрашивали гематоксилином с подкраской алциановым синим [1] или метилгрюнпиронином с алциановым синим [12]. Анализировали постоянные цитозембриологические препараты с помощью микроскопов Jenaval (Carl Zeiss) и AxioScope A.1 (Carl Zeiss). Микрофотографии выполнены с помощью системы анализа изображений AxioCam ERc5s и цифровой фотокамеры Olympus SP-350.

### Результаты и обсуждение

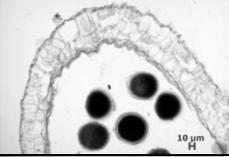
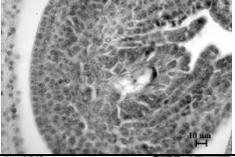
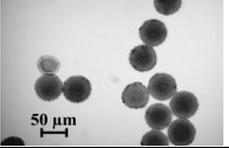
Генеративная сфера цветка *C. indica* представлена одной ассиметричной тычинкой, имеющей два микроспорангия, и трехгнездной синкарпной завязью. В каждом гнезде завязи семязачатки располагаются в два ряда. Сопряженность развития мужской и женской генеративных сфер в процессе роста бутона представлена в таблице.

Примордии пыльника *C. indica* морфологически различимы в бутонах высотой 2 мм. На этом этапе начинается дифференциация клеточных слоев стенки микроспорангия. В результате последовательных делений из первичного париетального слоя формируются эндотеций и вторичный париетальный слой клеток, дающий в последующем начало средним слоям и тапетуму. Как правило, стенка зрелого микроспорангия содержит 3–4 средних слоя и тапетум, который у *C. indica* образован несколькими слоями мелких клеток, вклинивающихся в спорогенную ткань, представленную крупными многогранными клетками.

**Сопряженность развития мужской и женской  
генеративных сфер цветка *Canna indica***

Высота бутона, см	Стадия развития		
	пыльник	семязачаток	
1	2	3	
0,1 – 0,4	Примордии пыльников; дифферен- циация стенки микроспорангия		
0,4 – 0,6	Сформированная стенка пыльника; микроспороциты		Примордий семязачатка; дифференциация первичной археспориальной клетки
0,6 – 1,2	Дезинтеграция спорогенной ткани, отложение каллозы		Дифференциация зон нуцеллуса
1,2 – 1,4	Мейоз, образование диад		Деление клеток инициали наружного интегумента; мегаспороцит
1,4 – 1,5	Тетрады микроспор		Закладка инициали внутреннего интегумента; мегаспороцит
1,5 – 1,7	Микроспоры		Развитие интегументов и мегаспороцита
1,7 – 2,0	Вакуолизиро- ванные микроспоры		Мейоз; образование тетрады мегаспор
2,0 – 2,4	Дифферен- цирующий митоз; облитерация средних слоев стенки микроспорангия		Апоптоз мегаспор; дифференциация зародышевого мешка

Продолжение таблицы

1	2	3
2,4 – 4,5	Зрелый пыльник с 2-клеточными пыльцевыми зёрнами 	Дифференциация зародышевого мешка 
4,5 – 5,0	Зрелые пыльцевые зёрна 	Зрелый зародышевый мешок 

Бутон высотой 4 – 6 мм имеет пыльник со сформированной стенкой и дифференцированной спорогенной тканью. В этот же период происходит закладка примордия семязачатка и начало дифференциации апикальной, латеральной и базальной зон примордия, которые в дальнейшем преобразуются в соответствующие области нуцеллуса, а первичная археспориальная клетка делится с образованием париетальной и вторичной археспориальной клетки, становящейся мегаспороцитом. Последовательная закладка инициали наружного интегумента происходит в бутоне высотой 1,2–1,4 см и сопряжена с началом микроспорогенеза, протекающего по сукцессивному типу. Завершение микроспорогенеза, характеризующееся образованием тетрад микроспор, протекает одновременно с закладкой инициали и развитием наружного интегумента в семязачатке. В бутонах высотой 1,5 – 1,7 см пыльники содержат одиночные микроспоры, а тапетум в результате лизиса клеточных оболочек реорганизуется в амёбоидный, или инвазивный. Средние слои стенки микроспорангия облитерируются. Вакуолизация микроспор происходит в бутонах высотой 1,7 – 2 см. В этот период в семязачатке идет развитие интегументов, основных зон нуцеллуса и халазы, начинается мегаспорогенез, в результате которого образуется линейная тетрада мегаспор.

На стадии апоптозиса трех мегаспор и начала дифференциации зародышевого мешка из халазальной мегаспоры в микроспорах происходит дифференцирующий митоз. В этот же период отмечается отложение фиброзы в клеточных стенках эндотеция пыльника и лизис тапетума. Вследствие этого в бутонах высотой 2,4 – 4,0 см стенка пыльника представлена уплощенными клетками эпидермиса и 2 – 3 слоями эндотеция с фиброзными утолщениями, что характерно для зрелого пыльника, пыльцевые зёрна двуклеточные. При этом в семязачатке продолжается развитие структур нуцеллуса, интегументов и дифференциация зародышевого мешка, которая протекает по Polygonum-типу и завершается к началу раскрытия околоцветника. Зрелые семязачатки у *C. indica* характеризуются как анатропные, битегмальные, красинуцеллятные. Таким образом, в сформированном бутоне (высотой 4,5 – 5 см), имеющем окрашенные стаминодии, пыльники высотой 1 – 1,2 см содержат зрелые пыльцевые зёрна, а их стенка представлена уплощенными клетками эпидермиса, двух- или трехслойным фиброзным эндотецием. Семязачатки на этом этапе обладают дифференцированным зародышевым мешком.

Таким образом, наблюдаемое у *C. indica* временное разграничение дифференциации структур мужской и женской генеративных сфер проявляется только на ранних этапах генезиса гаметофитов. К моменту вскрытия пыльников и началу пыления женская генеративная сфера полностью сформирована и потенциально готова к оплодотворению, что свидетельствует о том, что для вида характерен гомоантезис. Анализ литературных данных показал [2; 5; 8], что подобный порядок закладки,

последовательность и темпы развития генеративных структур характерны и для других таксонов.

### Выводы

Развитие мужской и женской генеративных сфер у *C. indica* протекает последовательно, при этом на начальных этапах развития генезис микроспорангия и микроспор опережает развитие семязачатки. К началу пыления семязачатки содержат зрелые зародышевые мешки, что свидетельствует о свойственном виде гомоантезису.

### Список литературы

1. Жинкина Н.А., Воронова О.Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Ботан. журнал. – 2000. – Т. 85, № 6. – С. 168 – 171.
2. Кузьмина Т.Н. Сравнительная характеристика темпов развития мужской и женской генеративных сфер *Cardamine graeca* L. (Brassicaceae) // Актуальні проблеми ботаніки та екології: міжнародна конференція молодих учених (Кам'янець-Подільський, 13 – 16 серпня 2008 р.) – Київ, 2008. – С. 229 – 230.
3. Лагутова О.И. Цитоэмбриологические исследования дикорастущих видов орхидей Южного берега Крыма: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаника». – Ялта, 1992. – 22 с.
4. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений – М.: Колос, 1970. – 255 с.
5. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: в 2 т. – М.: Мир, 1990 – Т.2. – 344 с.
6. Феофилова Г.Ф. К вопросу о происхождении и современной классификации сортов садовых канн // Труды Гос. Никит. ботан. сада. – 1972. – Т. 59. – С. 45 – 56.
7. Феофилова Г.Ф. К изучению биологии цветения и опыления канны садовой // Труды Гос. Никит. ботан. сада. – 1976. – Т. 68. – С. 60 – 72.
8. Шевченко С.В. Особенности эмбриологии некоторых цветковых растений в связи с их плодо- и семяношением // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. – 1988. – Вып. 66. – С. 99 – 100.
9. Шевченко С.В. Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма – К.: Аграрна наука, 2009. – 366 с.
10. Шевченко С.В. Семейство Cannaceae. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. Butomaceae-Lemnaceae. – Л.: Наука, 1990. – С. 245 – 247.
11. Шевченко С.В., Кузьмина Т.Н. Характеристика мужских генеративных структур *Canna indica* L. // Черноморск. бот. журнал. – 2011. – Т.7, № 4. – С. 360 – 364.
12. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Труды Гос. Никит. ботан. сада. – Т. 113. – Ялта, 1992. – С. 52 – 61.
13. Шолохова Т.А. Особенности цветения канны садовой в условиях Южного берега Крыма // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. – Ялта, 2004. – Вып. 90. – С. 49 – 52.
14. Chen F., Ciampolini F., Tiezzi A., Cresti M. The ultrastructure of polymorphic pollen grains of *Canna indica* L. // Sexual Plant Reproduction. – 1989. – V. 2, № 3. – P. 193 – 198.
15. Ciciarelli M.M., Roller C.H., Passarelli L.M. Morfologia del polen en especies de *Canna* (Cannaceae) y su implicancia sistematica // Rev. Biol. Trop. – 2010 – V. 58, N 1. – P. 63 – 79.
16. Graven P., C.G de Koster, Boon J.I., Bouman F. Functional aspects of mature seed coat of the Cannaceae // Plant Systematics and Evolution. – 1997. – V. 205. – P. 223 – 240.
17. Rowley J.R., Skvaria J.J. Development of the pollen grain wall in *Canna* // Nordic journal of botany. – 1986. – V. 6, N 1. – P. 39 – 65.

18. Skvarla J.J., Rowley J.R. The pollen wall of *Canna* and its similarity to the germinal apertures of other pollen // American J. Bot. – 1970. – V. 57. – P. 519 – 529.

19. Tiwari S.C., Gunning B.E. Development of tapetum and microspores in *Canna* L.: an example of invasive but non-synctial tapetum // Annals of botany. – 1986. – V. 57, N 4. – P. 557 – 563.

*Статья поступила в редакцию 25.07.2014 г.*

KUZMINA T.N.

Nikita Botanical Garden, Yalta, Crimea, Russia

#### **COORDINATION OF MALE AND FEMALE GENERATIVE SPHERES GENESIS IN *CANNA INDICA* L. (CANNACEAE) FLOWER**

The comparative analysis of microsporangium and ovule, also male and female gametophytes development during formation of *Canna indica* L. (Cannaceae) flower have shown, that to the anther disclosing beginning an ovary contains ovules with mature embryo sacs. This fact testifies to the synchronous beginning of male and female generative spheres functioning in *C indica*.