

УДК 582.573.81:581.14:57.017.5(477.75)
DOI: 10.25684/NBG.boolt.130.2019.20

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И РАЗМНОЖЕНИЯ *CAMPANULA TALIEVII* JUZ. В КРЫМУ

Наталья Николаевна Мирошниченко

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52
E-mail: Nataha.ru88@mail.ru

В статье представлены обобщенные результаты изучения репродуктивной биологии *C. talievii* Juz эндемичного, редкого вида, в условиях естественного произрастания в горном Крыму. Детально рассмотрены вопросы антропоэкологии, формирования мужских и женских генеративных структур, оплодотворения, развития семян, диссеминации, формирования вегетативных диаспор – важнейших процессов определяющих успех семенного и вегетативного размножения данного вида и обеспечивающих его самовоспроизведение.

Ключевые слова: *Campanula talievii* Juz.; цветение; опыление; оплодотворение; диссеминация

Введение

Сведения об особенностях репродуктивной биологии редких видов являются основой для формирования подходов к решению проблемы их сохранения. *C. talievii* является эндемом Крыма и, по нашим наблюдениям, встречается довольно редко. Ранее были опубликованы сведения по некоторым аспектам репродуктивной биологии данного вида в виде кратких сообщений [8, 10]. Цель данной работы заключается в обобщении литературных и оригинальных данных по цветению, опылению, развитию репродуктивных структур, семян и диссеминации *C. talievii*, которые необходимы для разработки подходов к сохранению данного редкого вида.

Объекты и методы исследования

Наблюдения проводили в условиях естественного произрастания *C. talievii* в горном Крыму на нижнем плато горы Чатыр-Даг и на северо-восточном склоне горы Челеби. Изучение ритмов и сроков цветения проводили по методикам А.Н. Пономарева [12], Голубева В.Н. и Волокитина Ю.С. [2]. Фото выполнены с помощью цифровой фотокамеры Canon A 550. Строение и развитие генеративных структур изучали на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятым методикам [14, 17, 18]. Эмбриологические исследования проводили с помощью микроскопа Jenaval фирмы Karl Zeiss.

Результаты и обсуждение

По нашим наблюдениям и согласно литературным данным [3] *Campanula talievii* Juz. – это полукустарничек до 25 см высотой. Данный вид является эндемом Крыма [1, 10]. Генеративные побеги многочисленные (4-10), средний из которых прямостоячий (Рис. 1, А). У *C. talievii* расположение побегов сначала имеет ортогональное направление, затем меняется на ортотропное [10]. Цветки у изучаемого вида многочисленные, 20-30 мм длиной, собраны в рыхлые кистевидные соцветия [16]. Околоцветник двойной, чашечка с придатками, покрыта волосками (Рис. 1, Б).

На одном генеративном побеге может образовываться до 30 цветков, а на растении в целом до 70 цветков. У данного вида также обнаружен полиморфизм цветков по признаку количества лепестков.

Андроцей состоит из 5 тычинок. Тычинки прямые и равные, прикреплены к нектарному диску. В бутоне плотно охватывают пестик. Тычиночные нити имеют

расширенные основания, которые при смыкании образуют купол с отверстием сверху. Это способствует опылению, когда крупные насекомые достигают нектарный диск и извлекают нектар. По мере раскрытия цветка пыльники вскрываются, пестик растет, однако его лопасти пока сомкнуты, то есть наблюдается явление протерандрии. Связник продолжает тычиночную нить. Пыльник 2-тековый, 4-гнездный. Имеется плацентоид – радиальный вырост ткани связника, который вдаётся вовнутрь каждого гнезда. Тычиночный бугорок состоит из эпидермиса и меристемы. Стенка микроспорангия развивается центробежно, тапетум – производное первичной парietальной ткани.

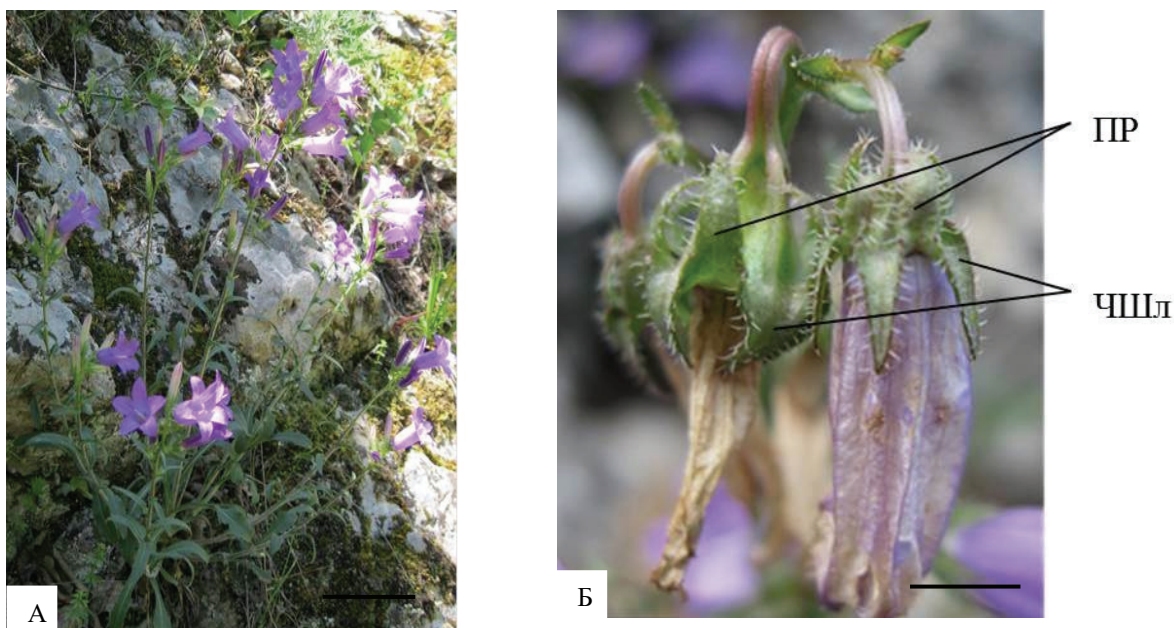


Рис. 1 Общий вид (А) и увядающие цветки (Б) *C. talievii* (ПР – Придатки, ЧШЛ – чашелистики; масштабная линейка: А – 5 см, Б – 1 см)

Образование тетрады микроспор симультанное (клеточные перегородки после первого деления мейоза не образуются), тетрады микроспор изобилатерального и тетраэдрального типов. Сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермиса, эндотеция, одного среднего слоя и секреторного тапетума. На стадии молодой 2-клеточной пыльцы наблюдаются отдельные клетки тапетума. По мере развития микроспороцитов и прохождения в них мейоза клетки среднего слоя постепенно уплощаются и дегенерируют. На стадии двуклеточных пыльцевых зерен стенка микроспорангия представлена сплюснутыми клетками эпидермиса, эндотецием с фиброзными утолщениями и остатками клеток тапетума. Стенка зрелого пыльника состоит из сплюснутых клеток эпидермиса, покрытого кутикулой, и эндотеция с фиброзными утолщениями. Вскрытие пыльника интрорзное при помощи продольной щели. Зрелые пыльцевые зерна 3-борозднопоровые. У изучаемого нами вида при поллинииции пыльцевые зерна 2-клеточные, и спермиогенез проходит в пыльцевых зернах на рыльце пестика. Наряду с нормальными в пыльниках встречаются пыльцевые зерна аномального строения, их количество различно и может варьировать от 15 до 30%. Жизнеспособность зрелой пыльцы составляет около 50 %.

У изученного нами вида гинецей ценокарпный (синкарпная разновидность), состоит из 3-х плодолистиков, в каждом из которых множество семязачатков [8]. Завязь нижняя. Пестик один, столбик открытый, с каналом, рыльце 3-лопастное. Семязачаток анатропный, медионуцеллятный, унитегмальный и состоит из нуцеллуса, интегумента,

халазы и фуникулуса (рис. 2). Интегумент эпидермального происхождения, представлен 6-8 рядами клеток. Микропиле простое, узкое, прямое. Фуникулус короткий, имеется фуникулярный обтуратор. В результате конгенитального срастания фуникулуса и интегумента образуется рафе. Сосудистый пучок доходит до халазы. Также у *C. talievii* формируется колонковидный постаменто-подиум и чашевидная гипостаза. Зародышевый мешок Polygonum-типа. В зародышевом мешке четко выражена полярность. Яйцевой аппарат, представленный двумя синергидами с крючковидными выростами и нитчатым аппаратом и грушевидной яйцеклеткой, расположен в микропилярной зоне. Зародышевый мешок, как и у многих других представителей семейства Campanulaceae [4-6], моноспорический, 7-клеточный, удлиненный. Антиподы расположены Т-образно в халазальной зоне зародышевого мешка.

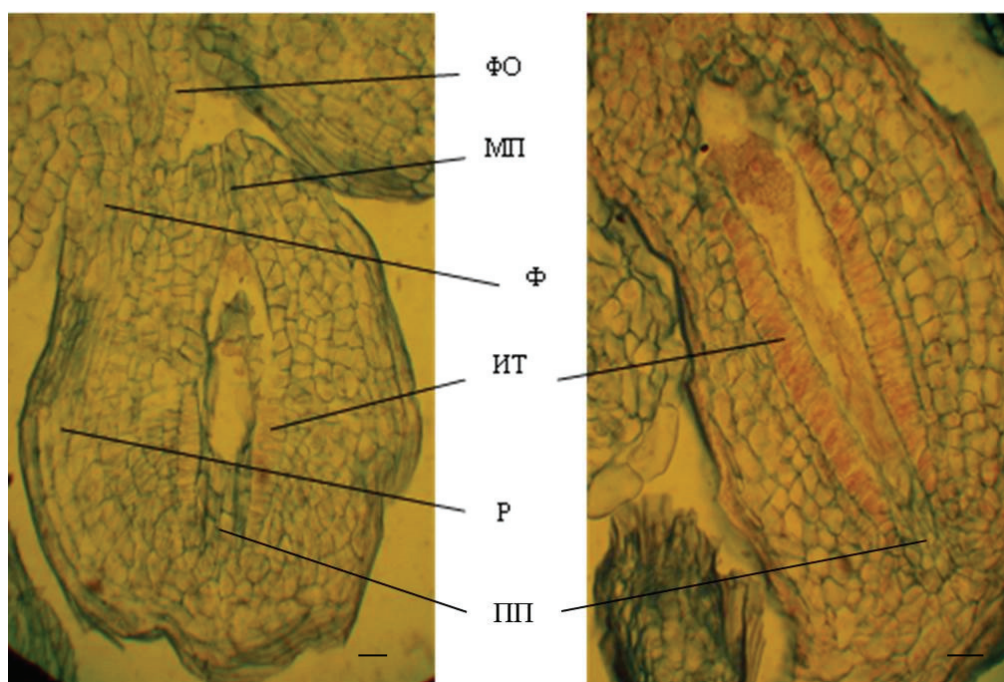


Рис. 2 Общий вид семязачатков *C. talievii* (Ф – фуникулус, ФО – фуникулярный обтуратор, МП – микропиле, ИТ – интегументальный тапетум, Р – рафе, ПП – постаменто-подиум; масштабная линейка – 10 μm)

Цветение у *C. talievii* довольно продолжительное и длится с мая по август, включительно. За счет этого на одном растении можно наблюдать бутоны, раскрытые и увядшие цветки одновременно, а в августе можно наблюдать еще и плоды. Цветки образуют рыхлые соцветия. Одним из важных факторов для начала цветения является температура воздуха. Обычно *C. talievii* зацветает при среднесуточной температуре +20°C. В местах произрастания изучаемого вида среднестатистические показатели температуры, влажности воздуха и количества осадков по годам варьируют [8]. Надо подчеркнуть, что *C. talievii* является очень чувствительным к низким температурам. Так, показательной является нетипичная для южного Крыма холодная зима 2011-2012 гг., после которой *C. talievii* на прежних местах произрастания северно-восточного склона горы Чатыр-Даг (нижнее плато) не дал новых розеток листьев, и не было обнаружено прошлогодних растений. Первые проростки появились лишь в 2015 году единичными экземплярами. Цветок у *C. talievii* актиноморфный, полный, обоеполюый. Цветки имеют довольно длинную цветоножку и затем плодоножку (8-10 мм), которая после засыхания способствует рассеиванию семян [10,11]. Цветоложе выпуклое, чашелистики отогнуты. Чашечка зубчатая, увядающая, непадающая, с придатками.

Придатки и чашечка одинакового зеленого цвета, их окраска становится светло-коричневой по мере увядания. Лепестки зубчатые. Венчик 15-20 мм длиной, колокольчатый, сростнолепестный, опушенный, увядающий, непадающий. Цветки *C. talievii* имеют насыщенную темно-фиолетовую окраску. Нектарник внутрицветковый, в виде диска над завязью. Столбик центральный, прямой, прямостоячий, увядающий, непадающий, покрыт множеством одноклеточных волосков эпидермального происхождения. Рыльце верхушечное, расчлененное, 3-лопастное, отвернутое. В полураскрытом и полностью раскрытом цветке лопасти рыльца сначала сомкнуты и лишь после они раскрываются.

Процессы цветения и опыления у данного вида весьма специфичны. Для вида характерна протерандрия: пыльники созревают задолго до того, как пестик приобретет способность к восприятию пыльцы. Пыльники вскрываются продольными щелями со стороны столбика. Пыльцевые зерна высыпаются из вскрытых пыльников на столбик рыльца. Его поверхность покрыта множеством одноклеточных эпидермальных волосков, которые способствуют извлечению и удержанию пыльцевых зерен по мере роста столбика в длину. В результате этого вся поверхность столбика на момент окончания его формирования оказывается покрытой пыльцой (рис. 3). В таком виде пыльцевые зерна сохраняются до момента посещения цветка насекомыми - опылителями.

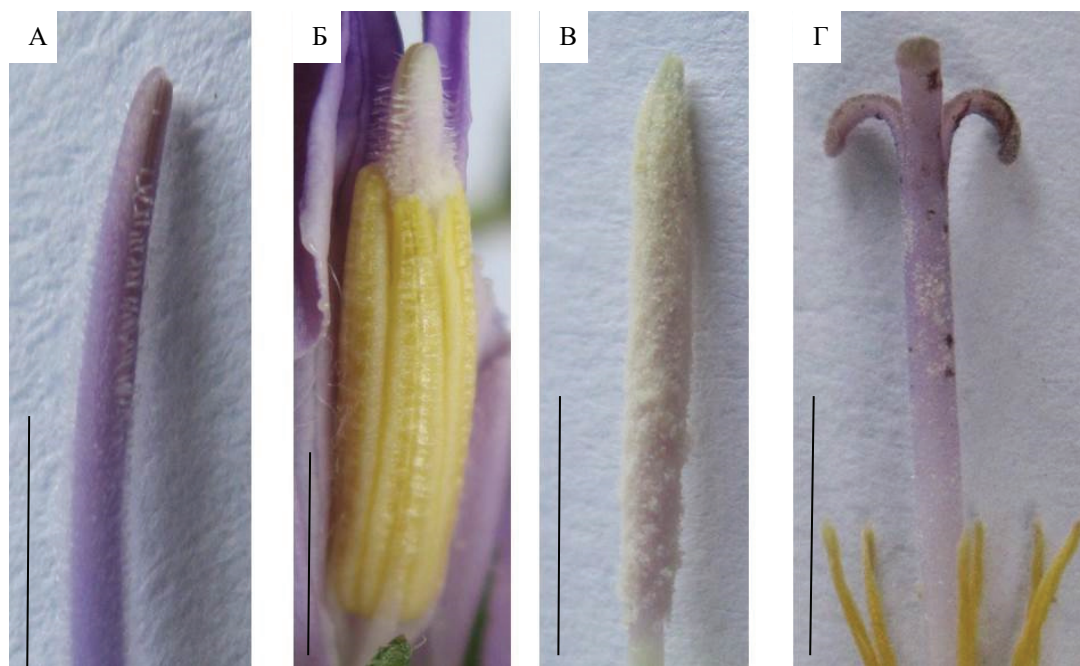


Рис. 3 Пестики и тычинки *C. talievii* на разных стадиях цветения: А-В – рыльце не готово к восприятию пыльцы, а тычинки уже вскрылись (А, В – тычинки удалены), Г – полностью сформированное рыльце; масштабная линейка: А-Г - 1 см

Насекомых-опылителей привлекают как первичные, так и вторичные аттрактанты. В поисках нектара насекомые стремятся к нектарному диску, который у данного вида расположен над завязью. Он прикрыт расширенными основаниями тычиночных нитей, образующими своеобразный купол. В верхней части купола имеется отверстие, через которое опылитель хоботком достигает нектарного диска. По мере продвижения к нектарному диску, насекомое лапками, брюшком, а иногда и крыльями, снимает пыльцу, находящуюся на столбике. Возвращаясь назад, опылитель повторно касается столбика, дополнительно снимая пыльцу.

К концу цветения лопасти рыльца закручиваются и опускаются вниз, при этом

они могут соприкасаться с оставшейся на столбике пыльцой. Таким образом, у данного вида возможна и автогамия.

После попадания пыльцы на рыльце пестика происходит спермиогенное деление, приводящее к образованию двух спермиев, пыльцевая трубка прорастает по каналу в столбике, достигает зародышевого мешка, проходит через одну из синергид, лопаются и изливают свое содержимое. Ядро одного из спермиев сливается с ядром центральной клетки, а второго – с ядром яйцеклетки, то есть происходит двойное оплодотворение (рис. 4). Оплодотворение премитотического типа. Зигота некоторое время находится в состоянии покоя, затем несколько вытягивается вовнутрь центральной клетки. В результате слияния спермия с ядром центральной клетки образуется первичное ядро эндосперма, первое деление которого поперечное с формированием халазальной и микропилярной клеток. Микропилярная клетка делится продольно, затем эти две клетки делятся поперечно. Халазальная клетка делится поперечно и из образовавшейся верхней клетки формируется собственно эндосперм, а нижняя клетка делится продольно, формируя гаусторий. Наблюдаемый у данных видов эндосперм, согласно характеристике семейства *Campanulaceae* [4, 6], клеточный. В соответствии же с классификацией О.П. Камелиной [5], он тубифлоральный, характеризующийся поперечным делением первичного ядра и образованием микропилярного и халазального гаусториев, которые выполняют питательную и секреторную функции. По мнению И.И. Шамрова [17], такое формирование эндосперма может быть определено, как микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями подтип клеточного типа. Халазальный гаусторий формируется позднее по мере развития эндосперма. Зародыш развивается по *Solanad*-типу. Зрелый зародыш прямой, дифференцированный, с 2-мя семядолями. В образовании зародыша принимают участие как апикальная, так и базальная клетки. Основная часть зародыша формируется из апикальной клетки, в то время как производные базальной клетки образуют суспенсор и гипофизис.



Рис. 4 Фрагмент семязачатка *C. talievii* во время оплодотворения (МГ – Микропилярный гаусторий, З – зигота, ПЯЭн – первичное ядро эндосперма, ПП – постаменто-подиум; масштабная линейка – 10 μm)

Плод у *C. talievii* нижняя, многосемянная, трехгнездная, покрытая жесткими волосками, поникающая, увядающая, непадающая коробочка. У основания коробочки изучаемого вида находятся три поры, прикрытые крышечками, которые отгибаются в процессе засыхания коробочки. Приспособлением для образования поры и крышечки служит аксикорн – месяцеобразный вырост, прикрепленный к осевой колонке плода. Коробочка на довольно длинной плодоножке, имеет зеленую окраску. Ее цвет становится светло-коричневым после увядания.

Созревание семян происходит в конце августа - начале сентября. Также дополнительным приспособлением для диссеминации можно считать жесткие волоски, покрывающие коробочку, так как после засыхания и формирования коробочки они превращаются в крючочки, с помощью которых коробочки могут прикрепляться к пробегающим мелким животным и таким образом тоже способствовать распространению семян. Семена у изучаемого вида мелкие, светло-коричневые, приблизительно 1 мм длиной [9]. Большая часть семени занята эндоспермом, который занимает примерно третью часть семени. Свежесобранные семена обычно не прорастают, поскольку для них характерен период покоя. Весьма вероятно, семена изучаемого вида обладают физиологическим типом покоя, поскольку согласно данным М.Г. Николаевой с соавторами [12], именно такой тип покоя имеет место у других видов рода. Всхожесть семян у *C. talievii* в разные годы диссеминации различна, она может варьировать от 35% до 80%. Всхожесть семян по мере их хранения в течение трех лет возрастает, а затем она постепенно снижается.

В связи с продолжительным периодом цветения, диссеминация также осуществляется постепенно и длится с середины августа до конца сентября. Высыпание семян происходит через поры, расположенные вверху коробочки при движении побегов [10, 18]. Чаще всего семена опадают около материнского растения, но легкость семян способствует их распространению на большие расстояния при порывах ветра, которые характерны для горного Крыма. Диссеминация происходит путем баллистоохории, в частности, баллистоанемоохории (при помощи ветра) и баллистозоохории (с помощью животных), а также эпизоохории (пассивный перенос на поверхности тела животных) и эндозоохории – при непосредственном участии животных (прохождение семян через пищевод). После высыпания из коробочки легкие и мелкие семена могут разноситься на значительные расстояния порывами ветра (то есть наблюдается анемоохория). Все это, в конечном итоге, способствует размножению данных видов и освоению ими новых территорий.

Корень у *C. talievii* стержневой, веретеновидный, разветвленный, стелящийся, светло-белого окраса. По мере роста корня толщина его уменьшается. Также имеется корневище и наблюдается контрактильность корней.

Можно отметить, что у *C. talievii*, помимо основного семенного способа размножения, также возможно и вегетативное размножение при помощи образования новых розеток листьев на корневище из почек возобновления. При этом образуются новые генеративные побеги, которые формируют корни и в последующем могут отделиться от материнского растения.

Выводы

Таким образом, результаты наших наблюдений позволяют сделать следующее заключение:

1. Большое количество цветков у *C. talievii* (их число может достигать 30 цветков на одном генеративном побеге и 70 – на растении в целом) способствует довольно продолжительному цветению (с мая по август, включительно) и формированию большого количества семян.

2. Основными эмбриологическими признаками для данного вида являются: 4-гнездный, 2- тековый пыльник, раскрытие которого происходит интрорзно; центробежный тип формирования стенки микроспорангия; 3-борозднопоровые зрелые пыльцевые зерна; анатропный, медионуцеллярный, унитегмальный семязачаток; наличие интегумента эпидермального происхождения; фуникулярного obturator, колонковидного постаменто-подиума и чашевидной гипостазы; Polygonum-тип зародышевого мешка; премитотического типа оплодотворения; эндосперм тубифлорального типа с микропиллярным и халазальным гаусториями.

3. Для данного вида характерны специфические особенности цветения и опыления: протерандрия (более раннее созревание тычинок в цветках по сравнению с рыльцами пестиков), морфологические особенности, способствующие переносу пыльцы из пыльников на поверхность столбика рыльца, где она сохраняется до момента посещения цветка насекомыми – опылителями.

4. Плод – нижняя, многосемянная, трехгнездная, покрытая жесткими волосками, поникающая, увядающая, непадающая коробочка. Высыпание семян происходит через три поры, прикрытые крышечками, расположенными у основания коробочки. Дополнительным приспособлением для раскрытия поры служит аксикорн. Диссеминация происходит при помощи баллистохории, в частности баллистозоохории, баллистоанемохории, эпизоохории, эндозоохории, а также анемохории.

5. Основным способом размножения данного вида является семенной, который способствует его самовоспроизведению и освоению новых территорий. В качестве резервного способа размножения имеет место вегетативное, при котором новые особи развиваются из почек возобновления, расположенных на корневых отростках.

Список литературы

1. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма / В.Н. Голубев. – Ялта, 1996 а. – 126 с.
2. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры. – Ялта: ГНБС, 1986. – 44 с.
3. Дремлюга Н.Г., Зиман С.М. *Campanula talievii* Juz. – рідкісний ендемічний вид у флорі Криму // Укр. бот. журнал. – 2010. – Т.67. – №2. – С. 225-230.
4. Жинкина Н.А. Сравнительная эмбриология представителей семейства Campanulaceae: Автореф. дис... канд. биол. наук: 03.00.05 / Санкт-Петербург, 1995. – 17 с.
5. Камелина О.П. К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (Campanulaceae) семязачаток и семя / О.П. Камелина, Н.А. Жинкина // Бот. журнал. – 1998. – Т. 83, № 3. – С. 9-19.
6. Коробова С.Н. Семейство Campanulaceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae – Asteraceae. – Л.: Наука, 1987. – С. 300-308.
7. Мирошниченко Н.Н., Шевченко С.В. Некоторые черты эмбриологии *Campanula taurica* Juz. // Збірка тез доповідей. Херсон, 2013. – С.33.
8. Мирошниченко Н.Н. Особенности репродуктивной биологии *Campanula talievii* Juz // Сборник тезисов НБС-ННЦ НААН молодежной конференции «Проблемы и перспективы исследований растительного мира». Ялта, 2014 а. – С. 234.
9. Мирошниченко Н.Н. «Особенности размножения *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz. и *C. talievii* Juz. в Крыму (Campanulaceae)» // VI международная научно – практическая конференция «Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира (физиолого-биотехнические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты)», 12-17 октября 2014 б. – Ялта, 2014 г. – С. 274-275.

10. *Мирошниченко Н.Н.* Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Campanula talievii* Juz. (сем. Campanulaceae) // Ученые записки Крымского инженерно – педагогического университета. Серия: Биологические науки. – 2016 а, №1. – С. 36 - 44.
11. *Мирошниченко Н.Н.* Возможности использования колокольчиков (*Campanula* L.) в озеленении населенных пунктов // Роль ботанических садов и дендропарков в импортозамещении растительной продукции: I Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, посвященная 50-летию создания Общественного совета по организации Чебоксарского ботанического сада (25-27 марта 2016 б, г.Чебоксары). – С. 90-93.
12. *Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян / отв. ред. М.Ф. Данилова. – Л.: Наука, 1985. – 347 с.
13. *Плугатарь Ю.В., Корсакова С.К., Ильницкий О.А.* Экологический мониторинг Южного берега Крыма. – Симферополь: ИТ Ариал, 2015. – 161с.
14. *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.
15. *Ромейс Б.* Микроскопическая техника. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1954. – 718 с.
16. *Фёдоров Ан.А.* Семейство Колокольчиковые – Campanulaceae // Флора СССР. В 30 т/ Начато при рук.и под главн. редакцией акад.В. Л. Комарова; Ред. тома Б. К. Шишкин и Е. Г. Бобров.–М.–Л.:Изд-во АН СССР, 1957.– Т.ХХIV.– С.126-450.
17. *Шамров И.И.* Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / Под ред. Т.Б. Батыгиной. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 350 с.
18. *Шевченко С.В., Мирошниченко Н.Н.* Колокольчик Талиева *C. talievii* Juz. / В сб. «Растения Крыма: Прелестные соседи». Серия «Природная кладовая Крыма». – Симферополь, 2016. – С. 120-121.
19. *Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М.* Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюлл. Гос. Никит. ботан. сада, 1986. Вып. 60. – С.99-101.
20. *Шевченко С.В., Чеботарь А.А.* Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Сб. Трудов Гос. Никит. Ботан. сада. 1992. Т. 113. С. 52-61.

Статья поступила в редакцию 29.01.2019 г.

Miroshnichenko N.N. Features of development and reproduction *Campanula talievii* Juz. In Crimea // Bul. State Nikit. Botan. Gard. – 2019. – № 130. – P. 141-148.

The article presents the generalized results of the study of reproductive biology of *C. talievii* Juz of an endemic, rare species in conditions of natural growth in the mountainous Crimea. The issues of antecology, the formation of male and female generative structures, seed development, dissemination, the formation of vegetative diaspores - the most important processes determining the success of seed and vegetative reproduction of this species and ensuring its self-reproduction are considered in detail.

Key words: *Campanula talievii* Juz.; bloom; pollination; fertilization; dissemination