

Некоторые особенности эмбриологии *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr. (сем. Cistaceae)

СВЕТЛАНА ВАСИЛЬЕВНА ШЕВЧЕНКО
МЕРЬЕМ АМАНОВНА ГАФАРОВА

ШЕВЧЕНКО С.В., ГАФАРОВА М.А., 2012: Деякі особливості ембріології *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr. (род. Cistaceae). *Чорноморськ. бот. ж.*, Т. 8, № 4: 379-385.

Надані результати вивчення процесів формування генеративних структур та показані особливості запилення, запліднення та розвитку зародка *Fumana procumbens*.

Ключові слова: мікро- та мегаспорангій, ембріогенез, *Fumana procumbens*

SHEVCHENKO S.V., GAPHAROVA M.A., 2012: Some embryology features of the *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr. (fam. Cistaceae). *Chornomors'k. bot. z.*, Vol. 8, № 4: 379-385.

Investigation results of formation processes of the generative structures, features of the pollination, fertilization and embryogenesis of the *Fumana procumbens* have been presented.

Key words: micro- and megasporogenesis, embryogenesis, *Fumana procumbens*

ШЕВЧЕНКО С.В., ГАФАРОВА М.А., 2012: Некоторые особенности эмбриологии *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr. (сем. Cistaceae). *Черноморск. бот. ж.*, Т. 8, № 4: 379-385.

Представлены результаты изучения процессов формирования генеративных структур и показаны особенности опыления, оплодотворения и эмбриогенеза *Fumana procumbens*.

Ключевые слова: микро- и мегаспорангий, эмбриогенез, *Fumana procumbens*

Виды семейства Cistaceae (Ладанниковые) – это вечнозеленые или полувечнозеленые травы или полукустарники, иногда кустарники, многолетние, реже однолетние. По данным Н.Н. Имханицкой (1981), семейство насчитывает 8 родов и более 200 видов. Многие виды еще в XIX веке введены в культуру и используются как почвопокровные, а некоторые применяются в медицине как тонизирующие или, благодаря ароматической камеди, в парфюмерии. В Крыму произрастают представители трех родов данного семейства: *Cistus*, *Helianthemum* и *Fumana*. Род *Fumana* представлен тремя видами: *F. thymifolia* Spach et Webb, *F. arabica* (L.) Spach и *F. procumbens* (Dun.) Gren. et Godr.

F. procumbens (фумана лежачая) – европейско-средиземноморско-переднеазиатский вид, в Крыму большей частью произрастает в степных и горных районах [ГОЛУБЕВ, 1996]. Растение весьма декоративное, поэтому может представлять интерес для введения в культуру и использования в качестве почвопокровного растения или для озеленения каменистых гор. В связи с этим целью наших исследований является выявление особенностей репродукции *F. procumbens* и возможностей формирования полноценных семян. В данной работе приведены результаты изучения эмбриологических процессов данного вида: формирования мужских и женских генеративных структур, опыления, оплодотворения и раннего эмбриогенеза.

Методика исследований

Материал собирали на Южном берегу Крыма, в районе горы Кошка. Изучение эмбриологических процессов проводили на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятым методикам [РОМЕЙС, 1954; ПАУШЕВА, 1990]. Для фиксации бутонов разной величины, цветков и завязей использовали фиксатор Чемберлена (спирт этиловый 70% – 90 частей: формалин 40% – 5 частей: ледяная уксусная кислота – 5 частей). Препараты окрашивали гематоксилином по Гейденгайну с подкраской алциановым синим. Срезы толщиной 8-10 мкм выполняли на ротационном микротоме. Анализ препаратов проводили с помощью микроскопа «Jenamed 2» фирмы Carl Zeiss. Фотоснимки выполнены с помощью цифровой фотокамеры Canon A 550.

Результаты исследований

F. procumbens – это сильно ветвистый, стелющийся, многолетний полукустарник высотой 5-15 см. Растение безрозеточное, с моноподиальным типом нарастания побегов, почти голое, опушение из простых, нежелезистых волосков. Цветет практически в течение всего лета, цветки развиваются на побегах II порядка, одиночные, ярко-желтого цвета, 5-членные, с двойным околоцветником, 2,5–3 см в диаметре (рис. 8).

Цветков на растении до 20 шт., они весьма эфемерны, раскрываются утром и в течение дня уже теряют лепестки. Чашечка неоппадающая, остающаяся при плоде. Андроец представлен множеством тычинок, располагающихся несколькими кругами, наружные тычинки, как и у *F. thymifolia* [ГАФАРОВА, ШЕВЧЕНКО, 2011], стерильны. Пыльник двулепестный, 4-гнездный, иногда встречаются 2-гнездные пыльники (рис. 1).

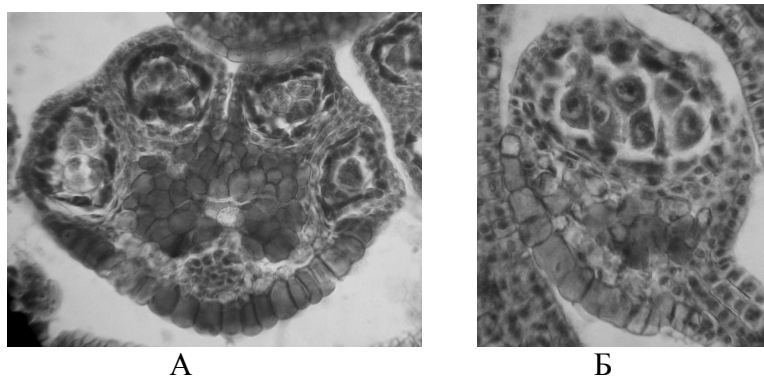


Рис. 1. Поперечные срезы пыльников *F. procumbens*: А – 4-гнездный пыльник на стадии тетрады микроспор; Б – 2-гнездный пыльник на стадии профазы мейоза

Fig. 1. Cross-cut of the *F. procumbens* anthers: А – 4-locular anther in the tetrad microspores stage; Б – 2-locular anther in the prophase meiosis stage

Стенка микроспорангия развивается центробежно, тапетум является производным первичного париетального слоя (рис. 9). Сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Клетки спорогенной ткани очень крупные, значительно превышающие по объему клетки тапетума. Формирование тетрады микроспор симультанное, образовавшиеся тетрады микроспор изобилатеральные, тетраэдрические, ромбические (рис. 2.).

На стадии дифференцирующего митоза стенка микроспорангия представлена сплюснутыми клетками эпидермиса, эндотецием и остатками клеток тапетума (рис. 3). Средний слой весьма эфемерный и на этой стадии уже отсутствует.

Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, прорастают на рыльце пестика, спермиогенез происходит в пыльцевой трубке.

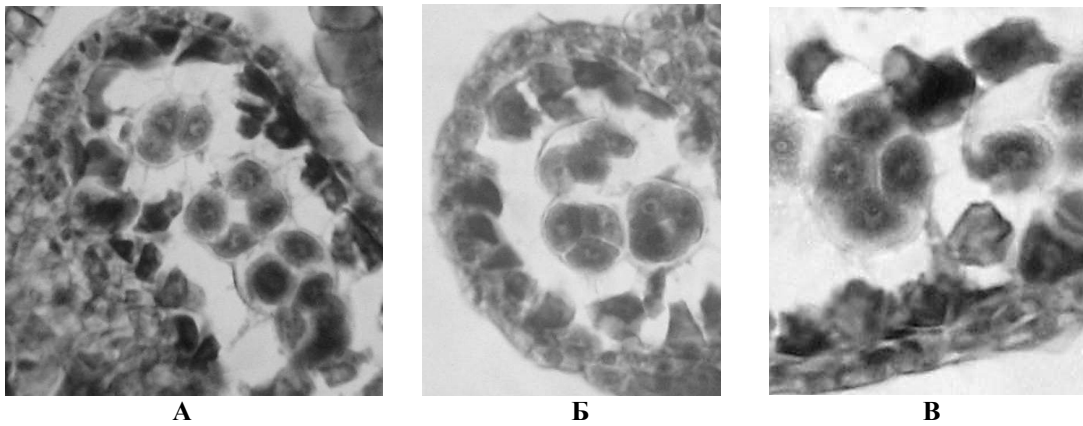


Рис. 2. Тетрады микроспор *F. procumbens*: А – изобилатеральные, Б – тетраэдрические, В – ромбические

Fig. 2. Tetrads of microspores of *F. procumbens*: A – isobilateral, Б – tetrahedral, В – rhombic

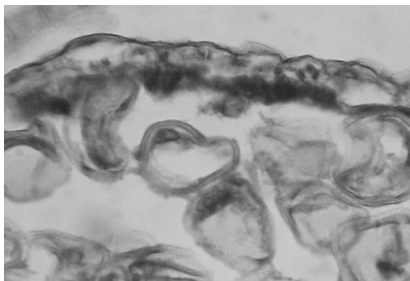


Рис. 3. Фрагмент микроспорангия *F. procumbens* на стадии дифференцирующего митоза

Fig. 3. Fragment of the microsporangium of *F. procumbens* in the differentiation mitoses stage

Семязачаток у *F. procumbens*, как и у *F. thymifolia*, атропный, битегмальный, крассиуцеллярный [ГАФАРОВА, ШЕВЧЕНКО, 2011]. На ранних этапах развития семязачатка в субэпидермальном слое нуцеллуса дифференцируется обычно одна археспориальная клетка, которая, делясь периклинально, образует первичную париетальную и спорогенную клетки. Многоклеточный археспорий отмечен у *Helianthemum alpestre*, *H. apenninum* *H. chamaesistus* [СНИАРУГИ, 1925], а также *H. vulgare* [КАРИЛ, МАНЕСHWARI, 1964]. У *F. procumbens* тоже иногда бывают две археспориальные клетки, которые в последующем преобразуются в мегаспороциты (рис. 10, Б). В результате периклинальных и антиклинальных делений париетальной клетки формируется париетальная ткань, а спорогенная клетка преобразуется в материнскую клетку мегаспор, или мегаспороцит. В это время уже четко видно начало развития интегумента (рис. 10, А).

Зародышевый мешок у *F. procumbens*, как и у *Cistus* [РОМАНОВА, 1970], развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу, зрелый – 7-клеточный и состоит из четко выраженного яйцевого аппарата, центральной клетки с 2-мя полярными ядрами и 3-х антипод (рис. 4, 5). Яйцевой аппарат представлен крупными синергидами с выростами и яйцеклеткой (рис. 4, А и Б). Полярные ядра (микропилярное и халазальное) занимают центральное положение в клетке, они одинаковы по размеру, сливаются до оплодотворения и образуют ядро центральной клетки. Иногда полярные ядра расположены рядом (рис. 4, Б и В). Антиподы располагаются в халазальной зоне зародышевого мешка Т-образно или линейно и сохраняются довольно долго (рис. 5).

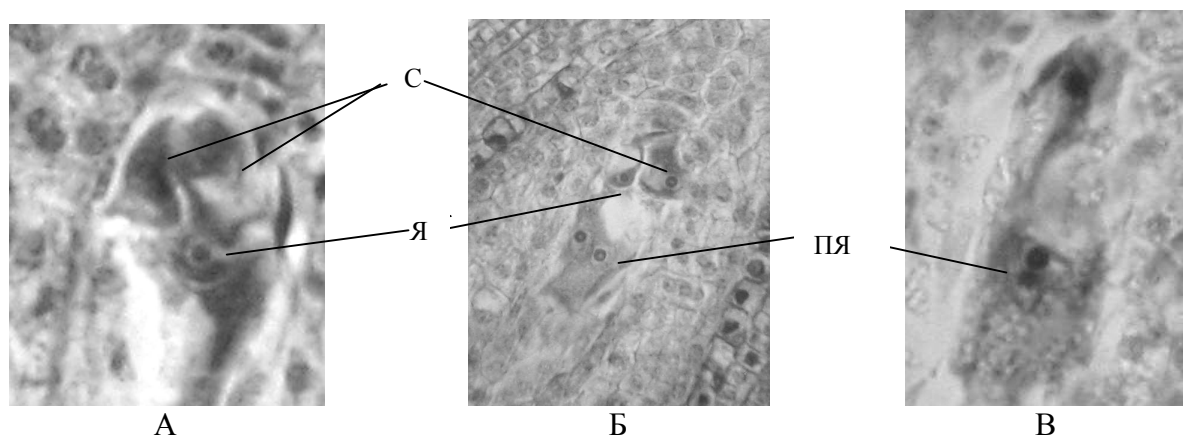


Рис. 4. Фрагменты сформированного зародышевого мешка *F. procumbens*: А – яйцевой аппарат, Б и В – яйцевой аппарат и центральная клетка зародышевого мешка с полярными ядрами (С – синергида, Я – яйцеклетка, ПЯ – полярные ядра).

Fig. 4. Fragments of the formed embryo sac of *F. procumbens*: А – the egg apparatus, Б and В – the egg apparatus and the central cell of the embryo sac with the polar nucleus (С – synergid, Я – egg, ПЯ – polar nucleus).

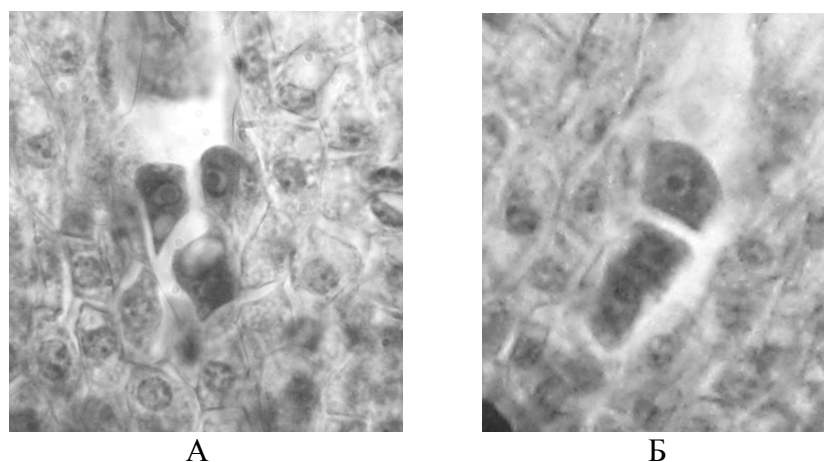


Рис. 5. Халазальная зона зародышевого мешка *F. procumbens* с 3-мя клетками антипод.

Fig. 5. Chalazal zone of the embryo sac of *F. procumbens* with 3 antipodal cells.

F. procumbens, как и другим вида семейства Cistaceae [1925], свойственна порогамия. После попадания на рыльце пестика пыльцевые зерна прорастают, пыльцевая трубка растет по тканям столбика, в ней происходит деление генеративной клетки с образованием двух спермиев. Достигнув зародышевого мешка и пройдя через одну из синергид, пыльцевая трубка лопается и изливает свое содержимое в щель между яйцеклеткой и центральной клеткой зародышевого мешка. Один из спермиев сливается с ядром центральной клетки, а второй – с ядром яйцеклетки (рис. 6).

Следует обратить внимание на тот факт, что у большинства цветков четко выражена геркогамия – мужские и женские генеративные структуры пространственно разграничены, и пестик значительно возвышается над тычинками (рис. 7, А; см. рис. 1, Б), что практически исключает автогамию и способствует осуществлению гейтоногамии. Однако иногда встречаются цветки, в которых пестик и тычинки находятся на одной высоте (рис. 7, Б), и в таком случае возможны как гейтоногамия, так и автогамия. В результате слияния спермия с ядром центральной клетки образуется первичное ядро эндосперма, которое, делясь, формирует ядерный эндосперм. От слияния спермия с ядром яйцеклетки образуется зигота, последующее развитие которой приводит к формированию зародыша.

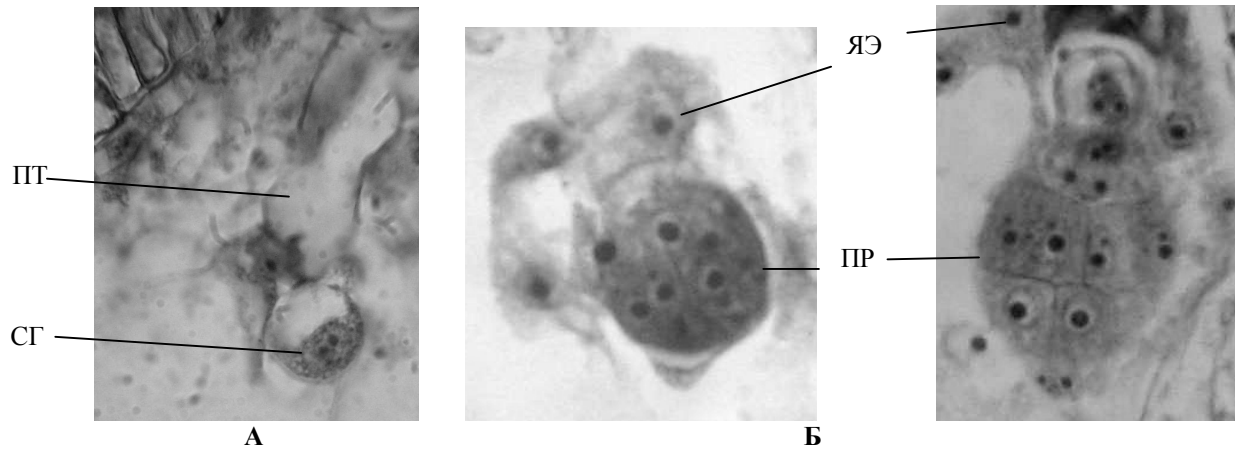


Рис. 6. Сингамия (А) и шаровидные проэмбрио (Б) *F. procumbens* (ПТ – пыльцевая трубка, СГ – сингамия, ЯЭ – ядра эндосперма, ПР – проэмбрио).

Fig. 6. Syngamy (A) and globular proembryo (Б) of *F. procumbens* (ПТ – pollen tube, СГ – syngamy, ЯЭ – endosperm nucleus, ПР – proembryo).

Первое деление зиготы поперечное, апикальная и базальная клетки также делятся поперечно, образуя линейную тетраду проэмбрио. Последующие деления производных базальной клетки формируют суспензор и гипофиз, а апикальной – основные органы зародыша, что соответствует Solanad-типу развития зародыша.

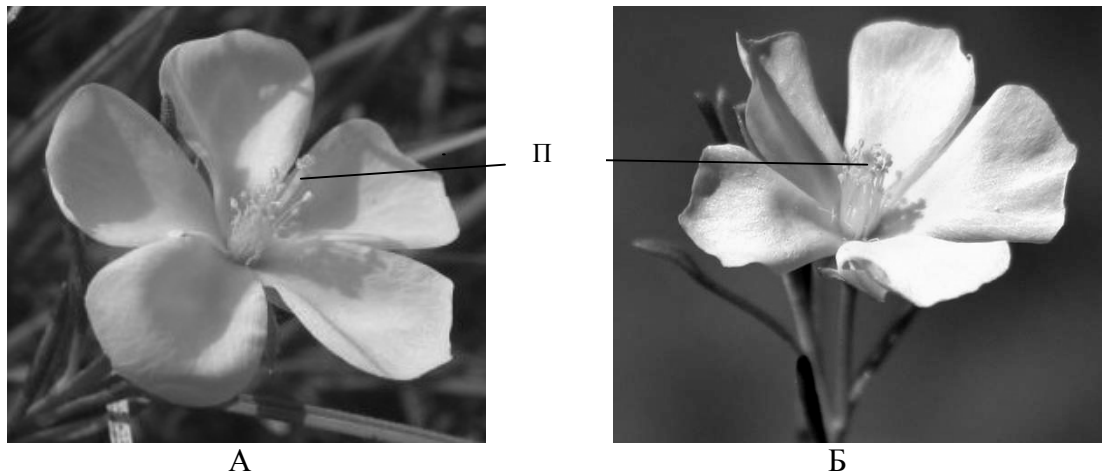


Рис. 7. Цветки *F. procumbens* с разной длиной пестика (П – пестик).

Fig. 7. Flowers of *F. procumbens* with the different length of pistils (П – pistil).

Зрелые семена коричневого цвета (рис. 11, А) содержат дифференцированный на органы зародыш ярко-зеленого цвета. В лабораторных условиях при температуре +25-27°C после 5-дневной стратификации в холодильнике ($t = +4-5^{\circ}\text{C}$) семена начинают прорастать на 5-е сутки (рис. 11, Б).



А Б
Рис. 8. Общий вид растения (А) и цветок (Б) *F. Procumbens*.

Fig. 8. General appearance of plant (A) and the flower (Б) of *F. procumbens*.

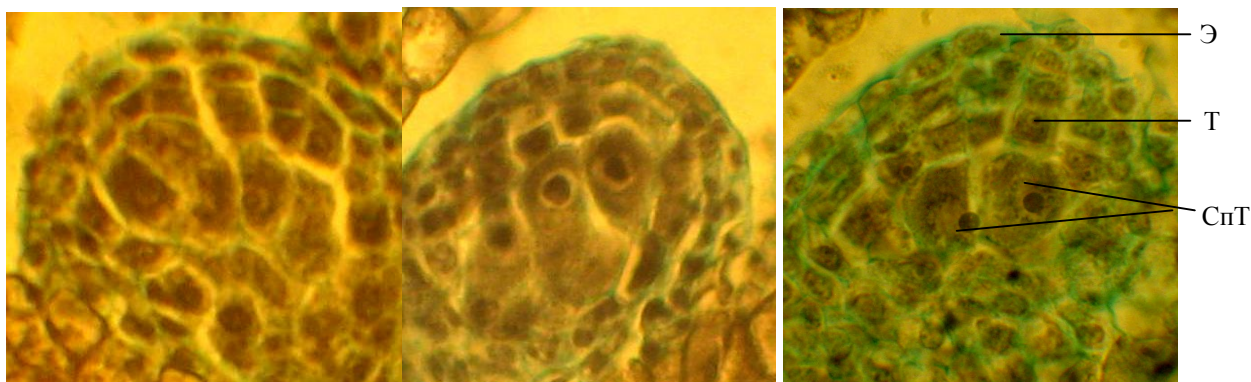


Рис. 9. Некоторые этапы формирования микроспорангия *F. procumbens* (Э – эпидермис, Т - тапетум, СпТ – спорогенная ткань).

Fig. 9. Some stages of the microsporangium development of *F. procumbens* (Э – epidermis, Т - tapetum, СпТ – sporogenous tissue).

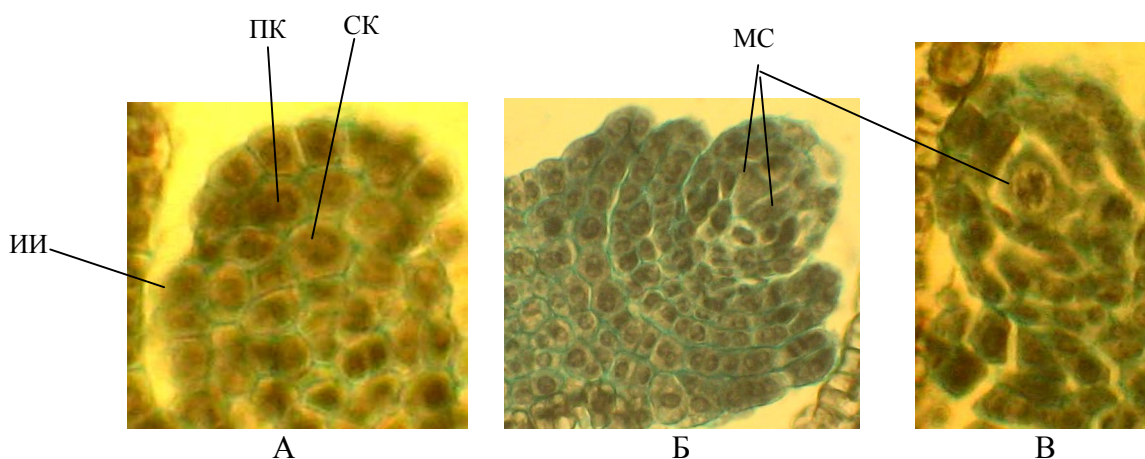


Рис. 10. Отдельные этапы формирования семязачатка *F. procumbens* (ИИ – инициаль интегумента, ПК – парietальная клетка, СК – спорогенная клетка, МС – мегаспороцит).

Fig. 10. Some stages of the ovule development of *F. procumbens* (ИИ – initial of the integument, ПК – parietal cell, СК – sporogenous cell, МС – megaspore).

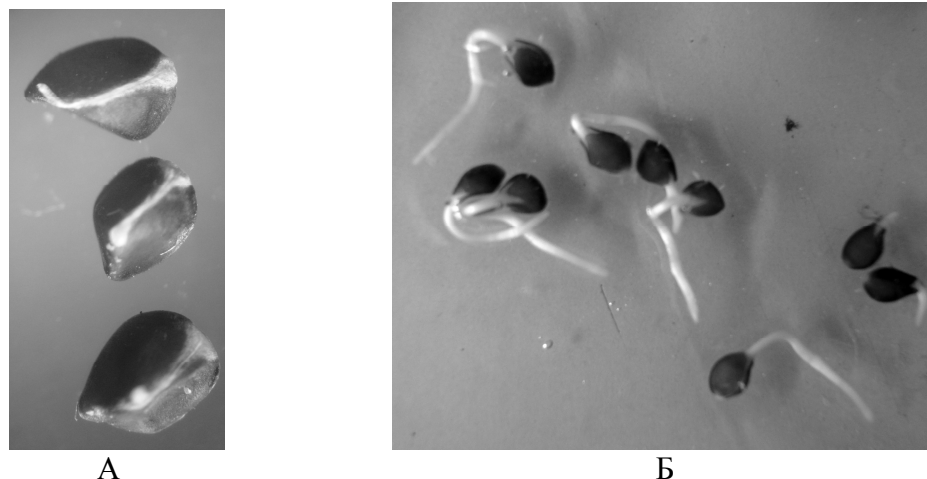


Рис. 11. Общий вид и прорастание семян *F. procumbens*.

Fig. 11. General appearance and germination of *F. procumbens* seeds.

Выводы

Таким образом, основные эмбриологические характеристики *F. procumbens* (центробежный тип развития стенки микроспорангия, симультанный тип образования тетрады микроспор, 2-клеточные зрелые пыльцевые зерна, атропный семязачаток, Polygonum-тип формирования зародышевого мешка, порогамия и Solanad-тип развития зародыша) сходны с таковыми у других представителей семейства Cistaceae. Формирование мужских и женских генеративных структур проходит без значительных отклонений, что приводит к образованию нормальных дифференцированных зародышевых мешков и пыльцевых зерен и обеспечивает эффективные процессы опыления, оплодотворения и развития жизнеспособных семян.

Список литературы

- ГАФАРОВА М.А., ШЕВЧЕНКО С.В. Некоторые особенности развития мужских и женских генеративных структур *Fumana thymifolia* (L.) Sprach et Webb (сем. Cistaceae) // Бюл. Никит. ботан. сада. – 2011. – Вып. 103. – С. 94-103.
- ГОЛУБЕВ В.Н. Биологическая флора Крыма. / Второе издание. – Ялта: НБС–ННЦ, 1996. – 126 с.
- ИМХАНИЦКАЯ Н.Н. Семейство Cistaceae // Жизнь растений. Том 5. Часть 2. Цветковые растения / Под ред. Тахтаджяна А. Л. – М.: Просвещение, 1981. – С. 47-50.
- ПАУШЕВА З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Колос, 1990. – 283 с.
- РОМАНОВА Г.С. Цитоэмбриологические исследования некоторых видов цистуса // Тр. Никитск. ботан. сада. – 1970. – Т. 46. – С. 184-193.
- РОМЕЙС Б. Микроскопическая техника. – М.: Изд-во иностр. литер., 1954. – 718 с.
- СНИАРУГИ А. Embriologia delle Cistaceae // Nuovo Giorn. Bot. Ital., nuova ser. – 1925. – V.32. – P. 223-316.
- КАПИЛ R.N., МАНЕСHWARI R. Embryology of *Heliathemum vulgare* // Phytomorphology. – 1964. – V.14, №4. – P. 547-557.

Рекомендує до друку
М.Ф.Бойко

Отримано 12.11.2012 р.

Адреси авторів:

С.В. Шевченко, М.А. Гафарова
Нікітський ботанічний сад – Національний
науковий центр НААН,
Нікіта, м. Ялта,
98648, АР Крим,
Україна
e-mail: shevchenko_nbs@ukr.net

Authors' address:

Shevchenko S.V., Gapharova M.A.
The Nikita Botanical Gardens –
National Scientific Centre NAAN,
Nikita, Yalta, 98648, Crimea,
Ukraine
e-mail: shevchenko_nbs@ukr.net