

На правах рукописи



Мирошниченко Наталья Николаевна

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ И ОСОБЕННОСТИ
РАЗМНОЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CAMPANULA* L.
В КРЫМУ**

03.02.01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ялта, 2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад -Национальный научный центр РАН»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Шевченко Светлана Васильевна

Официальные оппоненты: **Кашин Александр Степанович**
доктор биологических наук, профессор,
Саратовский национальный исследовательский
государственный университет им. Н.Г.
Чернышевского, профессор кафедры генетики

Круглова Наталья Николаевна
доктор биологических наук, профессор,
Уфимский Институт биологии
– обособленное структурное подразделение
Федерального государственного бюджетного
научного учреждения Уфимского федерального
исследовательского центра Российской
академии наук, главный научный сотрудник
лаборатории физиологии растений

Ведущая организация: **Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Ботанический институт
им. В.Л. Комарова Российской академии наук**

Защита состоится «24» мая 2019 г. в 10 часов
на заседании диссертационного совета Д 900.011.01 к при ФГБУН «Ордена
Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный
научный центр РАН» по адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым,
г.Ялта, пгт Никита, спуск Никитский, 52; e-mail: dissovet.nbs@yandex.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН «НБС-
ННЦ» по адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым,
г. Ялта, пгт Никита, спуск Никитский, 52, адрес сайта <http://nbgnscpro.com>

Автореферат разослан «23» марта 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Корженевская Юлия Владиславовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность избранной темы. Одной из наиболее важных и серьезных проблем настоящего времени является проблема сохранения биоразнообразия растительного мира, потому что «... угроза сохранению отдельных видов и экосистем еще никогда не была так велика, как сегодня, когда рост населения и последствия его хозяйственной деятельности приводят к необратимым изменениям природы нашей планеты» (Андреев и др., 2001, с. 9). В связи с этим возникает необходимость изучения процессов, обеспечивающих воспроизведение и размножение растений. Знание процессов особенностей цветения, опыления, формирования генеративных структур цветковых растений и образования семян чрезвычайно важны для решения многих задач ботаники, в том числе задачи сохранения и увеличения биологического разнообразия растений, выявления особенностей их адаптаций при интродукции, уточнения систематической принадлежности и др. (Кордюм, 1978, 2010; Поддубная-Арнольди, 1976; Яковлев, 1976; Шевченко, 2001; Шевченко и др., 2010). Немаловажное значение имеет знание указанных вопросов также при разработке приемов рационального природопользования и введении в культуру различных хозяйственно ценных растений – лекарственных, технических, декоративных. Поскольку в настоящее время в мировой науке все большее внимание акцентируется на изучении развития растений в естественных условиях произрастания, когда растения испытывают влияние различных факторов, особое значение приобретают исследования редких и исчезающих видов для анализа причин их редкости и снижения численности с целью разработки научных основ их сохранения и возобновления.

Степень разработанности темы исследования. К видам, заслуживающим особого внимания, как редкие, декоративные и лекарственные, можно отнести и представителей семейства *Campanulaceae*, в том числе таксоны рода *Campanula* L.. По данным Виталия Николаевича Голубева (1996 б) в Крыму произрастает 16 видов, а Андрей Васильевич Ена (2012) указывает только 12 видов рода *Campanula* L..

Несмотря на то, что род *Campanula* довольно хорошо и всесторонне изучен (Фомин, 1903-1907; Юзепчук, 1951; Харадзе, 1956; Федоров, 1957, 1958, 1978; Шамров и др., 1994; Жинкина, 1995; Боронникова, 1995; Дремлюга и др., 2010; Koch K., 1849, 1850; Damboldt, 1975, 1976, 1979;), данные по эмбриологии видов этого рода в литературных источниках представлены недостаточно. В тоже время изучение репродуктивных структур видов данного рода будет способствовать расширению фактического материала по общей эмбриологии растений, а также послужат дополнительными сведениями при решении спорных вопросов систематической принадлежности и разработки приемов оптимизации их воспроизведения.

Цель работы – выявить особенности развития репродуктивных структур и размножения *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz. и *C. talievii* Juz. в условиях природного ареала и в связи с задачей сохранения фиторазнообразия.

Задачи исследования:

- провести фенологические наблюдения за процессами цветения *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* в условиях их естественного произрастания;
- изучить процессы формирования микроспорангиев и мужского гаметофита;
- изучить процессы формирования мегаспорангиев и женского гаметофита;
- выявить особенности цветения и опыления изучаемых видов;
- изучить процессы оплодотворения и эмбриогенеза;
- определить семенную продуктивность, а также строение и жизнеспособность семян изучаемых видов;
- изучить процессы диссеминации и особенности размножения в условиях природного ареала.

Научная новизна. В результате проведенных исследований установлено, что *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii*. обладают довольно высоким репродуктивным потенциалом (жизнеспособные генеративные структуры, специфический способ цветения и опыления, высокая семенная продуктивность и др.), пластичностью и надежностью системы размножения. Впервые у изученных видов установлены типы формирования микро- и мегаспорангиев; описаны механизмы цветения и опыления; определены особенности эмбриогенеза и эндоспермогенеза. Показаны специфические черты антропоэкологического аспекта репродуктивного цикла изученных видов (необычное извлечение пыльцы из пыльников волосками пестика, открытый тип пестика с каналом, характер созревания мужских и женских элементов цветка (протандрия), что сопряжено с энтомофилией и развитием приспособлений к насекомым-опылителям и др.), дана характеристика семенной продуктивности, диссеминации и определен репродуктивный успех. Установлена стратегия размножения изученных видов рода *Campanula* в условиях естественной среды обитания и показано, что основным типом размножения является семенной, а для *C. talievii* и *C. taurica* в качестве резервного возможно и вегетативное размножение (Мирошниченко, 2014 в). Принимая во внимание особенности биологии развития, морфологии и размножения изучаемых таксонов определены их сходные и различные черты (жизненная форма, условия мест обитания, восприимчивость к температуре).

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты проведенных исследований могут быть использованы при разработке приемов рационального природопользования и организации мероприятий по поддержке и сохранению биоразнообразия растительного мира в Крыму. Полученные данные сравнительного изучения биологии трех видов рода *Campanula* могут быть

использованы при решении спорных вопросов их систематической принадлежности. Описанные особенности антэкологии и диссеминации используются при чтении курсов ботаники в Таврической академии биоресурсов и природопользования КФУ им. В.И. Вернадского и ФГАОУВО «Академии биоресурсов и природопользования КФУ им. В.И. Вернадского» (приложение), а полученные сведения о жизнеспособности и прорастании семян могут быть применены при создании композиций декоративных растений в парках Крыма.

Методология и методы исследований. Методологической базой исследований служили рекомендации отечественных и зарубежных ученых в области изучения биологии развития, эмбриологии, антэкологии и репродукции цветковых растений. Работа выполнена на основании полевых наблюдений в условиях естественного произрастания трех изученных видов, а также в лабораторных условиях. В условиях лаборатории фиксировали растительный материал, готовили постоянные препараты и анализировали их. Все исследования проводили по общепринятым методикам. Статистическую обработку осуществляли при помощи пакетов анализа Microsoft Office Excel 2010.

Положения, выносимые на защиту:

1. Изученные виды обладают надежностью и пластичностью системы репродукции и высоким репродуктивным потенциалом: нормальное развитие генеративных структур, большое количество жизнеспособных пыльцевых зерен, эффективный процесс опыления, особенностями которого является специфический способ извлечения пыльцы из пыльников волосками столбика, сопряженность процесса цветения и развития насекомых-опылителей, высокая семенная продуктивность, особенности диссеминации и сохранение всхожести семян в течение длительного времени. Основным типом размножения является семенной, а в качестве резервного для *C. talievii* и *C. taurica* характерно и вегетативное размножение. Данные факторы увеличивают шансы на возобновление и увеличение численности особей в популяциях.

2. Несмотря на общность эмбриологических и антэкологических характеристик исследованных видов *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* с таковыми, присущими роду и семейству, существуют некоторые видоспецифические особенности (различия по жизненным формам, связанные с высотой растений, опушенностью, ксероморфностью и др.; условиями произрастания и размножения; наличие одного проводящего пучка в семязачатке, формирование трехслойной спорогенной ткани в микроспорангии и интегументального тапетума в семязачатке, микропиллярного и халазального гаусториев эндосперма, развитие тубифлорального эндосперма, наличие аксикорна и плода – поникающей коробочки с порами у основания и др.).

3. Изучаемые виды относятся к растениям-баллистам, имеющим

морфологические приспособления, препятствующие самопроизвольному осыпанию семян. Диссеминация у них может происходить только при раскачивании побегов или плодоножек внешними агентами – ветром, животными, человеком и др. Семенная продуктивность у изучаемых видов высокая и за счет легкости и большого количества семян в плодах происходит их распространение и размножение. Диссеминация может осуществляться пятью способами (баллистохория, баллистоанемохория, баллистозоохория, эпизоохория и эндозоохория), что способствует освоению новых территорий и формированию банка семян.

Степень достоверности и апробация работы. Основные положения и материалы диссертационной работы были представлены на 8 международных научных и научно-практических конференциях: «Фіторізноманіття природних і антропогенних ландшафтів» (Мелітополь, 2012), «Биологические науки: современное состояние, проблемы и перспективы исследований в Крыму» (Ялта, 2013 а), «Актуальные проблемы ботаники и экологии» (Щелкино, 2013 б), «Проблемы и перспективы исследований растительного мира» (Ялта, 2014 в), «Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира (физиолого-биотехнические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты)» (Ялта, 2014 д), «Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы» (Новосибирск, 2016 в), «Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа» (Сухум, 2016 г), «Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира (физиолого-биохимические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты)» (Ялта, 2016 д).

По теме диссертации опубликовано 26 научных работ, в том числе 4 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 разделов, заключения, выводов, списка литературы и практических предложений; изложена на 170 страницах, проиллюстрирована 77 рисунками и 10 таблицами. Список литературы содержит 403 источника, в том числе 111 иностранных, 10 ссылок на интернет-ресурсы.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю, доктору биологических наук, профессору Шевченко Светлане Васильевне за чуткое руководство и помощь в планировании и проведении исследований, а также сотрудникам лаборатории за поддержку и профессиональные советы. Видовая принадлежность насекомых-опылителей была определена с помощью кандидата биологических наук А.В. Фатерыги, за что автор выражает ему сердечную благодарность.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

РАЗДЕЛ 1 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА CAMPANULACEAE

Проблема сохранения фиторазнообразия и рационального использования растений является одной из наиболее важных проблем современности. Согласно сведениям литературы (APG III, 2009), семейство Campanulaceae является 26-м крупнейшим семейством в системе цветковых растений (Stevens, 2001 и др.) и состоит из 85 родов (включая *Halacsyella*, Stefanović et al., 2008) и около 2300 видов (Lammers, 2007 а). Однако по последним данным от 23 октября 2018 г. семейство Campanulaceae занимает 35-е место и представлено 88-ю родами и 2385-ю видами (https://ru.wikipedia.org/wiki/Семейства_цветковых_растений).

Анализ отечественной и зарубежной литературы показал, что основное внимание исследователей было посвящено вопросам морфологии, анатомии и биологии представителей рода *Campanula* L. (Аветисян, 1967; Голубев, 1967; Стрижев, 1971; Шулькина, 1974, 1975, 1977; Василевская и др., 1976, 1981; Зиман, 1982, 1985; Беляев, 1986; Шрестка, Тарасевич, 1992; Викторов, 1994, 2000б; Лотова, 2000; Михеев, 2001; Farkas, 1853; Ballon, 1882; Adamson, 1927; Crook, 1951; Engler, 1957; Subramanyam, 1970; Leray, 1977; Leins, 2000).

Также проводились работы по изучению мужских и женских эмбриональных структур *Ostrowskia magnifica* и *Azorina vidalii* (Камелина, Жинкина, 1989, 1998; Шамров, жинкина, 1994). В эмбриологическом отношении виды рода *Campanula* изучены недостаточно, имеются только некоторые сведения по видам *Campanula kadargavanica* (Амирханов, Комжа, 1998), *Campanula dolomitica* и *Campanula kirpichnicovii*, *Campanula trachelium* (Кудина, 2009), *Campanula rapunculoides* (Жинкина, 1995; Цвелев, 1994). Однако виды *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* в эмбриологическом плане вообще не изучены, что вызывает необходимость в проведении этих исследований.

РАЗДЕЛ 2 ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве объектов для исследований особенностей системы размножения были отобраны три таксона рода *Campanula*: *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii*. Основное внимание было обращено на элементы цветка и генеративные структуры на разных стадиях развития, семена и корневую систему. Наблюдения проводили в условиях естественного произрастания, эмбриологические исследования проводили в лабораторных условиях по общепринятым методикам.

Наблюдение процессов цветения и опыления осуществляли согласно методикам Пономарева А.Н. (1960), Пономарева и Демьяновой (1980) и Голубева В.Н. и Волокитина Ю.С. (1986а, 1986б). 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 Карнуа (6:3:1). Препараты окрашивали метилгрюнпиронином с подкраской алциановым синим (Шевченко, Ругузов, Ефремова, 1986; Шевченко, Чеботарь, 1992). Съемку выполняли с помощью цифровой фотокамеры Canon A 550 и Canon A 3100 IS.

РАЗДЕЛ 3 УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CAMPANULA SIBIRICA* L., *C. TAURICA* JUZ. И *C. TALIEVII* JUZ.

Наблюдения за исследуемыми видами нами проводились на южном склоне Крымских гор выше пгт Никита, на северо-восточном склоне г. Чатыр-Даг вдоль дороги от трассы Ялта - Севастополь до перевала Байдарские ворота и на южном склоне г. Челеби. *C. sibirica* и *C. taurica* произрастают в более затененных местах, с хорошим подлеском и довольно обильной подстилкой. *C. talievii* произрастает на открытых пространствах под прямыми солнечными лучами на каменистых склонах среди камней с небольшим почвенным покровом. Корень уходит вглубь между густо лежащих камней, что часто препятствует росту корневой системы. По гербарным данным *C. sibirica* произрастает в 7, *C. taurica* – в 4, а *C. talievii* – в 5 локалитетах. Наблюдаемые нами ценопопуляции находились на северо-восточном склоне г. Чатыр-Даг и на южном склоне г. Челеби, вдоль дороги от трассы Ялта - Севастополь до перевала Байдарские ворота, а также на южном склоне Крымских гор выше пгт Никита. Ценопопуляции на г. Челеби обнаружены нами впервые.

Campanula sibirica L. – двулетнее травянистое растение до 50 см высотой с одинарным прямостоячим стеблем (рисунок 1, А) и многочисленными цветками. Надземные побеги в виде розеток листьев. Листья ланцетные, сидячие. Корень у данного вида стержневой, веретеновидный, разветвленный, молочно-белого окраса, что согласуется с литературными данными (Флора СССР, 1957). Вид занесен в Красные книги Удмуртской Республики (2001), Московской области (2006), Ярославской области (2004) и Республики Беларусь (2006). Данному виду присвоен статус 3-ей категории редкости.

Campanula taurica Juz. – многолетнее травянистое растение до 50 см высотой (рисунок 1, Б) с многочисленными генеративными побегами (3-6). Направление стебля является ортотропным. Цветки многочисленные, лепестки зубчатые. Надземные побеги в виде розеток листьев, листья ланцетные. Подземные побеги стелящиеся, разветвленные, светло-белого окраса.

Campanula talievii Juz. – это полукустарничек до 25 см высотой (рисунок 1, В) с многочисленными генеративными побегами (4-9), хотя большинство исследователей считают этот вид травянистым многолетником (Федоров, 1957; Голубев, 1996; и др.). В отличие от *C. taurica*, у *C. talievii* расположение побегов

сначала имеет ортогональное направление, затем он становится ортотропным. По данным Ан.А. Федорова (1957) и В.Н. Голубева (1996 а, 1996 б), этот вид является эндемом Крыма. Цветки также многочисленные. Надземные побеги представлены розетками ланцетных листьев. Подземный побег разветвленный, стержневой, веретеновидный стелящийся, светло-белого окраса.

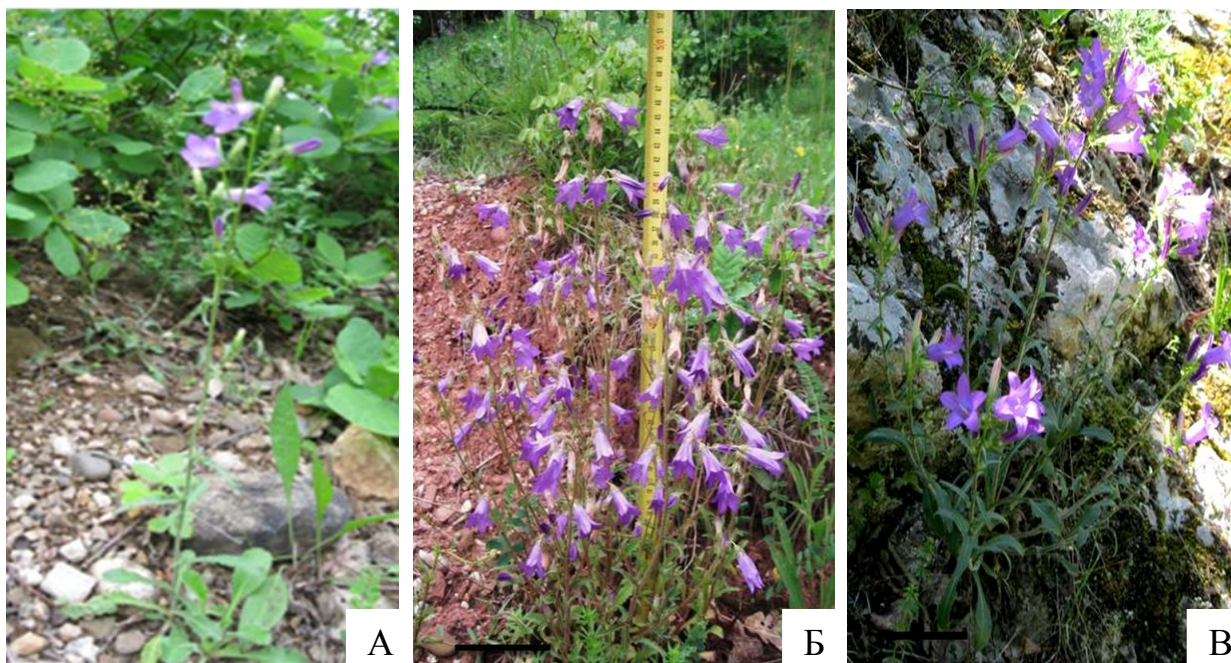


Рисунок 1 – Общий вид растений *C. sibirica* (А), *C. taurica* (Б) и *C. talievii* (В)

РАЗДЕЛ 4 ХАРАКТЕРИСТИКА МУЖСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР

Цветок у изученных видов полный, обоеполый, актиноморфный. Имеет довольно длинную цветоножку (8-10 мм). Цветоложе выпуклое. Чашелистики отогнуты. Чашечка зубчатая, увядающая. Лепестки зубчатые. Венчик колокольчатый, опушенный. Цветки одноцветные. Рыльце верхушечное, расчлененное, 3-лопастное, отвернутое, в раскрытом цветке выходит за его пределы. Столбик центральный, прямостоячий, прямой, открытый, с каналом, увядающий, непадающий, покрыт множеством одноклеточных волосков эпидермального происхождения. Имеется внутрицветковый нектарник, в виде диска над завязью.

У изучаемых видов андроцей представлен 5-ю тычинками. Тычинки прямые и равные, прикреплены к основанию нектарного диска. Раскрываются интрорзно. Тычиночные нити имеют расширенные основания, которые, смыкаясь, образуют купол. Пыльник 4-гнездный, 2-тековый. Развитие стенки микроспорангия идет центробежно. Тапетум формируется из первичного париетального слоя. Характерной особенностью является 3-х рядная спорогенная ткань. Сформированная стенка состоит из эпидермиса, эндотеция, одного среднего слоя и секреторного тапетума. Стенка зрелого пыльника представлена сплюснутыми

клетками эпидермиса и эндотеция с фиброзными утолщениями. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-борозднопоровые. Наряду с нормальными в пыльниках встречаются стерильные пыльцевые зерна, как результат отклонений в процессах мейоза (неправильное распределение хромосом, выбросы хромосом за пределы ахроматинового веретена) и дифференцирующего митоза, и эти аномалии могут приводить к уменьшению количества нормальных пыльцевых зерен (рисунок 2).

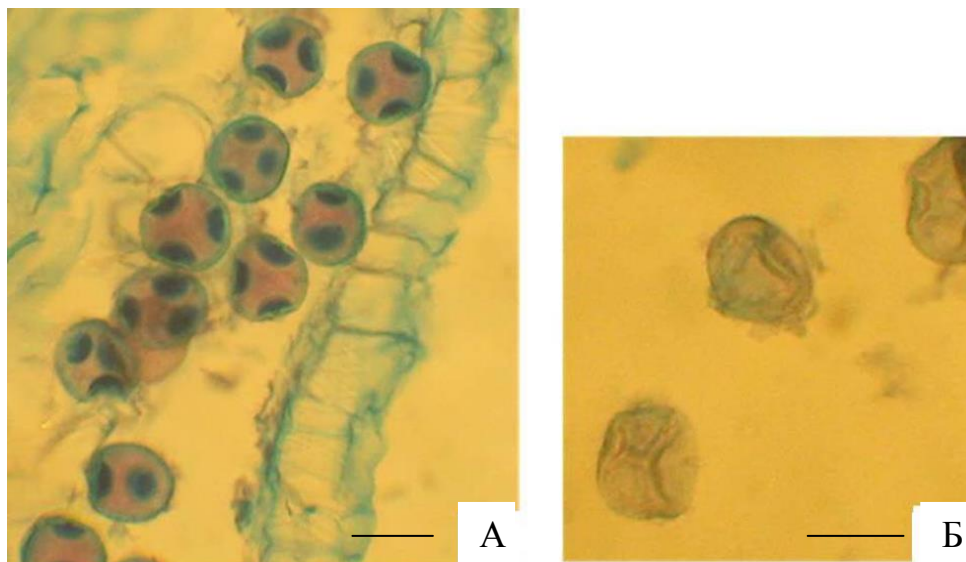


Рисунок 2 – Фрагмент микроспорангия *C. taurica* с морфологически нормальными (А) и стерильными пыльцевыми зернами (Б) (М = 30 μm)

РАЗДЕЛ 5 ХАРАКТЕРИСТИКА ЖЕНСКИХ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР

Гинецей синкарпный из 3 сросшихся плодолистиков, в каждом из которых формируется множество семязачатков. Семязачаток анатропный, медионуцеллярный, унитегмальный, мезохалазальный, фуникулярный. Микропиле простое, узкое, прямое. Интегумент эпидермального происхождения, представлен 6-8 рядами клеток. Фуникулус короткий, имеется фуникулярный обтуратор. В результате конгенитального срастания фуникулуса и интегумента образуется рафе. Формируются интегументальный тапетум и гипостаза. Интегументальный тапетум сильно развит, достигает уровня яйцевого аппарата и представлен таблитчатыми клетками с ядрами и ядрышками. Археспориальная клетка дифференцируется в субэпидермальном слое и после ее первого деления отделяется париетальная клетка и спорогенная, которая трансформируется в мегаспороцит. В результате мейоза образуется тетрада мегаспор, из которых халазальная развивается в моноспориический, 7-клеточный, удлинённый зародышевый мешок *Polygonum* – типа, который представлен хорошо выраженным яйцевым аппаратом, центральной клеткой и тремя клетками антипод (рисунок 3). Между зародышевым мешком и гипостазой формируется постамент-подиум.

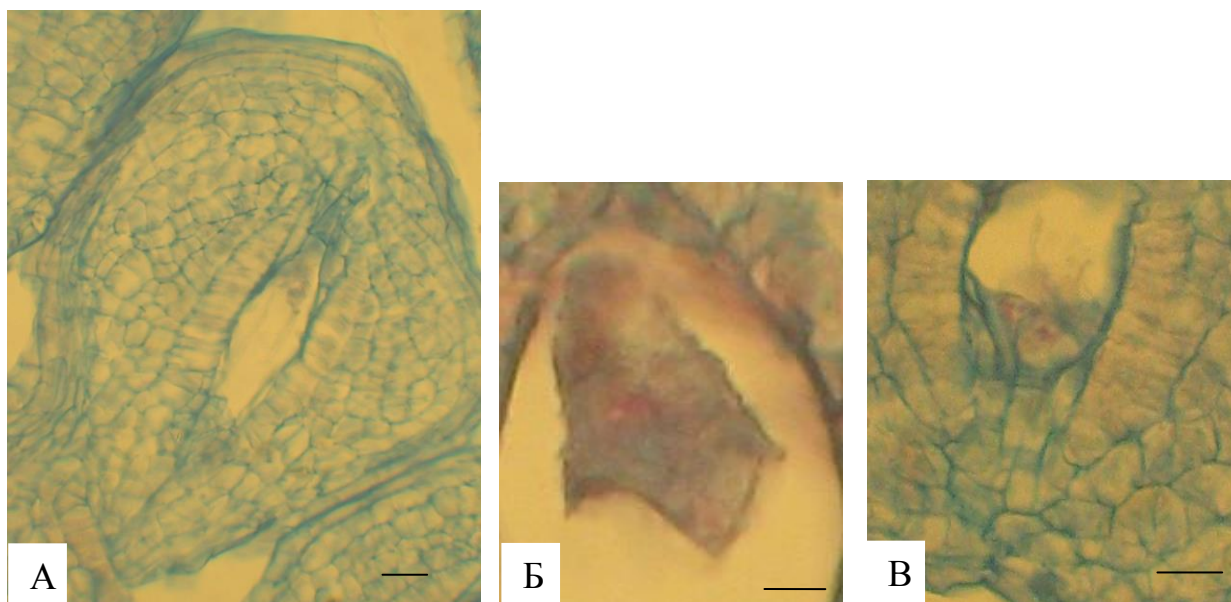


Рисунок 3 – Общий вид семязачатка (А), яйцевой аппарат (Б) и антиподы (В)
C. taurica (М = 10 μ m)

РАЗДЕЛ 6 ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ ИЗУЧАЕМЫХ ВИДОВ

Процессы цветения и опыления растений являются чрезвычайно важными во всей системе воспроизведения и размножения и зависят от многих факторов, в том числе таких, как температура воздуха, продолжительность цветения, ареал и многие другие. В Крыму колокольчики цветут с мая по август, включительно. Для начала цветения и последующего развития для всех трех видов необходимы суммы активных и эффективных температур, которые, в среднем, составляет 620-630 °С и 1250-1350 °С, соответственно (рисунок 4).

Процессы цветения и опыления у видов рода *Campanula*, как и у многих других видов семейства Campanulaceae, очень специфичны. В закрытом бутоне тычинки полностью закрывают столбик – пыльники плотно охватывают столбик пестика, а расширенные в нижней своей части тычиночные нити, смыкаясь, образуют купол. Раскрываются пыльники в закрытом бутоне интрорзно, пестик в это время еще недоразвит, то есть наблюдается явление протерандрии, когда созревание андроеца наступает раньше созревания гинецея.

В полураскрытой цветке лопасти рыльца еще сомкнуты и только в полностью раскрытой цветке они разворачиваются. Насекомые, направляясь к нектарному диску, задевают их и оставляют на них пыльцу (рисунок 5). По мере роста пестика волоски, покрывающие столбик, извлекают пыльцу из пыльников, в результате чего весь столбик покрыт пыльцой (рисунок 6).

После поллинии тычинки увядают, скручиваются еще до раскрытия рыльца пестика, так что в раскрытом цветке наблюдаются только остатки тычинок (см. рисунок 5. 3).

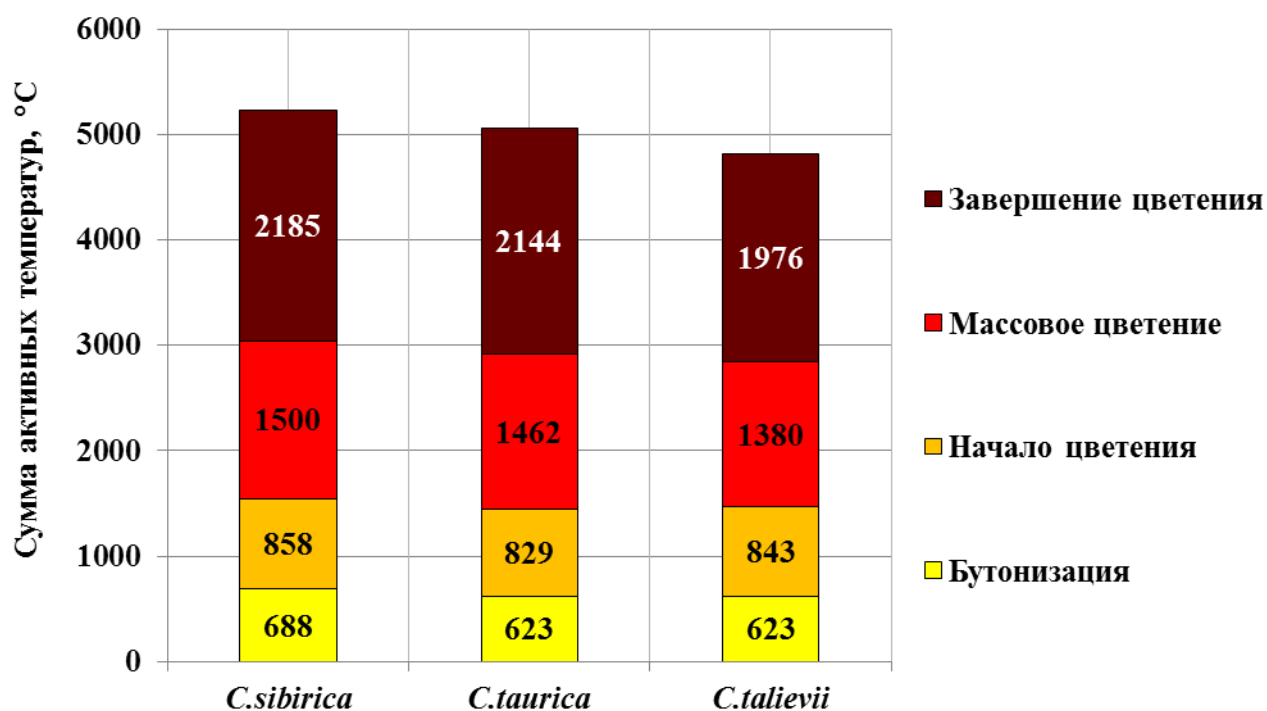


Рисунок 4 – Феноритмы с суммами средних активных температур за 2011-2015 гг



Рисунок 5 – Фрагменты цветков *C. sibirica* (4), *C. taurica* (1, 2) и *C. talievii* (3, 5) с удаленным околоцветником на разных фазах цветения и опыления

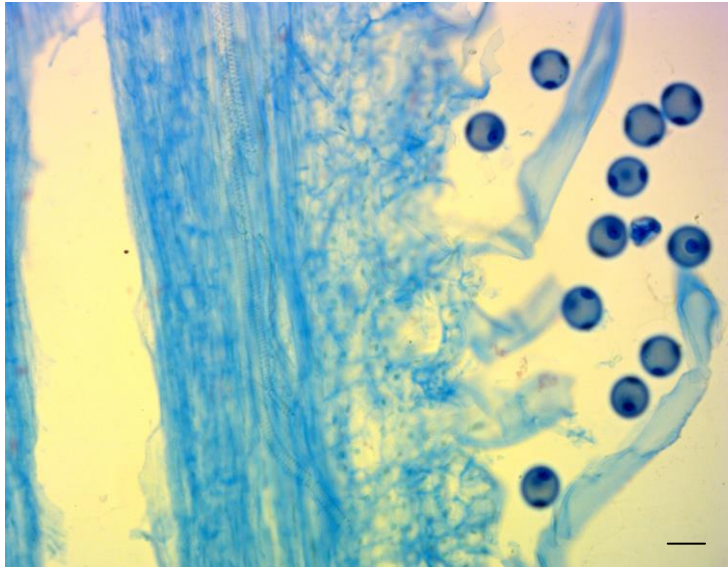


Рисунок 6 – Фрагмент столбика *C. sibirica* с пылью на волосках (М = 30 μm)

Насекомое, привлекаемое яркой окраской цветка и ароматом, подлетает к цветку и в поисках нектара пробирается к нектарному диску, который прикрыт куполом из расширенных у основания тычиночных нитей. В верхней части купола имеется отверстие, через которое насекомое-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 собирая пыльцу, что способствует еще большему ее закреплению на теле насекомого. При перелете на другой раскрытый цветок насекомое, продвигаясь к нектарному диску, задевает лопасти рыльца пестика, оставляя на них пыльцу и, таким образом, осуществляя перекрестное опыление (рисунок 7). В конце цветения цветка, когда лопасти рыльца закручены и опущены вниз, они могут касаться столбика, и пыльца, которая осталась на нем, может оказаться на лопастях рыльца и произвести опыление цветка собственной пыльцой. Иными словами, у данных видов наряду с аллогамией возможна и автогамия, что также отмечал S. Vogel (1975) у *C. rotundifolia*. На раскрытых цветках изучаемых видов мы наблюдали пчел (*Melitta melanura* и др.) и мух семейства Syrphidae.

Следует обратить внимание на тот факт, что после завершения функции извлечения пыльцы из пыльников и снятия ее насекомыми со столбика, волоски, покрывающие столбик, постепенно исчезают. Они втягиваются в поверхностную ткань столбика, расширяя основание волоска, и от них остаются только кончики, которые незначительно возвышаются над эпидермой столбика, то есть у данных видов наблюдается явление инвагинации, или ретракции, что способствует насекомым достигать нектарный диск и покидать цветок, осуществив опыление.

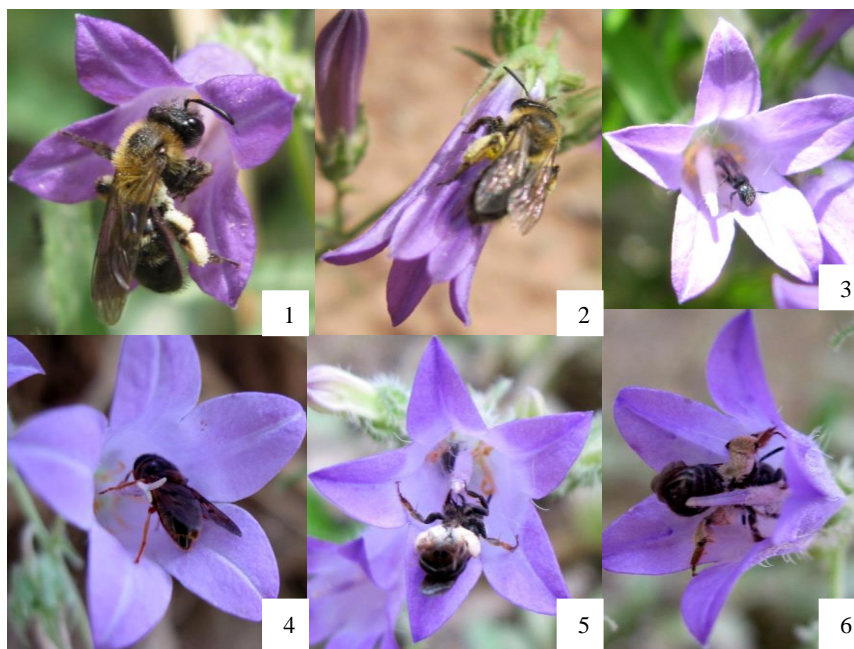


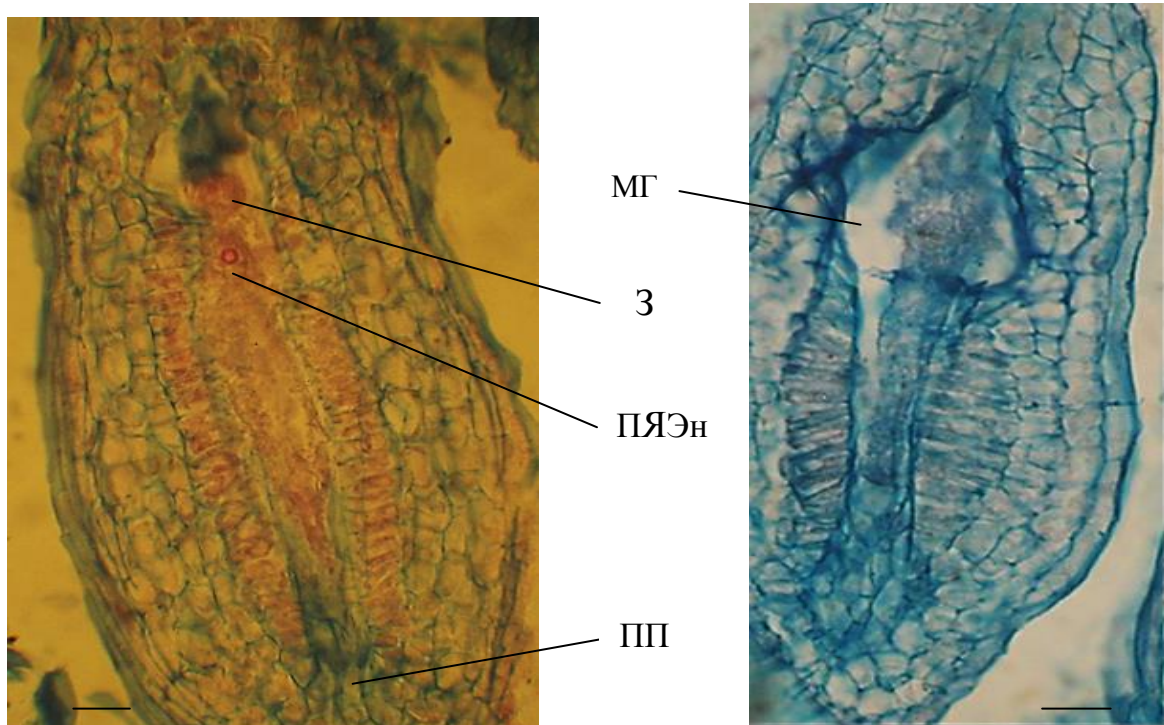
Рисунок 7 – Насекомые-опылители на цветках *C. talievii* (1), *C. taurica* (2, 3, 5, 6) и *C. sibirica* (4)

РАЗДЕЛ 7 ОПЛОДОТВОРЕНИЕ, ЭНДОСПЕРМОГЕНЕЗ И ЭМБРИОГЕНЕЗ

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, лопается и изливает в нее свое содержимое. Ядро одного из спермиев сливается с ядром центральной клетки, а второго – с ядром яйцеклетки, то есть происходит двойное оплодотворение. У изучаемых нами видов оплодотворение премитотического типа, который характеризуется объединением половых ядер до первого митотического деления зиготы. Зигота некоторое время находится в состоянии покоя, затем несколько вытягивается вовнутрь зародышевого мешка. 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 2-клеточный гаусторий (рисунок 8).

Наблюдаемый у данных видов эндосперм, согласно характеристике семейства Campanulaceae (Коробова, Жинкина, 1987; Жинкина, 1995), клеточный.



МГ – Микропилярный гаусторий, З – зигота, ПЯЭн – первичное ядро эндосперма, ПП – постаменто-подиум

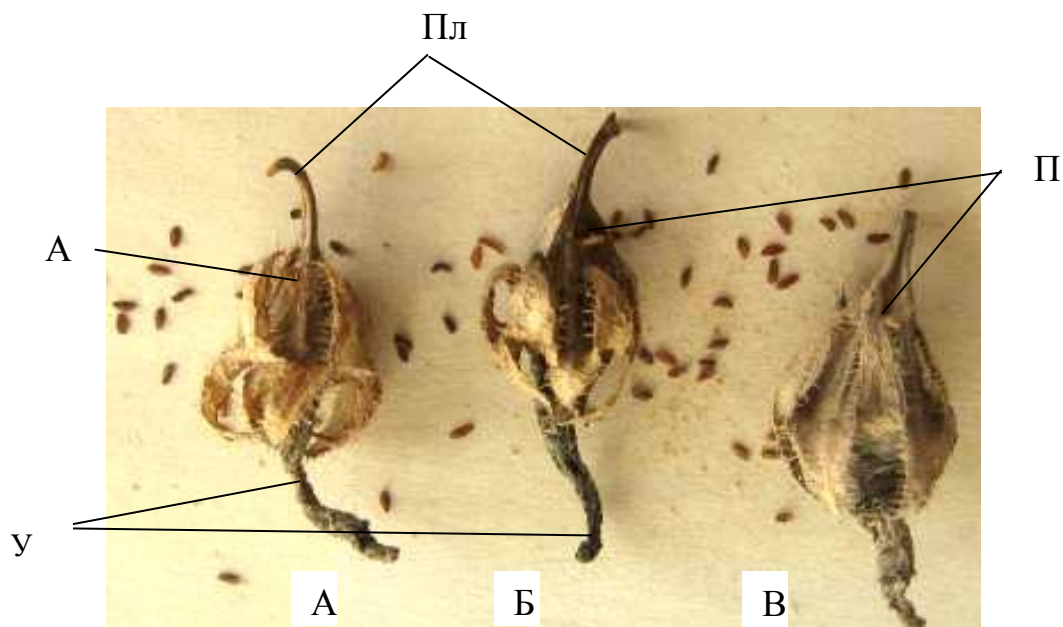
Рисунок 8 – Фрагменты семязачатков *C. talievii* (Б) во время оплодотворения и *C. taurica* (А) во время развития эндосперма и гаусториев (М = 10 μ m)

В соответствии же с классификацией О.П. Камелиной (1997), он тубифлоральный, характеризующийся поперечным делением первичного ядра и образованием микропилярного и халазального гаусториев, которые выполняют питательную и секреторную функции. По мнению И.И. Шамрова (2008), такое формирование эндосперма может быть определено, как микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями подтип клеточного типа. Следует отметить, что эндоспермогенез у исследуемых видов *Campanula* характеризуется различиями в строении гаусториев: оба двухклеточные, но микропилярный заметно крупнее халазального. У изучаемых нами видов оплодотворение премитотического типа, который характеризуется объединением половых ядер до первого митотического деления зиготы. Образовавшаяся в результате слияния спермия с яйцеклеткой зигота некоторое время находится в состоянии покоя, увеличиваясь в размерах и прорастая вовнутрь центральной клетки. Первое деление ядра зиготы поперечное и начинается только после того, как в зародышевом мешке образуется не менее четырех ядер эндосперма. Деление проходит, сопровождаясь заложением клеточных перегородок, в результате образуется двухклеточный, а затем и четырехклеточный предзародыш. Затем обе клетки проэмбрио также делятся поперечно, образуя линейную тетраду. Далее клетки, производные апикальной клетки делятся

продольно, а базальная – поперечно, образуя длинный суспензор, который выносит проэмбрио в центр зародышевого мешка. 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. Согласно литературным сведениям (Коробова, Жинкина, 1986; Jogansen, 1950) и исходя из наших наблюдений можно предположить, что эмбриогенез у изученных видов *Solanad*-типа. Зрелый зародыш прямой, дифференцированный, с 2-мя семядолями.

РАЗДЕЛ 8 СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИССЕМИНАЦИЯ

При условии успешного опыления и оплодотворения развитие плода начинается сразу после увядания венчика. Формирующийся плод у изучаемых видов – нижняя, трехгнездная, многосемянная, увядающая, непадающая, покрытая жесткими волосками коробочка, в отличие от видов рода *Parishella* A. Gray, у которых плод – ягода, и видов рода *Peracarpa* Hook. F & Thomson, у которых орехообразный плод (Тахтаджян, 1981). У основания коробочки имеются три поры, прикрытые крышечками, которые отгибаются в процессе засыхания коробочки. Коробочки поникающие, и поры, через которые осуществляется высыпание семян, расположены у основания (рисунок 9).

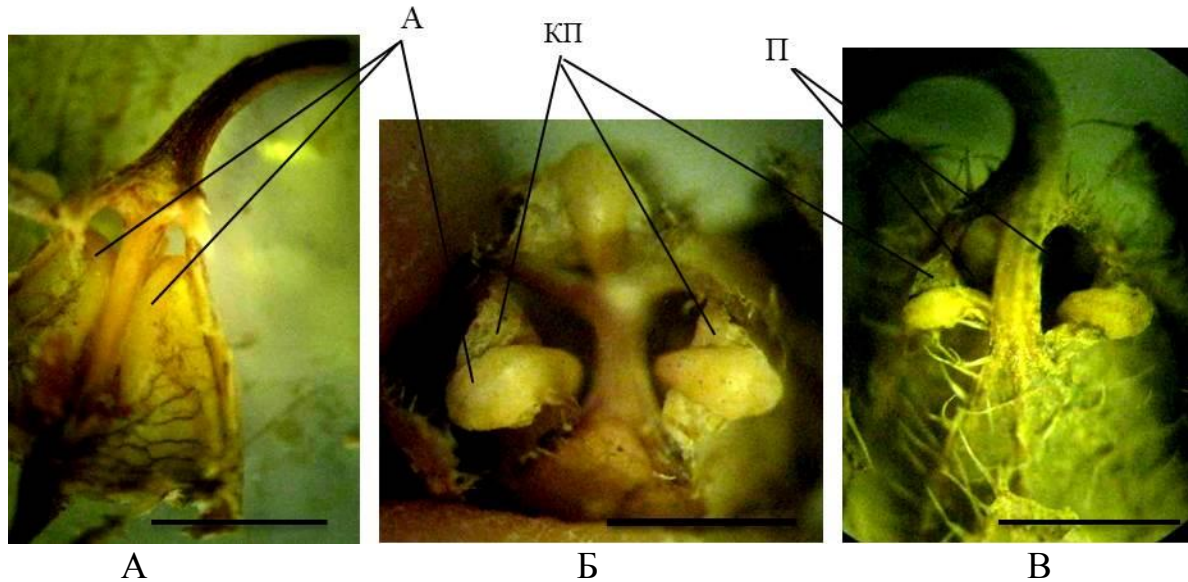


А – Аксикорн, П – поры, Пл – плодоножки, УВ – увядшие венчики

Рисунок 9 – Зрелые плоды и семена *C. taurica* (А), *C. talievii* (Б) и *C. sibirica* (В)

Приспособлением для образования поры и крышечки служит аксикорн – месяцеобразный вырост, прикрепленный к осевой колонке плода. У исследуемых нами видов аксикорн имеет небольшие рожковидные выросты. Поры у *C. sibirica*,

C. talievii и *C. taurica* характеризуются как клапанные (рисунок 10). Закладка большого количества цветков как на одном генеративном побеге, так и на всей особи в целом увеличивает потенциальную, и как следствие, реальную семенную продуктивность. Созревание семян обычно происходит в конце августа-начале сентября. Коэффициент семенной продуктивности растений (отношение реального числа плодов с семенами к числу цветков на одной особи) во время семяношения высокий и составляет в среднем более 90 %.



А – Аксиорн, КП – крышечка поры, П – поры

Рисунок 10 – Фрагменты коробочек *C. sibirica* (А), *C. talievii* (Б) и *C. taurica* (В) с отогнутыми крышечками пор и аксиорнами (Масштаб 1 см)

По данным наших наблюдений образующиеся плоды содержат разное количество семян. Реальная семенная продуктивность довольно высокая, но каждый год этот показатель варьирует и составляет на цветок у *C. sibirica* 80-100, *C. taurica* 120-140 и *C. talievii* 80-120 штук семян около 1 мм длиной в одной коробочке, что обеспечивает формирование большого числа семян на особи. В условиях естественного произрастания данные виды образуют в почве банк семян, который способствует регулированию процессов их возобновления (Мирошниченко, 2014 а, 2014 е). Полученные нами данные об образовании почвенного банка семян согласуются с работами Г.И. Халиповой (1999) и В.П. Викторова (2009).

В зрелом семени зародыш с 2-мя семядолями занимает примерно его 1/3 (рисунок 11). Зрелое семя состоит из двух слоев. Внутренний слой представлен облитерированными клетками интегумента, а наружный состоит из столбчатых клеток с утолщенными антиклинальными стенками. Кутикула хорошо выражена.

Свежесобранные семена обычно не прорастают, поскольку для них характерен период физиологического покоя. Всхожесть семян у исследуемых видов даже после хранения от 6-ти месяцев и более, в среднем, составляет у *C. sibirica* – 60 %, у *C. taurica* – 65 % и у *C. talievii* – 40 %, и это может быть одним из лимитирующих факторов размножения данных видов.

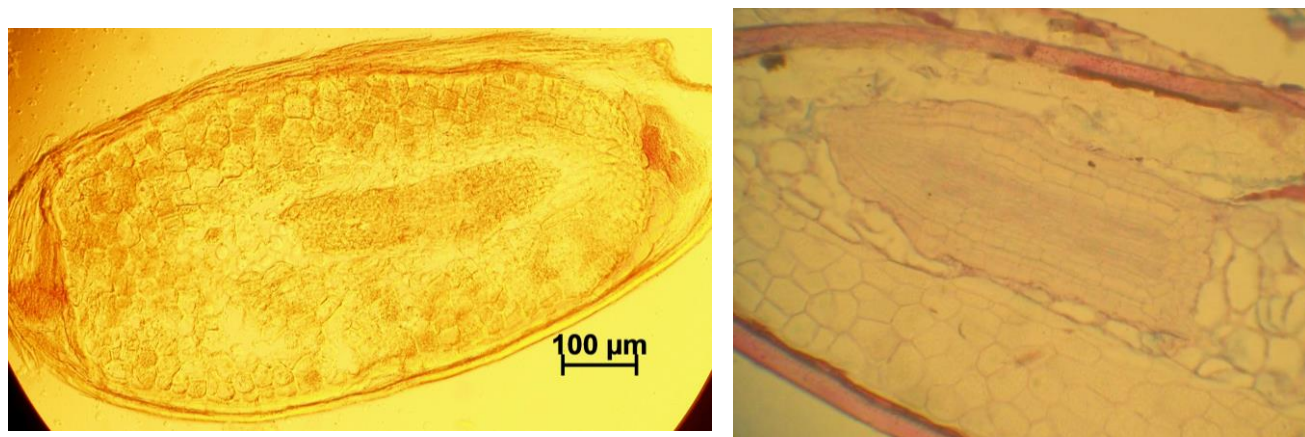


Рисунок 11 – Поперечные срезы семян *C. talievii* с зародышем

Также к лимитирующим факторам можно отнести восприимчивость видов к низким температурам и антропогенное воздействие. Корневая система у изученных видов стержневая, веретеновидная, разветвленная. У *C. taurica* и *C. talievii* в основании имеется довольно толстое, твердое, молочно-белого окраса корневище, им свойственна контрактильность корней.

Основным способом размножения изученных видов является семенной, однако у *C. taurica* и *C. talievii* также возможно и вегетативное размножение, когда из почек возобновления развиваются новые особи. И даже на обломанных побегах могут формироваться новые розетки листьев.

Установлено, что изученные виды являются растениями-баллистами и характеризуются наличием морфологических приспособлений, препятствующих самопроизвольному рассеиванию семян, и основными способами диссеминации являются баллистоанемохория и баллистозоохория, а также эпизоохория и эндозоохория. После высыпания из коробочки легкие и мелкие семена могут разноситься на значительные расстояния порывами ветра (то есть наблюдается анемохория). Все это, в конечном итоге, способствует освоению данными видами новых территорий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате изучения процессов репродукции трех видов рода *Campanula* (*C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii*) установлено, что они обладают высоким репродуктивным потенциалом, надежностью и пластичностью,

закключающимися в высокой семенной продуктивности, создании почвенного семенного банка и в жизнеспособности семян. Доминирующий семенной тип размножения у всех трех видов совместно с резервным вегетативным у *C. taurica* и *C. talievii* обеспечивают воспроизведение ценопопуляций и размножение видов с возможным освоением ими новых территорий.

1. Основными эмбриологическими признаками изучаемых видов являются следующие: 4-гнездный пыльник, центробежный тип формирования стенки микроспорангия, наличие плацентоида, 2-клеточные 3-борозднопоровые пыльцевые зерна, анатропный, медионуцеллярный, унитегмальный, мезохалазальный семязачаток, развитие интегументального тапетума, зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный, развивающийся по Polygonum – типу, оплодотворение премитотического типа, тубифлоральный эндосперм с микропилярным и халазальным гаусториями, Solanad-тип эмбриогенеза.

2. Установлено, что длительное цветение *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* в естественных условиях произрастания, образование большого числа цветков как на одном генеративном побеге, так и на растении, в целом (у *C. sibirica* от 8 на побеге до 35 на растении, у *C. taurica* от 13 до 45 и у *C. talievii* от 26 до 70), а также формирование дополнительных генеративных побегов у *C. taurica* и *C. talievii* способствуют повышению их репродуктивного потенциала.

3. Для исследованных видов характерно явление протандрии, препятствующее автогамии и способствующее аллогамии. Процессы цветения и опыления имеют специфичные особенности: извлечение пыльцы из пыльников происходит в процессе роста пестика при помощи одноклеточных эпидермальных волосков его столбика, которые после выполнения функции изъятия пыльцы втягиваются в поверхностные ткани столбика (явление ретракции), что способствует более эффективному опылению насекомыми. Опылителями являются пчелы (*Melitta melanura* и др.) и мухи (Syrphidae).

4. Реальная семенная продуктивность растений *C. sibirica*, *C. taurica*, *C. talievii* высока (80-110 шт., 120-140 шт., 80-120 шт. на плод, соответственно). На момент диссеминации семена содержат зародыш, занимающий только 1/3 семени. Для семян характерен физиологический покой. Однако, даже при оптимальных условиях хранения семена прорастают не все (50 %), что может свидетельствовать о наличии более глубокого покоя у части семян, которые могут пополнять почвенный банк семян.

5. Плод у исследуемых нами видов – поникающая, трехгнездная, многосемянная, покрытая жесткими волосками коробочка с тремя клапанными порами, расположенными у основания, и большим количеством семян. Приспособлением для образования поры и крышечки служит аксикорн – месяцеобразный вырост, прикрепленный к центральной осевой колонке плода.

6. Установлено, что изученные виды являются растениями-баллистами и характеризуются наличием морфологических приспособлений, препятствующих самопроизвольному рассеиванию семян. Диссеминация у них происходит путем баллистоохории, в частности, баллистоанемоохории, баллистозоохории, а также эпизоохории и эндозоохории. После высыпания из коробочки легкие и мелкие семена могут разноситься на некоторые расстояния также порывами ветра, то есть изучаемым видам свойственна и анемохория.

7. Установленные эффективные температуры воздуха, необходимые для наступления различных фенофаз свидетельствуют о зависимости процессов развития репродуктивных структур, цветения и опыления у изученных видов от гидротермических условий. Так, *C. sibirica* для начала цветения сумма активных температур необходима выше, чем для *C. taurica* и *C. talievii*. В то же время, *C. talievii* оказался наиболее восприимчив к зимним пониженным температурам.

8. На основе выявленных особенностей репродукции *C. sibirica*, *C. taurica*, *C. talievii*, с учетом оценки их декоративности предложены рекомендации для использования этих растений в садово-парковом строительстве, которые включают способ хранения семян, условия их проращивания и высадки в грунт (с указанием почвенной смеси, благоприятной для развития проростков), а также условия посадки взрослых растений в композициях открытого грунта.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Учитывая особенности прорастания семян *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* рекомендуется использовать семена после хранения не менее 6-ти месяцев при комнатной температуре в бумажных пакетах. Стратификация семян у указанных видов тормозит их прорастание.

2. Проращивание семян проводить при 10-часовом световом режиме, при комнатной (+20...+23 °C) температуре в течение 35 дней. После прорастания семян проростки следует высаживать в вегетационные сосуды в землесмесь на основе верхового фрезерного торфа с добавкой структурирующих, раскисляющих и удобрительных компонентов.

3. При использовании указанных видов в декоративном садоводстве рекомендуется высаживать *C. taurica* и *C. sibirica* в общей группе растений. *C. talievii* же следует использовать при формировании альпийских горок.

При высадке растений *C. taurica* и *C. talievii* необходимо оставлять место (7-10 см) для новых особей, образующихся в последующие годы.

СПИСОК НАУЧНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Перечень статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Шевченко, С.В. Антэкологічныя аспекты рэпрадуктыўнага працэса некаторых відаў роду *Campanula* L. / С.В. Шевченко, Н.Н. Мірошніченко // Бюлетень ГНБС. – 2013. – Вып. 109. – С. – 69-79.
2. Мірошніченко, Н.Н. Асаблівасці прыроднага аднаўлення некаторых відаў роду *Campanula* L. (Campanulaceae) / Н.Н. Мірошніченко, С.В. Шевченко // Бюлетень ГНБС. – 2014. – Вып. 113. – С. 66-71.
3. Мірошніченко, Н.Н. Асаблівасці рэпрадуктыўнай біялогіі некаторых відаў роду *Campanula* L. / Н.Н. Мірошніченко // Сборы навуковых прац ГНБС. – 2014. – Вып. 139. – С. 136-146.
4. Мірошніченко, Н.Н. Асаблівасці развіцця і размнажэння *Campanula talievii* Juz. у Крыму / Н.Н. Мірошніченко // Бюлетень ГНБС. – 2019. – Вып. 130. – С. 141-148.

Навуковыя артыкулы ў часопісах, зборніках:

5. Мірошніченко, Н.Н. Семенная прадуктыўнасць і размнажэнне некаторых відаў роду *Campanula* L. / Н.Н. Мірошніченко // Біялагічны віснік МДПУ, 2012. – №2. (2). – С. 48-51.
6. Мірошніченко, Н.Н. Асаблівасці кветання і опылення *Campanula sibirica* L. і *Campanula talievii* Juz. у Крыму / Н.Н. Мірошніченко // Субтропічнае і дэкаратыўнае садаводства: Сб. навуковых прац. Сочы: ГНУ ВНИИЦиСК Россельхозакадемии, 2013. – №49. – С. 117-122.
7. Шевченко, С.В. Некаторыя данныя аб рэпрадуктыўнай біялогіі *Campanula taurica* Juz. (сем. Campanulaceae) / С.В. Шевченко, Н.Н. Мірошніченко // Цветаводства: традыцыі і сучаснасць: матэры. VI міждун. навуковага канф. (15-18 мая 2013 г.). – Волгоградскі рэгіянальны бот. сад, 2013. – С. 400-403.
8. Мірошніченко, Н.Н. «Morphobiological peculiarities of some species of genus *Campanula* L.» / Н.Н. Мірошніченко // Матэрыялы міжнароднай канферэнцыі моладзі ўчыня «Актуальныя праблемы ботанікі та экалогіі» (18 – 22 чэрвеня 2013 р.). – Шчолкіне, 2013. – С. 329-330.
9. Мірошніченко, Н.Н. Некаторыя рысы эмбрыялогіі *Campanula taurica* Juz. / Н.Н. Мірошніченко, С.В. Шевченко // V адкрыты з'езд фітабіялогів Причорномор'я: збірка тез дапавідаў (Херсон, 25 квітня 2013 р.). – Херсон, 2013. – С.33.
10. Мірошніченко Н.Н. Дзякі аспекты рэпрадуктыўнай біялогіі *C. sibirica* L., *C. taurica* Juz. та *C. talievii* Juz. у Крыму.// Біялагічныя студыі / *Studia Biologica*. – Львів, 2014. – Том 8/№1. – С. 161-170.
11. Мірошніченко Н.Н. К вопросу о семенной продуктивности некоторых видов рода *Campanula*. Львов, 2014.– *Modern Phytomorphology*, № 6. – С. 135–136.

12. Мирошниченко, Н.Н. Особенности репродуктивной биологии *Campanula talievii* Juz. / Н.Н. Мирошниченко // Проблемы и перспективы исследований растительного мира: матер. междунар. научн.-практ. конф. молодых ученых. Ялта, 2014. – С. 234.

13. Мирошниченко, Н.Н. «Особенности размножения *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz. и *C. talievii* Juz. в Крыму (Campanulaceae)» / Н.Н. Мирошниченко // Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира. Физиолого-биохимические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты: матер. VI междунар. науч.- прак. конф, 12-17 октября 2014г. – Ялта, 2014. – С. 274-275.

14. Мирошниченко, Н.Н. Некоторые особенности репродуктивной биологии *Campanula sibirica* L. (Campanulaceae) / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко // «Живые и биокосные системы». – 2014. – №7; URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-7/article-11>.

15. Мирошниченко, Н.Н. Система размножения некоторых видов рода *Campanula* (сем. Campanulaceae) / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко / Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий: матер. VIII Съезда ОФР России и Всерос. науч. конф (21-26 сентября 2015г.). – Петрозаводск, 2015. – С. 353.

16. Мирошниченко Н.Н. Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Campanula talievii* Juz. (сем. Campanulaceae) // Ученые записки Крымского инженерно – педагогического университета. Серия: Биологические науки. – 2016, №1. – С. 36 - 44.

17. Мирошниченко, Н.Н. Возможности использования колокольчиков (*Campanula* L.) в озеленении населенных пунктов / Н.Н. Мирошниченко / Роль ботанических садов и дендропарков в импортозамещении растительной продукции: Материалы I Всерос. научн.–практич. конф. с междун. участием, посвящ. 50- летию создания Обществ. совета по организации Чебоксарского бот. сада (25-27 марта 2016 г.). – Чебоксары, 2016. – Чебоксары, 2016. – С. 90-93.

18. Мирошниченко, Н.Н. Некоторые аспекты биологии вида флоры Крыма *Campanula taurica* Juz. (Campanulaceae) / Н.Н. Мирошниченко / Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы: матер. междун. конф., посвящ. 70-летию Центрального сибирского ботанического сада (1-8 августа 2016г.). – Новосибирск, 2016. – С. 190-193.

19. Шевченко, С.В. Система воспроизведения и размножения некоторых редких видов флоры Крыма / С.В. Шевченко, Н.Н. Мирошниченко / Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы: матер. междун. конф., посвящ. 70-летию Центрального сибирского ботанического сада (1-8 августа 2016г.). – Новосибирск, 2016. – С. 327-331.

20. Мирошниченко, Н.Н. Особенности биологии некоторых видов рода *Campanula* L. (Campanulaceae) / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко // Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа: матер. юбилейной междун. науч. конф., посвящ. 175-летию Сухумского бот. сада, 120-летию Сухумского субтропич. дендропарка, 85-летию проф. Г.Г. Айба и 110-летию проф. А.А. Колаковского (6-10 сентября 2016). – Сухум, 2016. – С. 309-314.

21. Шевченко, С.В. Особенности репродукции некоторых видов рода *Campanula* L. в Крыму / С.В. Шевченко, Н.Н. Мирошниченко // Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа: матер. юбилейной междун. науч. конф., посвящ. 175-летию Сухумского бот. сада, 120-летию Сухумского субтропич. дендропарка, 85-летию проф. Г.Г. Айба и 110-летию проф. А.А. Колаковского (6-10 сентября 2016). – Сухум, 2016. – С. 482-485.

22. Мирошниченко, Н.Н. Некоторые биологические особенности трех видов рода *Campanula* L. (*C. sibirica* L., *C. taurica* Juz., *C. talievii* Juz.) / Н.Н. Мирошниченко / Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира (физиолого-биохимические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты: матер. VII междун. науч.-практич. конф., посвящ. 30-летию отд. биотехн. раст. Никитского бот. сада (25 сентября – 1 октября 2016г). – Ялта, 2016. – С. 316.

23. Мирошниченко, Н.Н. Колокольчик крымский *C. taurica* Juz. / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко / В сб. «Растения Крыма: Прелестные соседи». Серия «Природная кладовая Крыма». – Симферополь, 2016. – С. 117-118.

24. Мирошниченко, Н.Н. Колокольчик сибирский *C. sibirica* L. / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко / В сб. «Растения Крыма: Прелестные соседи». Серия «Природная кладовая Крыма». – Симферополь, 2016. – С. 118-120.

25. Шевченко, С.В. Колокольчик Талиева *C. talievii* Juz. / Н.Н. Мирошниченко, С.В. Шевченко / В сб. «Растения Крыма: Прелестные соседи». Серия «Природная кладовая Крыма». – Симферополь, 2016. – С. 120-121.

26. Miroshnichenko, N.N. Some special biological features of three *Campanula* L. species (*C. sibirica* L., *C. taurica* Juz., *C. talievii* Juz.) / N.N. Miroshnichenko / Biotechnologi as an instrument for plant biodiversity conservation (physiological, biochemical, embryological, genetic and legal aspects: book of abstract the VII International Scientific and Practical Conference (September 25th – October 1st, 2016). – Yalta, 2016. – P. 317.

Формат 60x84/16. Усл. печ. л. 1,4. Тираж 100 экз.

Отпечатано с оригинал-макета в типографии ИП Бражникова Д.А.
295053, Республика Крым, г. Симферополь, ул. Оленчука, 63,
Тел. + 7 978 71 72 902, e-mail: braznikov@mail.ru