

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЗОНТИЧНЫХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

I. PRANGOS PABULARIA LINDL.

Н. А. Гревцова, В. Н. Тихомиров, Т. А. Троицкая

Прослежено заложение и развитие мужской и женской генеративных сфер у среднеазиатского вида *Prangos pabularia* Lindl. Последовательность заложения и формирования частей цветка, тип развития стенки микроспорангия, строение тапетума, число клеток археспория, расположение антипод, по-видимому, могут быть использованы в систематике семейства зонтичных.

Принципиальная значимость эмбриологических признаков для решения многих вопросов систематики цветковых растений сегодня не нуждается в доказательствах. Однако приготовление полноценных эмбриологических препаратов — процесс сложный и длительный; поэтому об эмбриологических признаках многих покрытосеменных имеются лишь фрагментарные и в значительной мере случайные сведения, полученные при изучении отдельных видов или родов, далеко не всегда наиболее интересных в таксономическом и филогенетическом отношении. По той же причине недостаточно выяснены пределы варьирования эмбриологических признаков, хотя ясно, что без знания степени изменчивости этих признаков использование их в систематике затруднено.

Семейство Umbelliferae исследовано в эмбриологическом отношении лучше большинства других крупных семейств (*Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Compositae* и др.). Особенно большое значение для познания эмбриологии и цитологических особенностей этого семейства имела серия работ Е. Л. Кордюм [3—6]. Тем не менее до сих пор изучена преимущественно эмбриология европейских зонтичных, а также тех видов, которые широко распространены в культуре. Между тем те представители семейства Umbelliferae, которые особенно характерны для важнейших центров его формообразования, исследованы просто плохо.

Мы поставили перед собой задачу изучить эмбриологические особенности зонтичных Средней Азии — одного из важнейших районов, определивших современный полиморфизм этого семейства, богатого эндемичными таксонами и группами неясного систематического положения.

В настоящем сообщении приводятся результаты исследования югана (*Prangos pabularia* Lindl.), вида, играющего существенную роль в формировании растительного покрова, важного в хозяйственном отношении [2, 7, 9] и интересного еще потому, что он — один из представителей критической группы *Cachreae*, требующей серьезной таксономической ревизии (в частности, с точки зрения уточнения родовых границ между *Cachrys* L., *Prangos* Lindl., *Cryptodiscus* Schrenk, *Heptaptera* Marg. et Reut., *Hippomarathrum* Hoffm. et Link).

Исследование проводили на материале, собранном на коллекционном участке Ботанического сада Московского университета на Ленинских горах и в естественных условиях — на южном склоне ущелья реки Майхуры, правого притока реки Варзоб (Таджикистан). Использовали фиксаторы Карнуа, Кларка, Чемберлена. В ряде случаев материал фиксировали 96 %-ным спиртом. Обработку материала проводили по общепринятой цитоэмбриологической методике. Препараты окрашивали гематоксилином по Гейденгайну, Равицу, Фельгену и Унна (метилловый зеленый с пиронином) и подкрашивали 1 %-ным спиртовым раствором эозина и лихтгрюна. Для изучения микроспорогенеза, кроме того, были изготовлены давленные препараты. Часть рисунков выполнена студенткой Н. Б. Дементьевой.

Порядок заложения и развития частей цветка у разных представителей зонтичных в деталях различен. Наблюдается как последовательное, так и одновременное развитие тех или других частей цветка. Так, у *Eryngium yuccifolium* наблюдается последовательное развитие цветочных примордиев от чашелистиков до плодолистиков [14, 15], а у *E. platum* L., по нашим наблюдениям, чашелистики закладываются последними. Такой же порядок заложения частей цветка у *Foeniculum vulgare* Mill., у зубцов чашечки у него либо нет вообще, либо они представлены маленькими бугорками, закладывающимися последними [11]. У *Carum carvi* L., *Angelica sylvestris* L., *Heracleum sibiricum* L. и *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. сначала появляются бугорки лепестков, тычинок, а затем чашелистиков, несколько задерживающихся в развитии. Последними формируются плодолистики [8]. Почти одновременно появляются зачатки чашелистиков, лепестков и тычинок, а затем уже плодолистиков у *Daucus carota* L. [10]. У *Coriandrum sativum* L. зачатки лепестков и тычинок развиваются одновременно, а чашелистики и плодолистики — позднее [15].

Наши исследования показали, что на недифференцированном бугорке цветка *Pterangos rabulagia* цветочные примордии появляются в следующем порядке: лепестки, тычинки, плодолистики и зубцы чашечки. Последние в сформированном цветке представлены едва заметными бугорками.

Развивающийся, еще недифференцированный пыльник представлен однородными меристематическими клетками и хорошо выраженным эпидермисом. По мере развития пыльник становится типично-четырёхлопастным. Под эпидермисом дифференцируется слой клеток с крупными ядрами и хорошо прокрашивающейся цитоплазмой — это археспорий (мы используем терминологию, предложенную Т. Б. Батыгиной [1]). Клетки археспория, делясь тангентальными перегородками, дают начало спорогенной ткани (внутренний слой) и клеткам париетального слоя (рис. 1, А). Затем клетки париетального слоя делятся, образуя 2 слоя — наружный и внутренний (рис. 1, Б), клетки которых сначала одинаковы. В это время со стороны связника дифференцируется 1—3 ряда клеток со светлой цитоплазмой и более крупными ядрами, чем клетки и ядра связника: это внутренний тапетум, формирующийся раньше наружного. Он отмечен всеми исследователями, изучавшими семейство Umbelliferae. Клетки внутреннего слоя, возникшего при делении клеток париетального слоя, постепенно увеличиваются и становятся наружным тапетумом. Клетки наружного слоя делятся тангентальными перегородками. Слой, прилегающий к эпидермису, становится эндотецием, а внутренний — средним слоем (рис. 1, В). Клетки всех слоев стенки пыльника делятся не только периклиналино, но и антиклиналино, увеличивая число клеток в каждом ряду. Таким образом, стенка микроспорангия развивается центробежно и оказывается представленной тремя слоями (тип Solanaceae).

Ко времени, когда спорциты приступают к редукционному делению, в клетках наружного и внутреннего (расположенного близ связника) тапетумов ядра делятся митотически, и клетки становятся двух-трехъядерными (рис. 1, Г). Иногда клетки наружного тапетума делятся периклиналино, и он становится двуслойным. Клетки внутреннего тапетума разрастаются и как бы внедряются внутрь гнезда. Число клеток обоих тапетумов увеличивается, и они образуют сплошное кольцо, выстилающее полость гнезда. У ряда зонтичных наблюдалось слияние ядер клеток тапетума и образование крупных полиплоидных ядер [6].

Средний слой к началу второго деления спорцитов обнаруживает признаки дегенерации. Ядра деформируются, клетки несколько сдавливаются, и на стадии микроспор средний слой дегенерирует почти полностью (рис. 1, Д, Е). Клетки эндотеция увеличиваются, вакуолизируются и в период развития мужского гаметофита приобретают фиб-

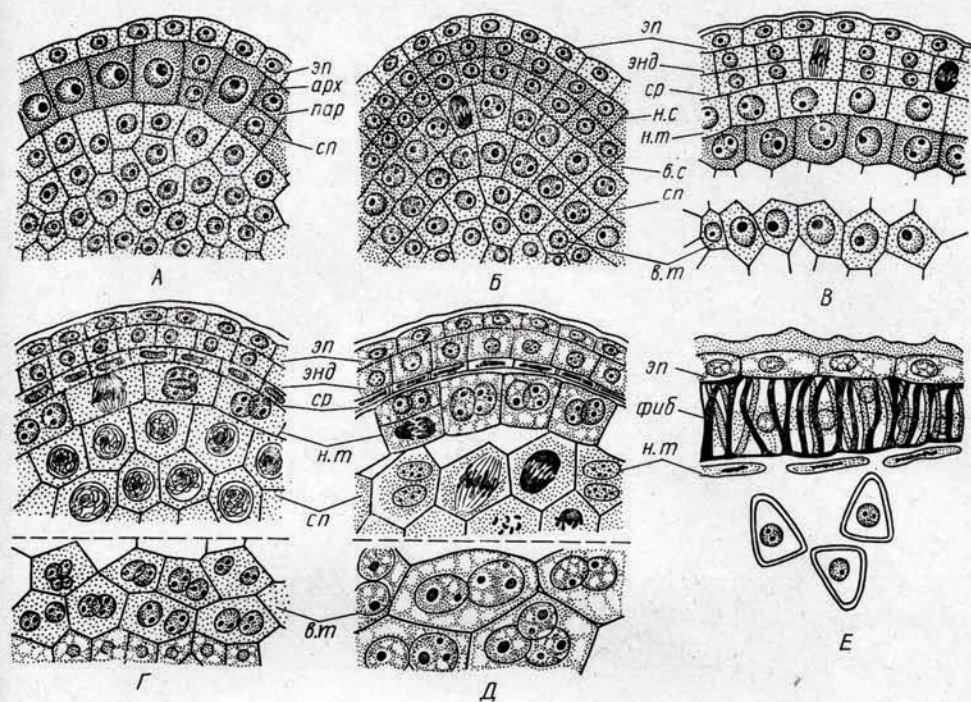


Рис. 1. Микроспорогенез (А—Е):

эп — эпидермис, арх — археспорий, пар — парietальный слой, сп — спорогенные клетки, энд — эндодетий, ср — средний слой, н. с — наружный слой, н. т — наружный тапетум, в. с — внутренний слой, в. т — внутренний тапетум, фиб — фиброзный слой

розные утолщения в виде лент (рис. 1, Е). Разрушение клеток тапетума начинается на стадии двухклеточной пыльцы: ко времени созревания мужского гаметофита в полости гнезда пыльника наблюдаются лишь сгустки цитоплазмы. Таким образом, тапетум секреторный (без реорганизации).

Деление спорочитов в разных гнездах одного и того же пыльника протекает асинхронно. Микроспороциты лежат плотно и не разделяются вплоть до образования тетрад. Тетрады тетраэдрические и изобилатеральные. Сразу после распада тетрады микроспоры представляют собой тетраэдры с закругленными вершинами. Разрастаясь, они становятся эллипсоидальными. Дальнейшее их развитие приводит к образованию трехклеточной пыльцы. Созревшие пыльцевые зерна одеты толстой экзиной, они трехбороздно-поровые, содержат много крахмала. Спермии крупные, серповидные; расположение их по отношению к вегетативному ядру различно.

В то время, когда спорочиты делятся мейотически, в каждом из гнезд завязи возникает по 2 меристематических бугорка, дающих начало семечкам. Нижняя семечка, как правило, обгоняет в росте верхнюю: полного развития достигает лишь одна семечка, редко — обе. Семечка анатропная, однопокровная, тунуинуцеллярная, висячая, с длинным фуникулусом. Ко времени деления мегаспороцита на некоторых препаратах наблюдалось деление клеток эпидермиса нуцеллуса тангентальными перегородками, приводящее к образованию нуцеллярного колпачка, состоящего из 2—3 рядов клеток. Археспорий двухтрехклеточный (рис. 2, А, Б). Одна из археспориальных клеток непосредственно становится мегаспороцитом, а остальные, как правило, дегенерируют (рис. 2, В, Г); ни разу не удалось наблюдать деление двух или трех из них, а также развитие нескольких зародышевых мешков. Характерно наличие триад (по-видимому, обращенная к микропиле

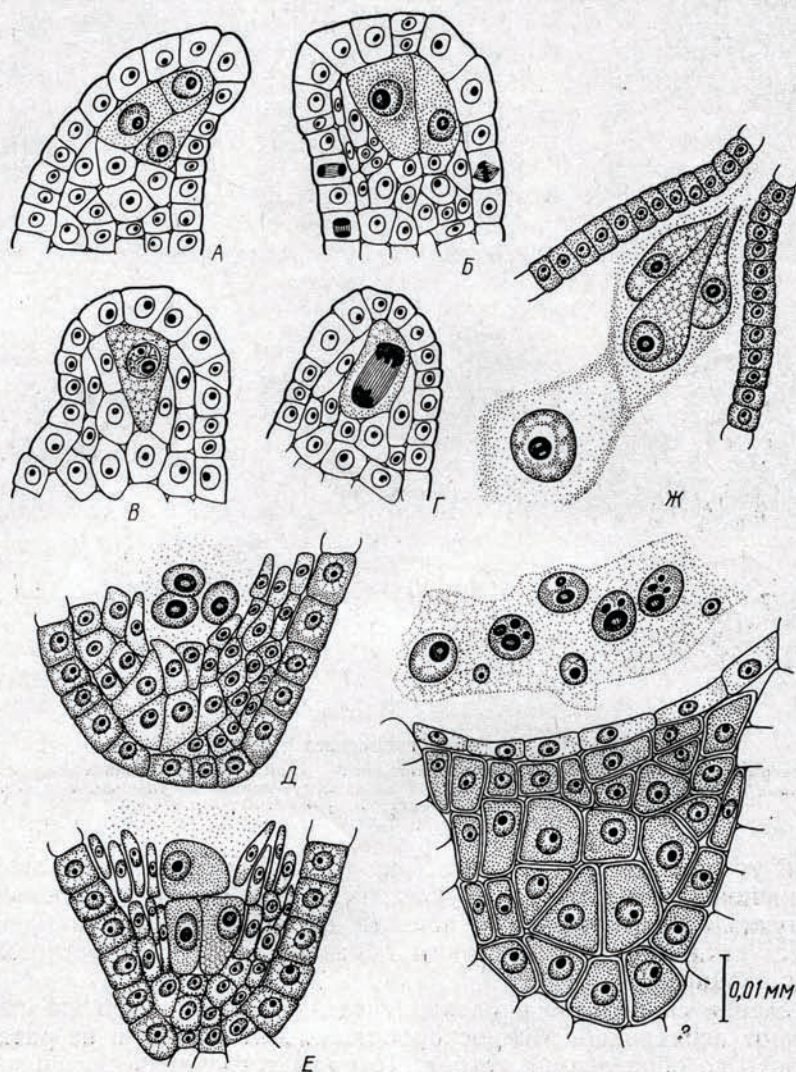


Рис. 2. Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита. А, Б — археспорий; В, Г — деление мегаспороцита; Д — часть зародышевого мешка; Е — антиподы; Ж — яйцевой аппарат и центральное ядро; З — гипостаза и ядра эндосперма

клетка диады не делится); начало женскому гаметофиту дает халазальная мегаспора (тип Polygonum). Во время мегаспорогенеза и развития женского гаметофита хорошо видны клетки внутреннего слоя интегумента, примыкающего к зародышевому мешку и остаткам нуцеллуса — интегументальный тапетум (рис. 2, Ж).

Яйцевой аппарат обычного строения. Ядра синергид в 2 раза мельче ядра яйцеклетки. Полярные ядра округлые. Антиподы как клетки формируются позже, чем яйцевой аппарат, и в дальнейшем не делятся (рис. 2, Д, Е). Характерно расположение антипод, связанное с формой зародышевого мешка. Клетки нуцеллуса, расположенные в халазальной части семязпочки, сохраняются и образуют углубление в виде чаши. Халазальная часть зародышевого мешка несколько вытягивается, и антиподы оказываются расположенными в чашевидном углублении.

Двойное оплодотворение премитотического типа описано у ряда зонтичных [5, 11, 13, 15]. Зигота делится, когда уже образовалось несколько десятков ядер эндосперма. Эндосперм ядерный. Размеры ядер

варьируют, что объясняется их слиянием. Не все клетки нуцеллуса разрушаются во время развития женского гаметофита. Оболочки группы клеток нуцеллуса, обращенных к халазе, проявляют положительную реакцию на одревеснение и опробковение; это клетки гипостазы (рис. 2, 3) [5, 11—13].

Развитие зародыша на нашем материале мы проследить не смогли, так как семена не созрели не только на экземплярах, растущих на участке систематики Ботанического сада МГУ, но и в естественных условиях.

Результаты нашей работы принципиально не отличаются от тех, что были получены при исследовании других представителей семейства зонтичных, но показывают, что при единой общей схеме течения эмбриональных процессов могут наблюдаться различия в деталях — таких, как последовательность заложения и формирования частей цветка, развитие стенки микроспорангия, строение тапетума, число клеток археспория в нуцеллусе, число и расположение антипод и др. По-видимому, на выявление таких различий и следует обратить особое внимание, поскольку они могут быть использованы в систематике.

Литература

1. Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974.
2. Дионисьев Д. Е. Химическое исследование корней аю-чача. — Уч. зап. Ростов. гос. ун-та, 1946, т. 1, вып. 5.
3. Кордюм Е. Л. Особенности микроспорогенезу в Бутня запашного. — Укр. ботан. журн., 1964, т. 21, № 4.
4. Кордюм Е. Л. Особенности макроспорогенеза Володушки круглолистной — *Viperulum rotundifolium* L. — В сб.: Цитология и генетика. Киев, 1965.
5. Кордюм Е. Л. Цитоэмбриология семейства зонтичных. Киев, 1967.
6. Кордюм Е. Л., Веледницкая Д. Л. Особенности развития тапетума пыльника и микроспорогенеза у ряда представителей семейства зонтичных. — Ботан. журн., 1964, т. 19, вып. 2.
7. Кузьмина Л. В. Среднеазиатские виды рода *Prangos* как источники кумаринов. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР, 1965, вып. 13.
8. Тихомиров В. Н. Сравнительная морфология гинецея и плода зонтичных СССР. — Автореф. канд. дис. М., 1959.
9. Чеврениди С. Х. Дубильные растения Средней Азии. — Автореф. докт. дис. Л., 1966.
10. Borthwick H. A., Phillips M., Robbins W. Floral development in *Daucus carota*. — *Amer. Journ. Bot.*, 1931, v. 18.
11. Gupta S. C. The embryology of *Coriandrum sativum* L. and *Foeniculum vulgare* Mill. Delhi, 1964.
12. Gupta S. C., Gupta M. Embryological investigations on *Bupleurum tenue* Buch. — *Nam. ex D. Don.* — *Biol. Pflanzen.*, 1964, v. 40.
13. Häkansson A. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. Avd. 2, Bd. 18. Lund., 1923.
14. Jurica H. S. A morphological study of the Umbelliferae. — *Bot. Gaz.*, 1922, Bd. 74.
15. Sehgal C. B. The embryology of *Cuminum cyminum* L. and *Trachyspermum ammi* (L.) Sprague. V. 31, B. Delhi, 1965.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 7 февраля 1980 г.