

УДК: 581.162:582.573.81

## **Некоторые особенности репродуктивной биологии *Campanula sibirica* L. (campanulaceae)**

**Мирошниченко Н.Н., Шевченко С.В.**

Представлены результаты изучения биологии *Campanula sibirica* L. в условиях его естественного произрастания в горном Крыму. Показаны особенности формирования мужских и женских генеративных структур (наличие плацентоида в микроспорангии и фиброзных утолщений в стенках клеток со стороны связника, формирование постаменто-подиума и гипостазы в семязачатках и др.). Подробно описаны процессы цветения и опыления, проиллюстрировано явление инвагинации (или ретракции) и прохождение мужской фазы цветения в бутоне, строение семян, а также механизм диссеминации. Сделано заключение о том, что образование большого количества семян и возможности их рассеивания на значительные расстояния обусловлены своеобразными особенностями цветения, опыления данного вида, а также строения его плодов и диссеминации.

Ключевые слова: *Campanula sibirica* L., генеративные структуры, опыление, семяобразование, диссеминация, Крым

## **Some peculiarities of reproductive sistem of the *campanula sibirica* l. (campanulaceae)**

**Miroshnichenko N.N., Shevchenko S.V.**

The results of biology study *Campanula sibirica* L. at the conditions of his nature growth at the mountain Crimea have been presented. Peculiarities of the male and female reproductive structures development (availability of the placentoid and the fibrous thickening in the walls of the connective cells in microsporangium, development postamento-podium and hypostases in ovule etc.) have been shown. The of flowering and pollination processes have been described in details; the phenomenon of the invagination, the male phase in the flower bud, structure of seeds, and also the mechanism of dissemination have been illustrated. The conclusion about the formation many quantity of seeds and possibility their dissemination at greatly distance has been determinated of the original peculiarities of flowering,

pollination and also the structure fruits and the dissemination of this species has been made.

Key words: *Campanula sibirica* L., generative structures, pollination, seed formation, dissemination, Crimea.

## Введение

Известно, что в настоящее время одной из важнейших мировых проблем является проблема сохранения биоразнообразия, в том числе и фиторазнообразия. Учеными разработаны различные меры и способы, применяемые для сохранения растений, и одним из них является введение в культуру полезных лекарственных, технических, декоративных видов, использование их в декоративном садоводстве. К таким ценным растениям с полным основанием могут быть отнесены представители семейства Campanulaceae, в том числе виды рода *Campanula* L., многие из которых часто используются и как лекарственные и как декоративные. В Крыму, согласно сведениям В.Н. Голубева (1996), насчитывается 16 видов рода *Campanula*, в том числе *C. sibirica* L. Целью данной работы было выявление особенностей процессов формирования генеративных структур, цветения, опыления и способности данного вида к семяобразованию и размножению в условиях его природного ареала.

## Материал и методика

Наблюдения проводили в условиях естественного произрастания *C. sibirica* в горном Крыму (в травянистом ярусе южного склона вдоль дороги к Байдарским воротам, на северо-восточном склоне горы Челеби и на северо-восточном склоне горы Чатыр-Даг, на южном склоне гор выше деревни Никита). Возрастные состояния растений в популяциях определяли в соответствии с классификацией Т.А. Работнова (1950, 1960) и модификациями А.А. Уранова (1975). Изучение ритмов и сроков цветения проводили по методике В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина (1986 а, b). Семенную продуктивность и репродуктивный успех определяли по методикам А.Н. Пономарева (1960) и Ю.А. Злобина (2000). Постоянные препараты готовили по общепринятым методикам (Ромейс, 1954; Паушева, 1990) и окрашивали метилгрюнпиронином с подкраской алциановым синим (Шевченко, Ругузов, Ефремова, 1986; Шевченко, Чеботарь, 1992). Фото выполнены с помощью цифровых фотокамер Canon A 550 и Canon A 3100 IS. Температурные показатели определяли с помощью лабораторного спиртового термометра.

## Результаты и обсуждение

*C. sibirica*, согласно данным литературы (Вульф, 1969] и нашим наблюдениям, это двулетнее травянистое растение до 70 см высотой с одним прямым стеблем, на верхушке которого могут быть небольшие ответвления. Цветет в Крыму с мая по август, на побеге одновременно может быть 13-15 раскрытых цветков (рисунок 1), всего на растении может развиваться до 35 цветков. Цветок полный, обоеполюй, актиноморфный, что является характерной особенностью семейства Campanulaceae (Вульф, 1969), с длинной цветоножкой, в то время как цветки у *C. trachelium* Linn., *C. bononiensis* Linn. и *C. rapunculoides* Linn. согласно литературным данным, имеют короткие цветоножки (Тахтаджян, 1981). Для исследуемого вида это важно, поскольку в зрелом плоде плодоножка высыхает и служит, как и жесткие волоски, дополнительным приспособлением для диссеминации. Цветоложе выпуклое. Чашелистики отогнуты, имеются придатки. Чашечка зубчатая, увядающая, непадающая. Лепестки зубчатые. Венчик колокольчатый, опушенный. Окраска цветков варьирует светло- до темно-сиреневой, и окрашивание лепестков происходит, когда бутон достигает 10—15 мм длины.



Рисунок 1 — Фрагмент цветущего генеративного побега *C. sibirica*

Андроцей *C. sibirica* представлен 5-ю тычинками. Тычинки прямые и равные, прикреплены к основанию нектарного диска. Раскрываются интрорзно. Тычиночные нити имеют расширенные основания. Окраска нектарного диска от молочно-белой до ярко-лимонной, появляется по достижению цветками размеров 14—16 мм. Пыльник 4-гнездный, 2-тековый, иногда перегородки между гнездами не разрушаются, и тогда эти гнезда сохраняют свою индивидуальность. Имеется плацентоид — радиальный вырост ткани связника, который вдаётся вовнутрь каждого гнезда. Развивается стенка микроспорангия центробежно, и сформированная состоит из эпидермиса, эндотеция, одного среднего слоя и секреторного тапетума. Образование тетрады микроспор симультанное, тетрады микроспор изобилатерального и тетраэдрального типов. Стенка микроспорангия зрелого пыльника состоит из сплюснутых клеток эпидермиса, покрытого кутикулой, и эндотеция с фиброзными утолщениями. Эндотеций может быть двурядным, фиброзные утолщения откладываются не только на стенках эндотеция с внешней стороны микроспорангия, но и на стенках клеток со стороны связника, в результате чего каждое гнездо оказывается окруженным фиброзным слоем (рисунок 2, А). Зрелые пыльцевые зерна 3-клеточные, 3-борозднопоровые. Наряду с нормальными в пыльниках встречаются дефективные пыльцевые зерна (рисунок 2, Б).

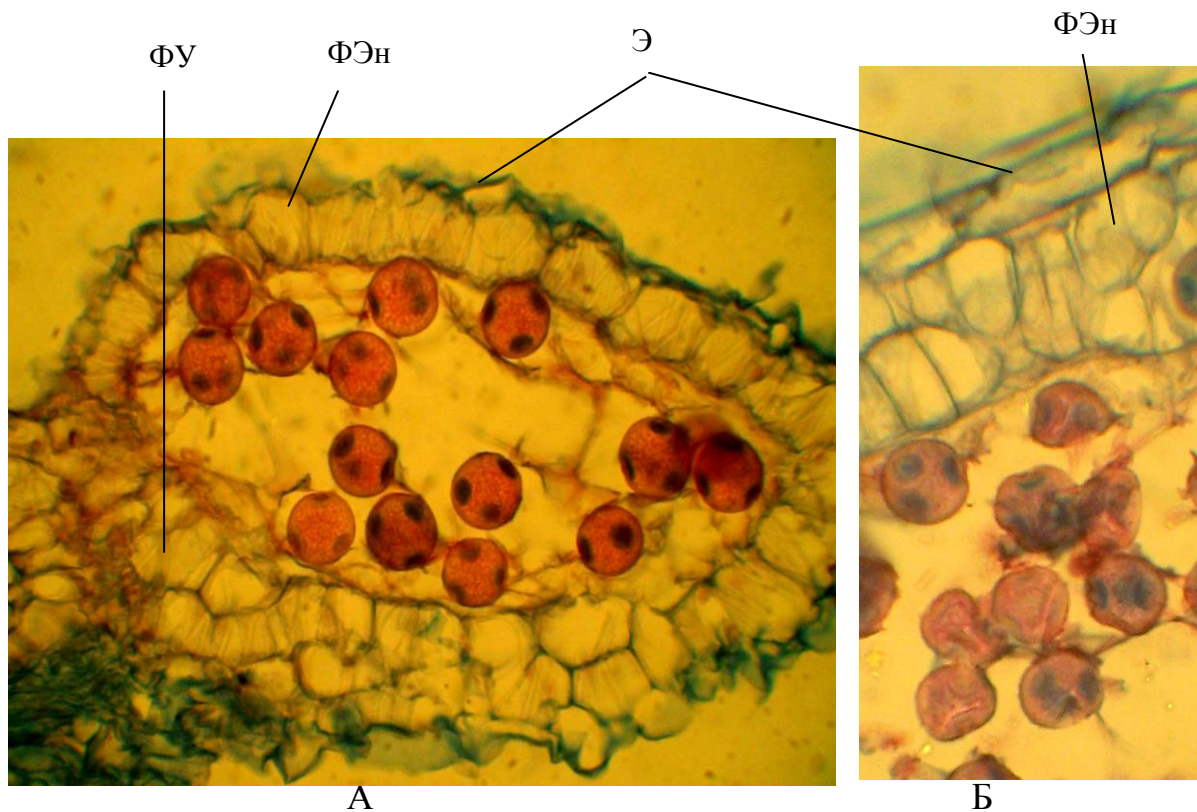


Рисунок 2 — Фрагменты микроспорангиев *C. sibirica* на стадии 2-клеточной пыльцы (ФУ — фиброзные утолщения в клетках паренхимы со стороны связника, ФЭн — фиброзный эндотеций, Э — эпидермис)

Гинецей синкарпный, однопестичный, состоит из 3-х плодолистиков, в каждом из которых формируется множество семязачатков. Нектарник внутрицветковый, в виде диска над завязью, что согласуется с данными Н.А. Жинкиной (1995) по другим представителям семейства *Campanulaceae*. Столбик центральный, прямостоячий, прямой, увядающий, неоппадающий, покрыт множеством одноклеточных волосков эпидермального происхождения (рисунок 3), как и у многих других представителей данного семейства (Федоров, 1957). Рыльце верхушечное, расчлененное, 3-лопастное, отвернутое, в раскрытом цветке выходит за его пределы, хотя у некоторых других видов *Campanula* (например, у *C. autraniana* Albov. и *C. komarovii* Mol.), по данным М.Г. Крупиной (1954), столбик не выходит за пределы венчика.

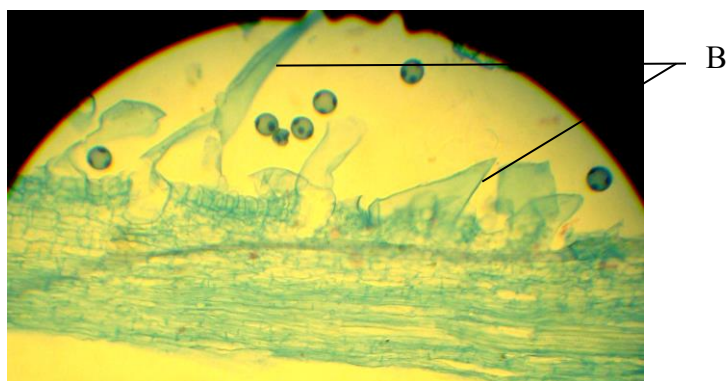


Рисунок 3 — Фрагмент столбика *C. sibirica* (В — волоски)

Семязчаток анатропный, медионуцеллятный, унитегмальный. В халазальной зоне формируется постаменто-подиум, на поздних стадиях — гипостаза. Микропиле простое, узкое, прямое (рисунок 4). Фуникулус короткий, имеется фуникулярный обтуратор. В результате конгенитального срастания фуникулуса и интегумента образуется рафе.

Как и у многих других представителей семейства *Campanulaceae* (Коробова, Жинкина, 1987; Жинкина, 1995), у *C. sibirica* зародышевый мешок моноспорический, Polygonum — типа, 7-клеточный, окружен таблитчатыми клетками интегументального тапетума, достигающего до основания яйцевого аппарата. Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух удлинённых синергид с нитчатым аппаратом и крючковидными выростами. Полярные ядра сливаются до оплодотворения.





Рисунок 4 — Семязачаток *C. sibirica* (ИТ — интегументальный тапетум, ПП — постамент-подиум, И — интегумент, М — микропиле)

Антиподы расположены Т-образно и сохраняются довольно долго. Между зародышевым мешком и гипостазой формируется постамент-подиум, клетки которого отличаются от окружающих более толстой оболочкой (см. рисунок 4). Интегументальный тапетум представлен таблитчатыми клетками с ядрами и ядрышками (см. рисунок 4).

Известно, что процесс опыления является чрезвычайно важным этапом в репродуктивном цикле растений и зависит от многих внешних и внутренних факторов (Фегри и ван дер Пайл, 1982). У *C. sibirica* он весьма своеобразен. В закрытом бутоне тычинки полностью закрывают столбик — пыльники плотно охватывают столбик пестика (рисунок 5, А). Раскрываются пыльники интрорзно тоже в закрытом бутоне, пестик в это время еще недоразвит и лопасти рыльца сомкнуты, т.е. мужская фаза наблюдается еще в бутоне.

По мере роста пестика волоски, покрывающие столбик, поддевают пыльцевые зерна и извлекают их из пыльников, в результате чего весь столбик покрывается пылью. Насекомое, привлекаемое яркой окраской цветка и ароматом, подлетает к цветку и в поисках нектара проникает к нектарному диску, который прикрыт куполом из утолщенных у основания тычиночных нитей (рисунок 5, Б). 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 по-

вторно касается столбика, дополнительно собирая пыльцу, что способствует еще большему ее закреплению на теле насекомого. После полликации тычинки увядают, скручиваются, так что в раскрытом цветке наблюдаются только остатки пыльников (рисунок 5, В). Лопасты рыльца в полностью раскрытом цветке разворачиваются (см. рисунок 1).

После посещения одного цветка и при перелете на другой раскрытый цветок насекомое, продвигаясь к нектарному диску, задевает раскрытые лопасти рыльца пестика, оставляя на них пыльцу и, таким образом, осуществляя опыление (рисунок 6). 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. Иными словами, при преобладающей аллогамии у данных видов возможна и автогамия, что также отмечал S. Vogel (1975) у *C. rotundifolia*. Подобные разграничение сроков созревания мужских и женских половых элементов, механизм подачи пыльцы и наличие явления протерандрии наблюдаются также и у представителей родов *Jasione*, *Lobelia* (Erbar, Leins, 1989).

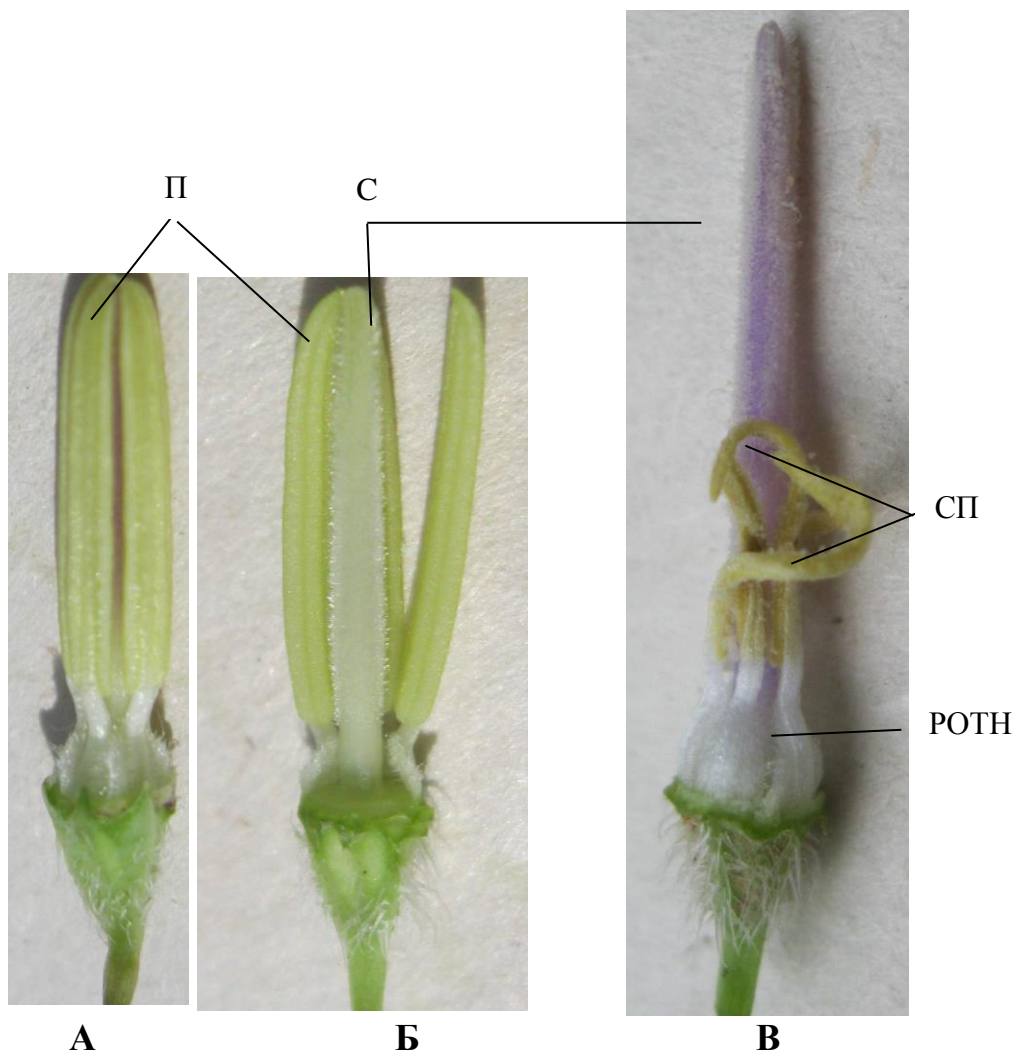


Рисунок 5 — Фрагменты цветка *C. sibirica* с удаленным околоцветником (П — пыльники, С — столбик, покрытый волосками, РОТН — расширенные основания тычиночных нитей, СП — скрученные пыльники после полликации)

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 *C. sibirica* наблюдается явление инвагинации, или ретракции (рисунок б). Постепенно расширенные основания волосков покрывают практически весь столбик.

В целом, для *C. sibirica* характерны как первичные аттрактанты (пыльца, нектар, использование цветка, как места для выведения потомства), так и вторичные (визуальная аттракция—окрашенные цветки и аромат). Единицей опыления являются цветки, собранные в рыхлые соцветия. При условии успешного опыления и оплодотворения формирование плода начинается сра-



зу после увядания венчика. В результате последующего развития образуются плоды и семена.

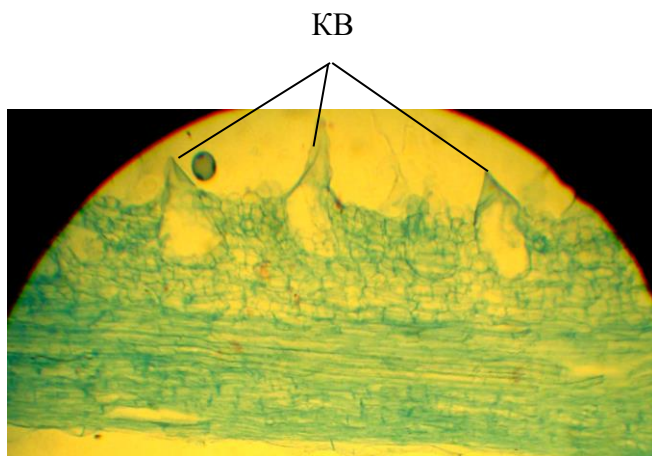


Рисунок 6 — Фрагмент столбика пестика с кончиками волосков

Плод у изучаемого вида — трехгнездная, многосемянная, 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 *Canarina abissinica* Engl. и *Canarina canariensis* (L.) Vatke, как указывает Х.А. Золала (2010), плод мясистая коробочка, иногда называемая ягодой. У *C. sibirica* коробочка образована высохшей чашечкой, у основания коробочки в межреберье имеются три поры, прикрытые крышечками, которые отгибаются в процессе засыхания коробочки. Коробочки поникающие, и поры, через которые осуществляется высыпание семян, расположены вверху, в основании коробочки (рисунок 8). Особое значение для рассеивания семян у данного вида имеет аксикорн. По определению А.А. Колаковского (1985), впервые описавшего эту структуру, аксикорн — «это специализированный орган у некоторых родов семейства колокольчиковых, прикрепленный к осевой колонке, который сгибается подобно рогу при уменьшении влажности и обеспечивает создание разных отверстий на покровах коробочки, а также цветоложа, и таким образом способствует диссеминации» (с.3). У *C. sibirica* аксикорн имеет вид полумесяца, прикрепленного к центру колонки. По мере подсыхания плода аксикорн одним из кончиков прорывает покров в межреберье коробочки, образуя таким образом пору и крышечку (рисунок 7). В зрелом плоде *C. sibirica* (поникающей коробочке) кончик аксикорна отогнут вместе с крышечкой. Подобное положение коробочки и пор для рассеивания семян отмечено также у *C. latifolia* L., *C. rapunculoides* L. и *C. rotundifolia* L., в то время как у *C. carpatica* Jack коробочка направлена вверх и вскрывающиеся поры находятся вверху (Аллаярова, Миронова, 2009; Викторов, 2000; Emig, Leins, 1996; Leins, Erbar,

2010). Следует отметить, что венчик и столбик после оплодотворения засыхают и скручиваются, образуя вместе с неопавшей плодоножкой осевую структуру, которая наряду с жесткими волосками, покрывающими плод, способствует диссеминации (рисунок 9). Аналогичный механизм диссеминации характерен и для *C. taurica* Juz., *C. talievii* Juz., произрастающих в горном Крыму (Мирошниченко, 2014).

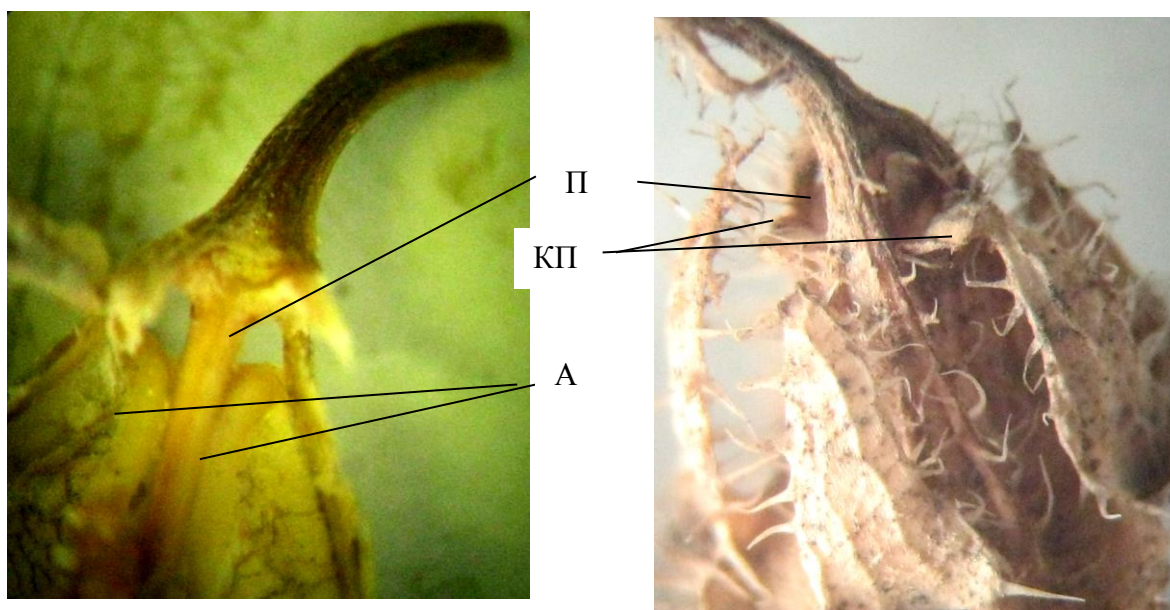


Рисунок 7 — Фрагменты плодов *C. sibirica* (П — поры, КП — крышечки пор, А — аксиорны)

Семена через поры высыпаются при незначительном движении побегов. Довольно часто верхушки побегов обламываются животными (косулями, зайцами, лисами), за счет колючих волосков, сухих венчиков и плодоножек прикрепляются к ним и таким путем тоже разносятся на значительные расстояния.

Таким образом, семена могут опадать недалеко от материнского растения, а с помощью животных и при сильном ветре, который характерен для Крымских гор, они рассеиваются на довольно большое расстояние, что способствует колонизации данными видами новых территорий.

Семена *C. sibirica* мелкие, до 1 мм длиной, уплощенные, коричневого цвета, содержат дифференцированный на органы зародыш и относительно мощный эндосперм. Семенная кожура формируется из интегумента, и в зрелом семени представлена двумя слоями — внутренний состоит из облитерированных клеток интегумента, а наружный представлен столбчатыми клетками

с утолщенными антиклинальными стенками. Хорошо выражена кутикула. Зародышевая полость со всех сторон окружена крупными клетками эндосперма.

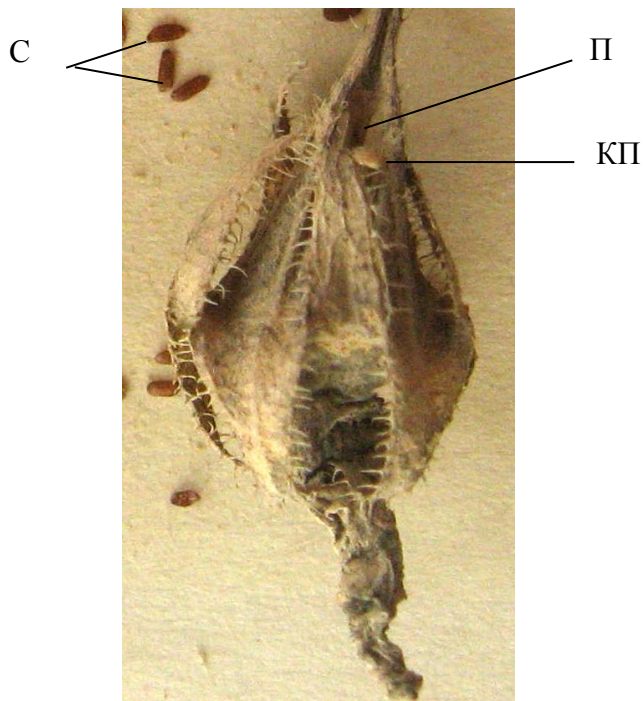


Рисунок 8 — Плод и семена *C. sibirica* (П — пора, КП — крышечка поры, С — семена)

Семенная продуктивность у *C. sibirica*, как и у некоторых других видов рода *Campanula* (Мирошниченко, 2012), довольно высокая и, в среднем, составляет 90—95 штук на один цветок, 3030—3050 штук на один генеративный побег и до 4000 штук семян в целом на одно растение. Лабораторная всхожесть свежесобранных семян составляла примерно 15 %. После года хранения в комнатных условиях проросло 20 % семян, при стратификации в холодильнике (температура +4°C) проросло тоже 20 %. После двух лет хранения в комнатных условиях проросло более 50 % семян, в то время как после стратификации проросло только 10 % семян. Полученные данные свидетельствуют о том, что для повышения способности к прорастанию семенам *C. sibirica* необходим период покоя, во время которого происходит их созревание.

Изучаемые популяции *C. sibirica* неполночленные, левосторонние, представлены проростками (около 30 %), виргинильными (примерно 43 %) и генеративными (27 %) особями (Мирошниченко, 2012).

## Выводы

Анализируя полученные результаты исследований можно заключить, что основные признаки формирования генеративных структур *C. sibirica* сходны с таковыми многих представителей семейства Campanulaceae. Однако имеются некоторые специфические эмбриологические признаки (наличие плацентоида в микроспорангии и фиброзных утолщений в стенках клеток со стороны связника, формирование постаменто-подиума и гипостазы в семязачатках и др.), свойственные данному виду и способствующие поллинииции и оплодотворению. Особый процесс попадания пыльцы на тело насекомого, согласованность развития элементов цветка и наличия насекомых-опылителей, их жизнедеятельности и периода активности обеспечивают эффективный процесс опыления.

В условиях природного ареала в Крыму *C. sibirica* цветет в течение всего лета и имеет высокие показатели плодо- и семяобразования. Образующиеся плоды (трехгнездные, многосемянные, поникающие коробочки) имеют особые приспособления для диссеминации: аксикорны, поры в основании коробочки, мелкие, легкие семена, жесткие волоски и др., которые в результате балистохории или эпизоохории с анемохорией обеспечивают рассеивание семян и освоение новых территорий. Высокая всхожесть семян и наличие в популяциях разновозрастных особей свидетельствуют о потенциальных возможностях воспроизведения и семенного размножения данного вида в горном Крыму.

## Литература

1. Аллаярова И.Н., Миронова Л.Н. 2009. Начальный онтогенез редких видов колокольчика. — Вестник ОГУ., 6: 32—34.
2. Викторов В.П. 2000. Род Колокольчик — In: Павлов В.Н. (eds), Биологическая флора Московской области. Москва, 14: 181—211.
3. Вульф Е.В. Campanulaceae Juss. — In: Flora of Crimea, Yalta. 1969. 3 (3): 146—153.
4. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. Ялта, 1996. 126 с.
5. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. 1986 а. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры. — Ялта: ГНБС. 44 с.
6. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. 1986 б. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Функционально — экологические принципы организации репродуктивной структуры. — Ялта: ГНБС. 44 с.

7. Жинкина Н.А. Сравнительная эмбриология представителей семейства *Campanulaceae*: автореферат дисс. .... канд. биол. наук. — Санкт-Петербург, 1995. 17 с.

8. Золала Х.А. Палинология и развитие спородермы представителей семейства колокольчиковые (*Campanulaceae*): автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 2010. — 19 с.

9. Колаковский А.А. Типы плодов у колокольчиковых (*Campanulaceae*). Бот. журнал, 1985. 70 (1). С. 3—11.

10. Коробова С.Н., Н.А. Жинкина. Семейство *Campanulaceae* Juss. — Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae* — *Asteraceae*. Ленинград: Наука, 1987. С. 300 — 308.

11. Крупина М.Г. Колокольчики. Москва: Гос. издат. сельскохоз. лит., 1954. 77 с.

12. Мирошниченко Н.Н. Семенная продуктивность и размножение некоторых видов рода *Campanula* L. // Біологічний вісник МДПУ, 2012. №2. (2). С. 48—51.

13. Мирошниченко Н.Н. Деякі аспекти репродуктивної біології *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz. та *C. talievii* Juz. в Криму // Біологічні Студії / *Studia Biologica*, 2014. Т.8/№1. С. 161—170.

14. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1990. 283 с.

15. 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.

16. Пономарев А.Н., Е.И. Демьянова. Антэкологія / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / А.Н. Пономарев— Санкт-Петербург: Мир и семья, 2000. — С. 72—73.

17. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. / Тр. БИН АН СССР. Серия 3. Геоботаника. М.-Л.: Наука, 1950. Вып. 6. С. 77—204.

18. Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения в сообществах. — Полевая геоботаника. М-Л, 1960. Т.2. С. 20—40.

19. Ромейс Б. Микроскопическая техника. / М.: Из-во Иностранной литературы, 1954. — 718 с.

20. Тахтаджян А.Л. Порядок *Campanulales* / Жизнь растений: Т.5., Ч.2: Цветковые растения. — Москва: Просвещение, 1981. С. 447—459.

21. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов. — Биол. науки, 1975. 2. С. 7—34.

22. Фегри К., Л. ван дер Пэйл. Основы экологии опыления / М.: Мир, 1982. 379 с.

23. Фёдоров, Ан. А. Семейство Колокольчиковые — *Campanulaceae* / Флора СССР. В 30 т / Начато при рук. и под главн. редакцией акад. В. Л. Ко-



марова; Ред. тома Б. К. Шишкин и Е. Г. Бобров. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. XXIV. С. 126—450.

24. Шевченко С.В. Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма / Київ: Аграрна наука, 2009. — 336 с.

25. Шевченко С.В., Ругузов И.А., Сфремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зелёным и пиронином // Бюлл. Никит. ботан. сада. 1986. Вып. 66. С. 99—101.

26. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Труды Никит. ботан. сада: Цитолого-эмбриологические исследования высших растений. 1992. Т. 113. С. 52—61.

27. Emig W., Leins P. Ausbreitungsbiologische Untersuchungen in der Gattung *Campanula* L. II. Die Bedeutung der Kaspelmorphologie und der Sameausgestaltung für das Ausbreitungsverhalten // Bot. Jahrb. Syst. 1996. 118. P.505—528.

28. Erbar C. and Leins P. On the early floral development and the mechanisms of secondary pollen presentation in *Campanula*, *Jasione* and *Lobelia* // Bot. Jahrb. Syst. 1989. 111. P. 29—55.

29. Vogel S. *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae). Pollination durch *Apis mellifica* (Hymenoptera), Melittophilie — In: *Encyclopaedia cinematographica* E. 2049. 1975. 7 p.