

СООБЩЕНИЯ

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ
ADENOPHORA TAURICA (CAMPANULACEAE) В КРЫМУ© 2019 г. С. В. Шевченко^{1,*}, Е. С. Крайнюк^{1,**}¹ ФГБУН “Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН”
пгт. Никита, г. Ялта, 298648, Россия^{*}e-mail: shevchenko_nbs@mail.ru^{**}e-mail: krainuk54@mail.ru

Поступила в редакцию 14.05.2019 г.

После доработки 31.07.2019 г.

Принята к публикации 02.08.2019 г.

Представлены результаты изучения ценопопуляции *Adenophora taurica* в Горном Крыму. Описаны цветение, строение генеративных структур, опыление, начальные этапы эндоспермо- и эмбриогенеза, а также возрастная структура ценопопуляции. Показана необходимость разработки дополнительных мер по сохранению данного вида.

Ключевые слова: *Adenophora taurica* (Sukacz.) Juz., цветение, опыление, генеративные структуры, оплодотворение, эндоспермо- и эмбриогенез, возрастная структура ценопопуляции

DOI: 10.1134/S000681361908009X

Проблема сохранения биоразнообразия в настоящее время является одной из наиболее актуальных, в связи с чем особое внимание приобретают редкие и нуждающиеся в охране виды растений. К таким видам относится бубенчик крымский – *Adenophora taurica* (Sukacz.) Juz. из сем. Campanulaceae. В чеклисте “Природная флора Крымского полуострова” (Yena, 2012) и Красной книге Республики Крым (Korzhenevsky, 2015) вид приводится как бубенчик лилиевидный (*Adenophora liliifolia* (L.) Ledeb.exA.DC.).

В Крыму *A. taurica* известен только из нескольких изолированных местонахождений в верхнем поясе Главной гряды Крымских гор. В Красной книге Республики Крым указывается всего три локалитета вида (Korzhenevsky, 2015), в т. ч. на луговых яйлинских склонах гор Большая и Малая Чучель в Крымском природном заповеднике (Kostina, Bagrikova, 2010). Вид указывается как эндем Крыма (Golubev, 1996; Govaerts, 2019). Основными лимитирующими факторами освоения новых территорий в Крыму *A. taurica* можно считать глобальную трансформацию климата и сужение экологической ниши вида (Korzhenevsky, 2015), а также природно-историческую редкость вида, низкую конкурентную способность на границе ареала, пространственную разобщенность популяций, антропогенные нарушения среды обитания. Целью наших исследований является выявление особенностей воспроизведения *A. taurica* в изучаемой ценопопуляции в связи с необходимостью разработки приемов сохранения данного вида.

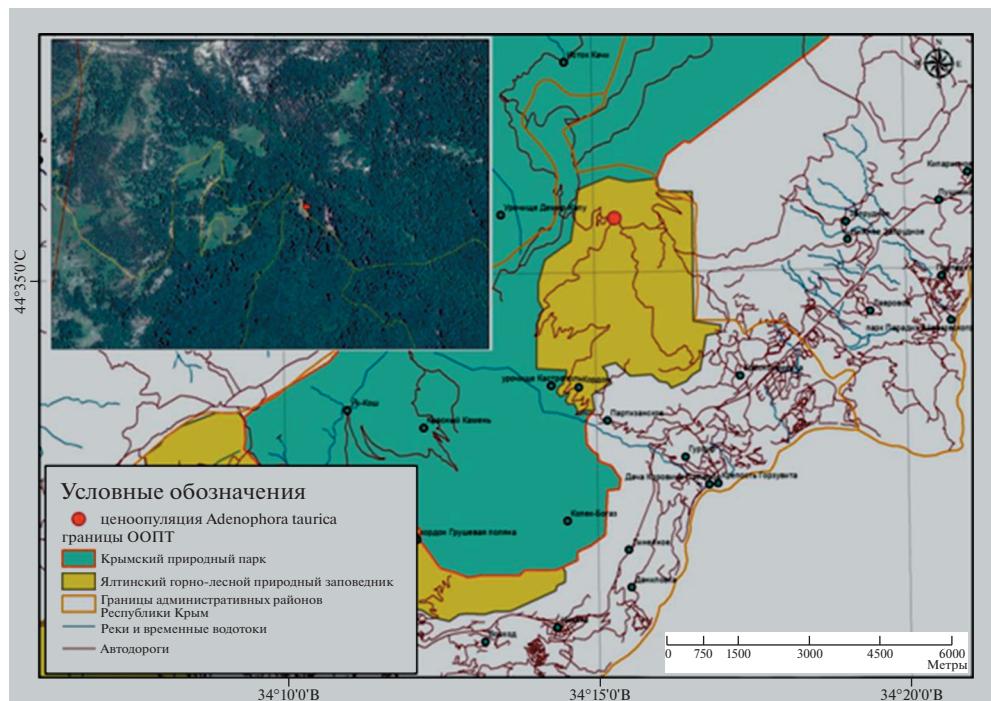


Рис. 1. Карта места нахождения ценопопуляции *Adenophora taurica*.

Fig. 1. Map of the location of the *Adenophora taurica* coenopopulation.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения проводили в условиях естественного произрастания *Adenophora taurica* в Горном Крыму в районе Гурзуфского седла. Растительный материал фиксировали фиксатором Карнуса. Парафиновые срезы толщиной 10–12 мкм готовили с использованием ротационного полуавтоматического микротома RMD-3000 (Россия). Постоянные препараты приготовлены и окрашены по общепринятым методикам (Romeis, 1954; Pausheva, 1990; Shevchenko et al., 1986; Shevchenko, Chebotaru, 1992). Анализ препаратов проводили с помощью микроскопов AxioScopeA.1 и Enamed 2 (“CarlZeiss”, Германия). Микрофотографии получены системой анализа изображений Axio-CamERc5s (“CarlZeiss”, Германия) и цифровыми фотокамерами Canon IXUS 256HS и CanonA 550.

Возрастную структуру ценопопуляции изучали в природных условиях согласно общепринятым методикам (Rabotnov, 1969; Uranov, 1975; Coenopopulation..., 1976; 1977). Полевые учеты численности особей по возрастным состояниям проводили на площадках в 0.25 м², а затем производили пересчет на 1 м². При этом были использованы следующие условные обозначения возрастных групп: *p* – всходы, *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g₁* – молодые генеративные, *g₂* – средневозрастные генеративные.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучаемая ценопопуляция *Adenophora taurica* находится на территории Ялтинского горно-лесного природного заповедника (Гурзуфское седло – Бабуган-яйла) на прия-

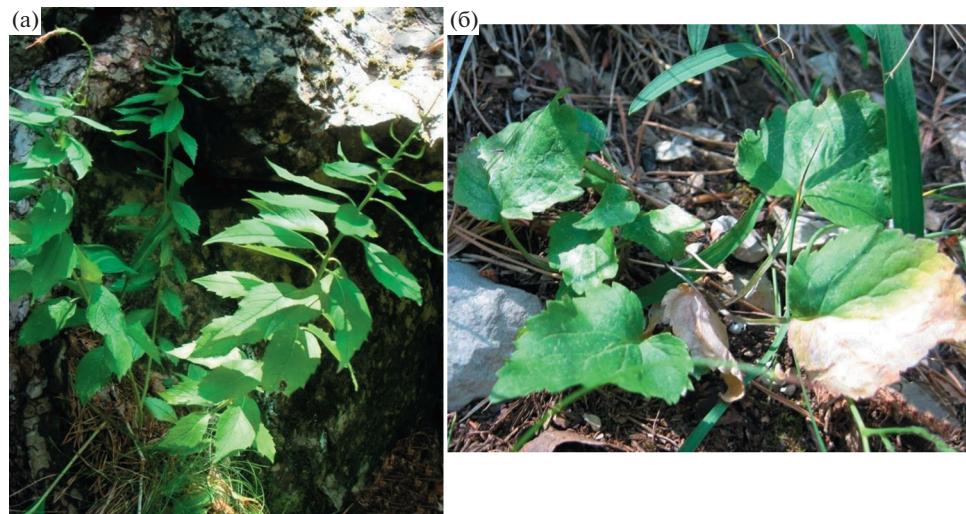


Рис. 2. Общий вид генеративной (а) и виргинильной (б) особей *Adenophora taurica*.

Fig. 2. General view of the generative (a) and virginal (b) plants of *Adenophora taurica*.

линских склонах южного макросклона Главной гряды Крымских гор на высоте примерно 1200 м н.у.м. в ущелье Кумбасан ниже перевала Гурзуфское Седло на крутом склоне в сосновом лесу (рис. 1).

Ценопопуляция в настоящее время является единственным подтвержденным местонахождением данного вида в Крыму, обнаруженным в 2017 году С.А. Свириным. Гербарный образец из данного места сбора хранится в гербарии YALT.

Тип растительности – сосновый лес из *Pinus kochiana* (Ass. *Pimpinello-Pinetum kochianae* Korzh. 1986). Травостой злаково-разнотравный, общее проективное покрытие травостоя 50–60%, видовая насыщенность фитоценоза – невысокая.

Ценопопуляция занимает площадь около 100 м² на крутом (30–40°) склоне балки. Проективное покрытие вида в фитоценозе составляет 5–10%.

A. taurica – травянистый многолетник высотой 30–50 см, с толстым веретеновидным или редьковидным корнем и цилиндрическим, продольно-полосатым, голым или редковолосистым, густо облиственным стеблем. Стеблевые листья очередные, эллиптические, остроконечные, по краям неравномерно крупно-пильчатозубчатые, черепитчато перекрывающие друг друга в средней части стебля, верхние листья ланцетные, сидячие (рис. 2а). Розеточные прикорневые листья округло-сердцевидные, длинночерешковые, длиной 4–10 см, быстро засыхающие (рис. 2б).

Цветет *A. taurica* в июле–августе, цветение акропетальное, цветки собраны в кистевидное соцветие. Венчик колокольчатый, голубой или светло-синий, неглубоко раздельный на 5 лопастей, длиной до 1.5 см, цветки пониклые, спайнолепестные (рис. 3). Чашечка голая, ее зубцы острые, ланцетовидно-треугольные, равные по длине трубке. Андроцей представлен пятью свободными, плотно прилегающими друг к другу тычинками с прямыми перепончатыми и сильно реснитчатыми тычиночными нитями. У основания тычиночные нити плотно сомкнуты и образуют купол с небольшими отверстиями, через которые насекомые-опылители хоботком могут достигать нектарный диск, который расположен у основания столбика. Стенка микроспорангия, развивающаяся центробежно, состоит из эпидермы, эндотеция, одного среднего слоя и



Рис. 3. Общий вид растений *Adenophora taurica*.

Fig. 3. General view of the *Adenophora taurica* plants.

секреторного тапетума. Спорогенная ткань в микроспорангии представлена двумя-тремя слоями клеток. В зрелом пыльнике стенка состоит из сплющенных клеток эпидермы, эндотеция с фиброзными утолщениями и тапетальной пленки с орбикулами (рис. 4). Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-борозднопоровые.

Гинецей *A. taurica* образован тремя плодолистиками. Пестик открытый, столбик имеет канал с сосочковидными волосками эпидермального происхождения. Во время цветения пестик сильно выдается за пределы венчика (рис. 3).

Завязь трехгнездная. Семязачаток, согласно классификации И.И. Шамрова (Shamrov, 2008; 2017), анатропный, унитегмальный, медионуцеллятный, мезохалазальный. Развивается интегументальный тапетум, представленный радиально вытянутыми крупными клетками и достигающий уровня яйцевого аппарата зародышевого мешка. Имеются постаменто-подиум и гипостаза. Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры по *Polygonum*-типу (рис. 5а), содержит крахмальные зерна (рис. 5б).

Опыление происходит с помощью насекомых и волосков на столбике пестика. У *A. taurica* четко выражена протандрия. При этом в пыльниках наблюдается зрелая пыльца, а женская сфера еще не готова к принятию пыльцы. Рыльца пестика сомкнуты, и зародышевый мешок еще не дифференцирован. Пыльники вскрываются интроверзно, и пыльца из них извлекается волосками растущего столбика. Насекомые-опылители, проникая к нектарному диску и обратно, снимают пыльцу и переносят ее на другие цветки, осуществляя таким образом перекрестное опыление (рис. 6). После извлечения пыльцы из пыльников и снятия ее насекомыми со столбика, покрывающие его волоски втягиваются в поверхностную ткань столбика, расширяя основание волоска. Остаются только кончики волосков, которые незначительно возвышаются над эпидермой столбика, то есть наблюдается явление инвагинации, или ретракции.

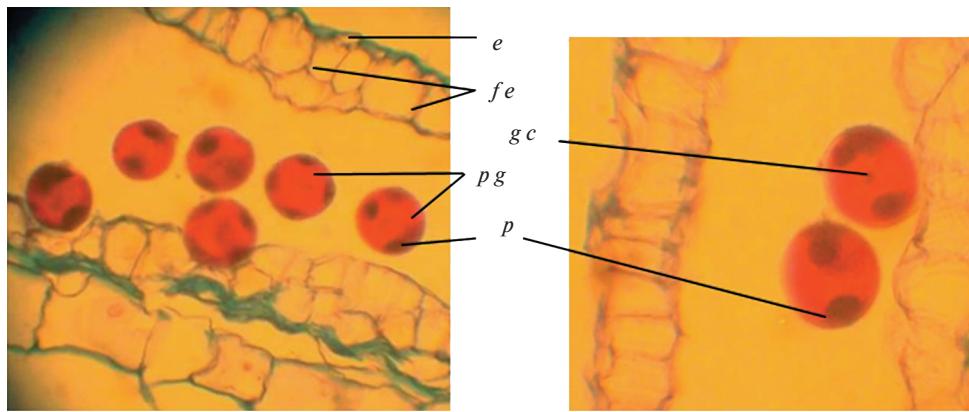


Рис. 4. Фрагменты зрелых пыльников с пыльцевыми зернами: *e* — эпидерма, *fe* — фиброзный эндотеций, *gc* — генеративная клетка, *pg* — пыльцевые зерна, *p* — поры.

Fig. 4. Fragments of mature anthers with pollen grains: *e* — epidermis, *fe* — fibrous endothecium, *gc* — generative cell, *pg* — pollen grains, *p* — pores.

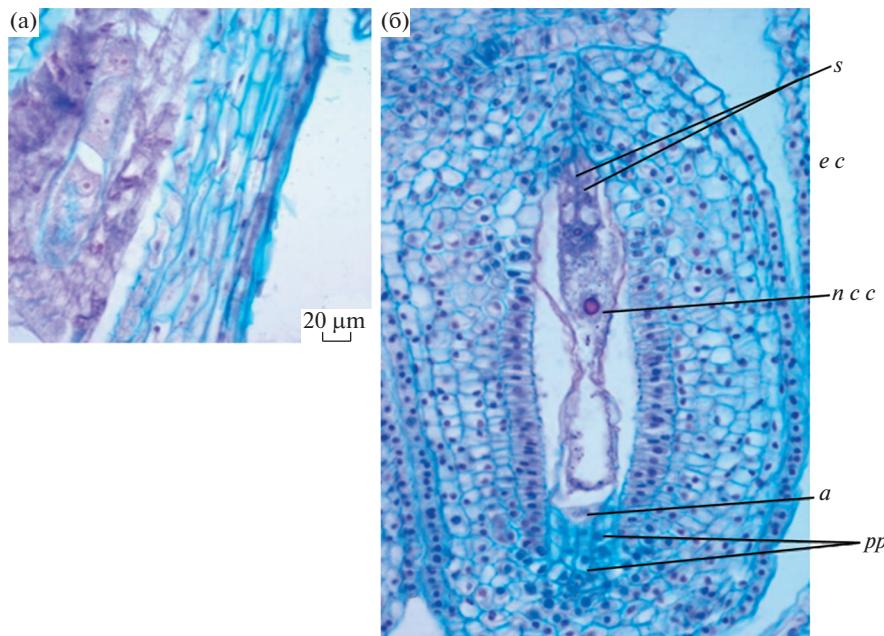


Рис. 5. Тетрада мегаспор (а) и зрелый зародышевый мешок (б) *Adenophora taurica*: *s* — синергиды, *ec* — яйце-клетка, *ncc* — ядро центральной клетки, *a* — антиподы, *pp* — постаментоподиум.

Fig. 5. Megasporite tetrad (a) and mature embryo sac (b) of *Adenophora taurica*: *s* — synergids, *ec* — egg cell, *ncc* — nucleus of central cell, *a* — antipods, *pp* — postamentopodium.

Попав на рыльце пестика, пыльцевые зерна прорастают. Пыльцевая трубка проходит по каналу, в ней происходит спермиогенез с образованием двух спермий. Достигнув зародышевого мешка, пыльцевая трубка лопается и изливает свое содержимое в

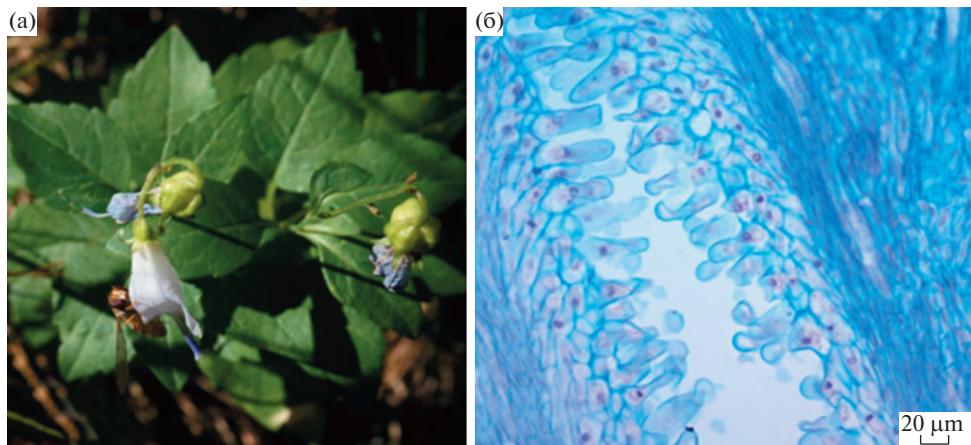


Рис. 6. Фрагмент генеративной особи с насекомым-опылителем (а) и часть столбика с эпидермальными волосками (б).

Fig. 6. Fragment of a generative plant with an insect pollinator (a) and a part of a column with epidermal hairs (b).

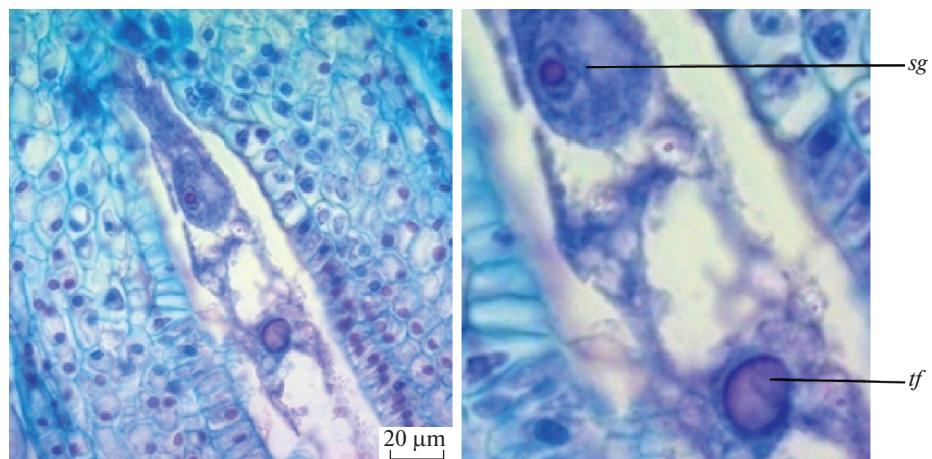


Рис. 7. Двойное оплодотворение у *Adenophora taurica*: *sg* – сингамия, *tf* – тройное слияние.

Fig. 7. Double fertilization in *Adenophora taurica*: *sg* – syngamy, *tf* – triple fusion.

полость между яйцеклеткой и центральной клеткой. Один спермий сливаются с яйцеклеткой, а второй – с ядром центральной клетки (рис. 7).

Первичное ядро эндосперма сначала находится в середине центральной клетки, затем постепенно опускается к халазальному концу, где и происходит его первое деление. Оно поперечное с образованием двух неравных клеток – халазальная клетка значительно меньше микропилярной. Ядро халазальной клетки делится один или два раза, несколько увеличивается и образуется небольшой гаусторий. Микропилярная клетка дважды делится поперечно. Из апикальной клетки формируется собственно эндосперм, а базальная либо значительно увеличивается в размерах либо делится продольно и образует двуклеточный гаусторий. Клетки эндосперма крупные, их ядра ак-

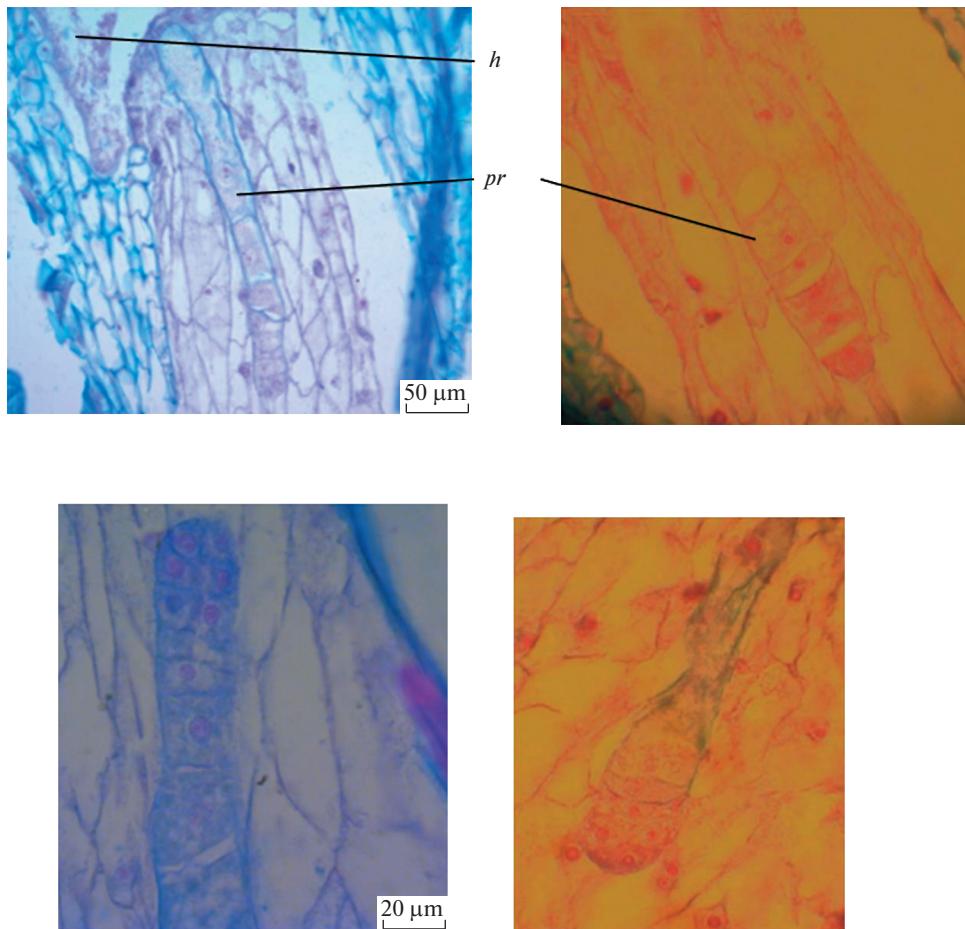


Рис. 8. Некоторые этапы формирования зародыша *Adenophora taurica*: *h* – гаусторий, *pr* – проэмбрио.

Fig. 8. Some stages of the embryo formation in *Adenophora taurica*: *h* – haustorium, *pr* – proembryo.

тивны, с ядрышками. Зигота некоторое время находится в покое, затем активно растет и значительно вытягивается внутрь эндосперма. Ядро находится в апикальном конце зиготы и первые его деления поперечные, с образованием ряда клеток (рис. 8). Последующие продольные и поперечные деления позволяют предположить Solanad-тип эмбриогенеза, свойственный большинству представителей сем. Campanulaceae (Коробова, Zhinkina, 1987; Zhinkina, 1995; Kamelina, 2009).

Плодоносит *A. taurica* в августе–сентябре. Плод – пониклая, яйцевидной формы коробочка, которая в нижней части открывается тремя створками или порами. Семена мелкие 1–2 мм, сплющенные, рыжеватые. Следует отметить, что почти половина цветков соцветия опадает неопыленной и семян не образует.

Возрастная структура и численность ценопопуляций данного вида в Крыму ранее не изучались. Изучаемая ценопопуляция представлена в виде двух ценопопуляционных локусов – в верхней и нижней части склона ущелья.

Согласно нашим наблюдениям в 2017–2018 гг., численность вида составляет около 100 разновозрастных особей. Вид произрастает одиночно или группами, состоящими

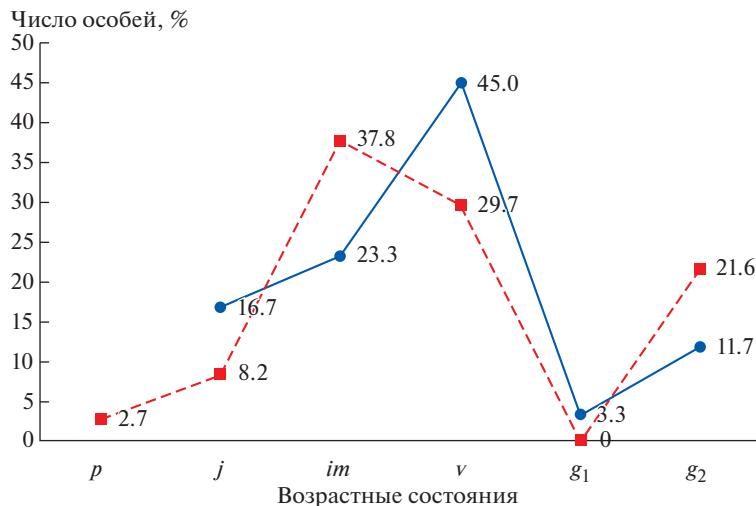


Рис. 9. Возрастная структура ценопопуляции *Adenophora taurica* (прямая линия – верхний локус, линия пунктиром – нижний локус).

Fig. 9. Age structure of the *Adenophora taurica* coenopopulation (straight line – upper locus, dotted line – lower locus).

из нескольких особей. Численность побегов у генеративных особей составляет 1–5 (Krainyuk, Shevchenko, 2018).

Плотность особей в ценопопуляции составляет: в нижнем локусе – 3.7 особей на 1 м², в верхнем локусе – 16.0 особей на 1 м². По типу возрастной структуры изученная ценопопуляция является нормальной, неполночленной, молодой, с преобладанием виргинильных особей, о чем свидетельствуют составленные возрастные спектры (рис. 9). В верхнем локусе (исследования 2017 г.) установлено следующее соотношение возрастных групп: *j* – 16.7%, *im* – 23.3%, *v* – 45.0%, *g₁* – 3.3%, *g₂* – 11.7%. В нижнем локусе (исследования 2018 г.) соотношение возрастных групп следующее: *p* – 2.7%, *j* – 8.2%, *im* – 37.8%, *v* – 29.7%, *g₂* – 21.6%. Особи других возрастных состояний при полевых учетах не были обнаружены.

Анализ возрастной структуры изученной ценопопуляции позволяет сделать вывод о том, что естественное возобновление вида осуществляется в достаточной мере, поскольку преобладающей группой являются особи виргинильного периода, составляющие 85% в верхнем локусе и 78.4% – в нижнем. Группа генеративных особей составляет 15% в верхнем локусе и 21.6% – в нижнем локусе, что свидетельствует о достаточных возможностях вида для перехода виргинильных особей в генеративное состояние. Отсутствие в ценопопуляции особей сенильного периода, видимо, можно объяснить особенностями биологии и экологии данного вида, что требует дальнейшего изучения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное изучение формирования генеративных структур, процессов цветения, опыления и семяобразования позволяет заключить, что по основным чертам (центробежный тип развития стенки микроспорангия, *Polygonum*-тип развития зародышевого мешка, особенности опыления, формирование терминальных гаусториев, *Solanad*-тип эмбриогенеза и др.) *A. taurica* сходна с таковыми у других представителей

сем. Campanulaceae. Основной причиной редкости данного вида в Крыму является, очевидно, очень узкая экологическая ниша вида, ограниченная высотной поясностью, крутизной склонов и степенью увлажнения экотопов. К лимитирующими факторам, кроме указанных выше, можно отнести также гидротермические условия и отсутствие насекомых-опылителей в период цветения, что приводит в конечном итоге к снижению семенной продуктивности. Необходимыми мерами охраны этого редкого вида должны быть поиск новых локалитетов, изучение динамики возрастной структуры и численности вида в локалитете, дополнительный анализ особенностей биологии, экологии, онтогенеза растений, а также введение вида в культуру с последующей репатриацией в природные условия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Cenopopulatsii] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 215 с.
- [Cenopopulatsii] Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). 1977. М. 183 с.
- [Fedyaeva] Федяева В.В. 2014. Бубенчик лилиевидный. – В кн: Красная книга Ростовской области. Т. 2. Растения и грибы. Минприроды Ростовской области. Ростов-на-Дону. С. 150.
- [Golubev] Голубев В.Н. 1996. Биологическая флора Крыма. Издание второе. Ялта. 86 с.
- Govaerts R. (ed). For a full list of reviewers see: <http://apps.kew.org/wcsp/compilers> Reviewers.do (2019).
- [Kamelin] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- [Kostina, Bagrikova] Костина В.П., Багрикова Н.А. 2010. Анnotated список высших растений Крымского природного заповедника. – Научные записки природного заповедника “Мыс Мартын”. 1: 61–142.
- [Korbova, Zhinkina] Корбова С.Н., Жинкина Н.А. 1987. Семейство Campanulaceae. – В кн: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т. 4. Л.: Наука. С. 300–308.
- [Korzhenevsky] Корженевский В.В. 2015. Бубенчик лилиевидный. В кн.: Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли. Грибы. Симферополь. С. 175.
- [Krainyuk, Shevchenko] Крайнюк Е.С., Шевченко С.В. 2018. *Adenophora liliifolia* – редкий вид флоры Крыма. – В сб. Ботаника в современном мире. Труды XIV съезда Русского ботанического общества и конференции. Т. 1. Махачкала. С. 272–273.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1990. Практикум по цитологии растений. М. 283 с.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1969. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций. – Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы, отд. биол. 74(1): 147–149.
- [Romeys] Ромейс Б. 1954. Микроскопическая техника. М. 718 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 350 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2017. Морфологические типы семязачатков цветковых растений. – Бот. журн. 102(2): 129–146.
- [Shevchenko, Rugusov, Efremova] Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. 1986. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином. – Бюлл. Гос. Никит. ботан. сада. 60: 99–101.
- [Shevchenko, Chebotaru] Шевченко С.В., Чеботарь А.А. 1992. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*). – В сб. научн. трудов Гос. Никит. ботан. сада. 113: 52–61.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. – Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 2: 7–34.
- [Yena] Ена А.В. 2012. Природная флора Крымского полуострова. Симферополь. 232 с.
- [Zhinkina] Жинкина Н.А. 1995. Сравнительная эмбриология представителей семейства Campanulaceae: Автореф. дис... канд. биол. наук. СПб. 17 с.

**BIOLOGY OF DEVELOPMENT AND DISTRIBUTION
OF *ADENOPHORA TAURICA* (CAMPANULACEAE) IN THE CRIMEA**

S. V. Shevchenko^{a, #} and E. S. Krainyuk^{a, ##}

^a *Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS*

Nikita, Yalta, Crimea, 298648, Russia

[#]*e-mail: shevchenko_nbs@mail.ru*

^{##}*e-mail: krainuk54@mail.ru*

The results of a study of the *Adenophora taurica* (Sukacz.) Juz. cenopopulations in the Mountainous Crimea are presented. Its flowering, generative structures, pollination, the initial stages of endospermo- and embryogenesis are described, as well as the age structure of the cenopopulation. The necessity to develop additional measures of conservation of the species is shown.

Keywords: *Adenophora taurica*, flowering, pollination, generative structures, fertilization, endospermo- and embryogenesis, age structure of coenopopulation

REFERENCES

- Coenopopulations of plants (basic concepts and structure). 1976. Moscow. 215 p. (In Russ.).
- Coenopopulations of plants (development and relationship). 1977. Moscow. 183 p. (In Russ.).
- Fedyeva V.V. 2014. Ladybell liliiflower. Red Book of the Rostov region. Vol. 2. Plants and Fungi. Rostov-na-Donu. P. 150 (In Russ.).
- Golubev V.N. 1996. Biological flora of Crimea. Yalta. 86 p. (In Russ.).
- Govaerts R. (ed). For a full list of reviewers see: <http://apps.kew.org/wcsp/compilers> Reviewers.do (2019).
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Kostina V.P., Bagrikova N.A. 2010. Annotative list of highest plants of the Nature Reserve “Cape Martyan”. – Scientific Notes of the “Cape Martyan” Nature Reserve. 1: 61–142 (In Russ.).
- Korobova S.N., Zhinkina N.A. 1987. Campanulaceae family. – In: Comparative embryology of flowering plants. Vol. 4. Leningrad. P. 300–308 (In Russ.).
- Korzhenevsky V.V. 2015. Ladybell liliiflower. In: Red Book of the Crimean Republic. Plants, Algae. Fungi. Simferopol. P. 175 (In Russ.).
- Krainyuk E.S., Shevchenko S.V. 2018. *Adenophora liliifolia* – rare species of the Crimean flora. Botany in the modern world. Proceedings of the XIV Congress of the Russian Botanical Society and the conference. Vol. 1. Makhachkala. P. 272–273 (In Russ.).
- Pausheva Z.P. 1990. Practicum by plants cytology. Moscow. 283 p. (in Russ.).
- Rabotnov T.A. 1969. Some questions on the study of coenotic populations. – Bull. Mosk. Society of Nature Testers. Dep. biol. 74 (1): 147–149 (In Russ.).
- Romeys B. 1954. Microscopic technic. Moscow. 718 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 350 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2017. Morphological types of ovules in flowering plants. – Botanicheskii Zhurnal. 102(2): 129–146 (In Russ.).
- Shevchenko S.V., Rugusov I.A., Efremova L.M. 1986. Method of painting of permanent preparations with methyl green and pyronin. – Bull. State Nikit. botan. garden. 60: 99–101 (In Russ.).
- Shevchenko S.V., Chebotaru A.A. 1992. Features of the olive european (*Olea europaea*). – Collection of scientific papers of the State Nikit. botan. Garden. 113: 52–61 (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Age spectrum of coenopopulation as a function of a time and energetic wave processes. – Scientific reports higher schools. Biol. Science. 2: 7–34 (In Russ.).
- Yena A.V. 2012. Spontaneous Flora of the Crimean Peninsula. Simferopol. 232 p. (In Russ.).
- Zhinkina N.A. 1995. Comparative embryology representatives of Campanulaceae family. Autoref. diss. ... cand. biol. nauk. SPb. 17 p. (In Russ.).