# \_\_\_\_\_ СООБЩЕНИЯ \_\_\_\_\_

# РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ПЫЛЬНИКА SEDUM KAMTSCHATICUM И SEDUM PALMERI (CRASSULACEAE)

## © 2020 г. Г. М. Анисимова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия e-mail: galina0353@mail.ru Поступила в редакцию 23.03.2020 г. После доработки 18.05.2020 г. Принята к публикации 19.05.2020 г.

Впервые изучены гистогенез тычинки и пыльника, микроспорогенез, развитие и строение стенки пыльника и пыльцевого зерна у *Sedum kamtschaticum* Fisch. и *S. palmeri* S. Watson. Подтверждается существующая точка зрения, согласно которой в субэпидермальном слое каждого микроспорангия развивающегося пыльника дифференцируется группа тяжей инициальных клеток (центральная и латеральные), которые образуют как слои стенки микроспорангия, так и сам археспорий, а затем париетальные и спорогенные клетки.

Исследование позволило выявить сходство и различия в развитии и строении пыльника у изученных видов. Черты сходства: двудольный тип формирование стенки микроспорангия, одинаковое число слоев в сформированной стенке (эпидерма, эндотеций, средний слой и тапетум), симультанный микроспорогенез, преимущественно тетраэдральные тетрады микроспор, 2-клеточные, 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна. Аномальная пыльца, характеризующаяся меньшими размерами, деформацией, слабым формированием цитоплазмы и отсутствием ядра, обнаружена у обоих видов.

Полученные данные могут быть полезными для понимания эволюции структурных признаков пыльника рода *Sedum* и сем. Crassulaceae в целом. Изученные нами виды, вероятно, принадлежат к разным кладам полифилетического рода *Sedum* и им присущи некоторые черты различия. Хотя у обоих видов отмечено 2-слойное строение тапетума с латеральных и внутренней частей микроспорангия, у *S. palmeri* 2-слойный тапетум может быть и с наружной стороны. У *S. kamtschaticum* с дорсальной стороны, где слои стенки спорангия имеют париетальное происхождение, делятся не клет-ки тапетума, а клетки эндотеция и среднего слоя. Различия между видами касаются также особенностей строения эпидермы, эндотеция и тапетума. Полости эпидермальных клеток у *S. kamtschaticum* заполняются танинами, у *S. palmeri* танины выявляются в виде отдельных глобул. У *S. kamtschaticum* специализация клеток эндотеция становится заметной после стадии тетрад микроспор, тогда как у *S. palmeri* – лишь в период созревания пыльцевых зерен. Несмотря на то, что тапетум у обоих видов клеточный секреторный, особенности его реорганизации в постмейотический период различаются: у *S. kamtschaticum* происходит его реорганизация в амебоидный, а у *S. palmeri* тапетум развивается без реорганизации.

Ключевые слова: андроцей, пыльник, микроспорогенез, развитие и строение пыльцевого зерна, Crassulaceae, Sedum, Sedum kamtschaticum, S. palmeri

DOI: 10.31857/S0006813620090021

Сем. Сгазѕиlасеае J.St.-Hil. (толстянковые) включает около 1500 видов. Одним из наиболее крупных родов этого семейства является род *Sedum* L. По оценкам разных исследователей количество видов, входящих в этот род, не однозначно и составляет от 100 до 600 (Gontcharova, 2000, 2006; Nikulin, 2017; Byalt, 2018; и др.). В эмбриологических сводках характеристика сем. *Crassulaceae* основывается преимущественно на сведениях по представителям таких родов, как *Sedum, Rhodiola*, *Sempervivum* и др. Однако эмбриологически виды этих родов изучены еще недостаточно. Имеются лишь фрагментарные данные по строению андроцея, пыльника и микроспорогенезу (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009). Нами подробно изучен морфогенез андроцея, микроспорогенез, развитие и строение стенки пыльника и пыльцевого зерна у *Kalanchoe nyikae* Engl. (Anisimova, 2016). Исследование позволило выявить сходство и различия в развитии и строении пыльника и пыльцевого зерна у этого вида и ранее изученных представителей — *Kalanchoe laxiflora* Baker, *K. tubiflora* (Harv.) Raym.-Hamet и *K. rosei* Raym.-Hamet et Perrier (Anisimova, 2011, 2012, 2013, 2014).

Сравнительно-эмбриологические и морфолого-анатомические исследования позволяют оценить значимость ряда признаков при решении спорных вопросов систематики и филогении. Однако морфологическое разнообразие и слабая изученность не позволяют высказать единое мнение о систематике и филогении семейства в целом, и рода Sedum, в частности (Subramanyam, 1962, 1967; Calie, 1981; Gontcharova, 2000; Prokopiev. 2008: Gontcharova, Gontcharov, 2009: Mavuzumi, Ohba, 2004; Nikulin, 2017; Byalt, 2018; и др.). Все вышеизложенные факты послужили отправной точкой для подробного исследования морфогенеза и гистогенеза тычинки, развития и строения пыльника, пыльцевого зерна, микроспорогенеза у двух представителей рода Sedum S. kamtschaticum и S. palmeri. Эти виды эмбриологически ранее не изучались. Родиной S. kamtschaticum является Дальний Восток. В естественных условиях вид распространен в Приморском крае, на Камчатке, Сахалине, а также в Японии, Корее и Восточном Китае. S. palmeri, родиной которого является, Мексика, растет в горах Сьерра-Мадре на высоте около 800 м над ур. м.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования были выбраны два вида Sedum из сем. Crassulaceae – S. kamtschaticum Fisch. (= Phedicus kamtschaticus (Fisch.) t'Hart) (очиток камчатский) и S. palmeri S. Watson (очиток Пальмера).

Материалом для изучения послужили растения коллекции Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Изученные виды различаются условиями произрастания. S. kamtschaticum произрастает в открытом грунте, a S. palmeri – в условиях оранжереи. Бутоны и цветки на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA (70° этиловый спирт, 40% формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100:7:7), затем проводили инфильтрацию парафином. Срезы толщиной 10-12 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену (ядра клеток) с подкраской гематоксилином по Эрлиху (цитоплазма) и алциановым синим (клеточные стенки), сафранином по Картису, генциан-виолеттом по Ньютону с подкраской оранжем "G" в гвоздичном масле, крахмал определяли с помощью спиртового раствора йода и йодистого калия (Pausheva, 1974). Средний размер пыльцевых зерен вычисляли с помощью электронной таблицы Excel программы Microsoft Office (2003). Выборка составляла 90 шт. Строение пыльцевых зерен изучено с помощью сканирующего электронного микроскопа Jeol JSM-6390 LA в Центре коллективного пользования БИН РАН.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

У Sedum kamtschaticum и S. palmeri цветки 5-членные. Андроцей включает 10 тычинок, которые располагаются в два круга (наружные и внутренние). Тычинки обоих кругов состоят из тычиночной нити и пыльника (табл. I, 3-6). В цветке они закладываются асинхронно – сначала возникают наружные тычинки, расположенные против чашелистиков, затем внутренние, лежашие против лепестков. Вскрывание пыльников у тычинок проходит в той же последовательности (табл. I, 2). Первыми закладываются тычинки напротив чашелистиков, затем напротив – лепестков. В бутонах пыльники наклонены к стилодиям. К моменту раскрывания цветков тычиночные нити удлиняются, что обеспечивает свободное расположение тычинок внутри венчика и чашечки (табл. I, 1, 2).

Пыльник. Каждая тычинка закладывается в виде меристематического бугорка на цветоложе. Постепенно тычинки увеличиваются в размерах, приобретая цилиндрическую форму (рис. 1, 1, 2). Затем начинается дифференциация тычинки на пыльник и тычиночную нить. Пыльники – тетраспорангиатные (рис. 2, 2a; 3, 1a; 4, 1a; табл. II, 1, 2; III, 2; IV, 3), асимметричные, трапециевидной формы, при этом адаксиальная сторона уже абаксиальной (табл. II, 2; III, 2). Апикальная часть пыльника округлая и слегка заостренная в области надсвязника (табл. І, 4-6; III, 6). В базальной части пыльник не срастается с тычиночной нитью (длина свободной части тек у S. palmeri составляет 10–15%, а у *S. kamtschaticum* – 30–40% от длины теки; табл. I, 3-4; III, 4), его края опускаются и окружают тычиночную нить, т.е. пыльник базификсный. Тычиночная нить на уровне вхождения в пыльник имеет цилиндрическую форму. К основанию она уплощается и становится овальной на поперечном срезе (табл. I, 3, 4, 6). К моменту вскрывания пыльников эпидермальные клетки тычиночных нитей заполнены танинами, а их наружные тангентальные стенки утолщены.

Связник у исследованных видов в средней части пыльника более широкий. На ранних стадиях развития его клетки не отличаются от других клеток пыльника. В период формирования стенки микроспорангия они увеличиваются в размерах за счет вакуолизации. Толщина связника различается у изученных видов. В средней части пыльника с абаксиальной стороны до проводящего пучка она варьирует от 5 до 14 у *S. kamtschaticum* и от 3 до 8 слоев клеток у *S. palmeri*. Стенка связника с абаксиальной стороны тоньше. Ее толщина составляет 3–8 слоев клеток у *S. kamtschaticum* и 2–5 слоев клеток у *S. palmeri*.

Надсвязник выявлен у обоих видов (лучше выражен у *S. palmeri*) и имеет вид небольшого бугорка. Его клетки крупные, сильно вакуоли-



Таблица I. Строение цветка и тычинок у Sedum kamtschaticum.

*1, 2* – строение цветка, андроцей из 2 кругов тычинок, пыльники наружных тычинок на стадии вскрывания; *3*–*6* – строение тычинки (продольные срезы): на стадии тетрад микроспор (*3*), перед вскрыванием (*4*), во время вскрывания пыльников (*5, 6*). Масштабные линейки, мкм: *1, 2* – 150, *3, 6* – 100, *4, 5* – 50.

Plate I. Structure of flower and stamens in Sedum kamtschaticum.

*1*, 2 – flower structure, androecium with 2 circles of stamens, anthers of outer stamens at dehiscence stage; 3-6 – stamen structure (longitudinal sections): at the stage of microspore tetrads (3), before dehiscence (4), during dehiscence of anthers (5, 6). Scale bars,  $\mu$ m: *1*, 2 – 150, 3, 6 – 100, 4, 5 – 50.

зированые и окружены клетками, заполненными танином.

Каждая лопасть пыльника становится микроспорангием. Особое значение для формирования тетрад гаплоидных микроспор и мужских гаметофитов (пыльцевых зерен) имеет стенка микроспорангия. В ходе развития происходят изменения в ее строении, сопряженные с процессами

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 105 № 11 2020



**Рис. 1.** Формирование пыльника в премейотический период развития у *Sedum palmeri* (поперечные срезы). *1, 2* – бугорок пыльника; *3*–*6* – начальные стадии формирования стенки микроспорангия, образование единого слоя вокруг спорогенных клеток, дифференциация внутреннего тапетума и париетальных слоев. *a c* – археспориальная клетка, *i c mc* – инициальные клетки микроспорангия, *i i w mc* – инициали проксимальной (внутренней) части микроспорангия, *i t* – внутренний тапетум, *l i w mc* – инициали латеральной части стенки микроспорангия, *p l* – париетальный слой, *s c* – спорогенная клетка. Масштабная линейка, мкм – 10.

Fig. 1. Anther formation during premeiotic period of development in Sedum palmeri (transverse sections).

*1*, 2 – anther primordium; 3-6 – early stages of microsporangium wall formation, arising of unite layer around sporogenous cells, differentiation of inner tapetum and parietal layers. *a c* – archesporial cell, *i c mc* – initial cells of microsporangium, *i i w mc* – inner initials of microsporangium wall, *i t* – inner tapetum, *l i w mc* – lateral initials of microsporangium wall, *p l* – parietal layer, *s c* – sporogenous cell. Scale bar,  $\mu m - 10$ .

микроспорогенеза и микрогаметогенеза. Выделены 3 стадии ее формирования (Shamrov, 2015), которые совпадают с премейотическим, мейотическим и постмейотическим периодами в развитии пыльника (Budell, 1964; Kamelina, 1981).

Обычно при типизации стенки микроспорангия последовательность возникновения ее слоев характеризуют только с наружной стороны, считая, что они имеют археспориальное происхождение. Многие авторы полагают, что археспорий исходно возникает в субэпидерме, а слои с других сторон стенки микроспорангия образуются из меристемы связника. Есть и другие точки зрения (подробно этот вопрос рассматривается в разделе Обсуждение). У изученных нами видов в субпидермальном слое каждого микроспорангия развивающегося пыльника дифференцируется группа инициальных клеток (центральная и латеральные), которые на продольных срезах представлены многоклеточными тяжами. В результате делений инициальных клеток образуются как слои стенки микроспорангия, так и сам археспорий, а затем париетальные и спорогенные клетки. Сначала после периклинального деления центральной субэпидермальной клетки наружу отделяется археспориальная клетка, а внутрь – клетка, из которой формируется проксимальная (ближайшая к связнику) часть стенки микроспорангия. Лате-



**Рис. 2.** Формирование пыльника в премейотический период развития у *Sedum kamtschaticum* (поперечные срезы). 1-4 – начальные стадии формирования стенки микроспорангия, образование единого слоя вокруг спорогенных клеток, дифференциация внутреннего и наружного тапетума, париетальных слоев и слоев стенки микроспорангия; на детали 1 теки пыльника расположены вертикально, а не горизонтально; 2a, 5a – схемы пыльника; 5, 6 – стенка микроспорангия перед мейозом, образование 2-слойного тапетума. a c – археспориальная клетка, i c mc – инициальные клетки микроспорангия, i i w mc – инициали проксимальной (внутренней) части микроспорангия, i t – внутренний тапетум, l i w mc – инициали латеральной части стенки микроспорангия, o t – наружный тапетум, p l – париетальный слой, s c – спорогенная клетка, s t – спорогенная ткань. Масштабные линейки, мкм: 1-4-10, 2a, 5a – 50.

Fig. 2. Anther formation during premeiotic period of development in Sedum kamtschaticum (transverse sections).

I-4 – early stages of microsporangium wall formation, arising of unite layer around sporogenous cells, differentiation of inner and outer tapetum, parietal layers, and those of microsporangium wall; on detail 1, the anther thecae are oriented vertically rather than horizontally; 2a, 5a – anther schemes; 5, 6 – microsporangium wall before meiosis, formation of 2-layered tapetum. ac – archesporial cell, ic mc – initial cells of microsporangium, iiwmc – inner initials of microsporangium wall, it – inner tapetum, liwmc – lateral initials of microsporangium wall, ot – outer tapetum, pl – parietal layer, sc – sporogenous cell. Scale bars,  $\mu$ m: I-4-10, 2a, 5a – 50.

ральные субэпидермальные инициальные клетки за счет делений образуют латеральные части стенки микроспорангия (рис. 1, *3*, *4*; 2, *1*, *2*; табл. IV, *1*, *2*). В результате периклинальных делений археспориальных клеток возникают наружный (париетальные клетки) и внутренний (спорогенные клетки) слои.

Клетки париетального слоя делятся периклинально и антиклинально, в результате чего образуются слои, входящие в состав дистальной части стенки микроспорангиев (рис. 1, 4–6; 2, 3–6; табл. IV, 3–5). Периклинальные деления происходят в определенной последовательности. После деления клеток исходного париетального слоя

Таблина II 3 1.1 5

Таблица II. Строение андроцея и пыльника у Sedum kamtschaticum (поперечные срезы).

*I* – виден наружный круг тычинок, окруженный венчиком и чашечкой; *2*–*4* – пыльники во время разрушения перегородок в теках; *5* – вокруг проводящего пучка связника пыльника формируются клетки с фиброзными утолщениями и танинами; *6* – нижняя часть пыльника, в которой клетки субэпидермального слоя с абаксиальной стороны дифференцируются по типу эндотеция. Масштабные линейки, мкм: *I* – 100, *2*, *4*, *5* – 10, *3*, *6* – 20.

Plate II. Androecium and anther structure in Sedum kamtschaticum (transverse sections).

I – circle of outer stamens surrounded by corolla and calyx is seen; 2-4 – stamens at destruction of partitions in thecae; 5 – cells with fibrous thickenings and tannins are differentiating around vascular bundle of anther connective; 6 – lower part of the anther where the subepidermal cells from abaxial side are differentiating like endothecium. Scale bars:  $\mu$ m: 1 - 100, 2, 4, 5 - 10, 3, 6 - 20.

образуются два слоя, участие которых различно в дальнейшем строении стенки микроспорангия (рис. 1, 6; IV, 3). Клетки внутреннего париетального слоя становятся тапетумом, тогда как клетки наружного слоя — эндотецием и средним слоем (рис. 2, 4-6; 3, 1; табл. IV, 4, 5). Таким образом, завершается первая стадия формирования стенки микроспорангия — возникновение и дифференциация ее первичных слоев (от археспория до спорогенной ткани). Вторая стадия — формирование стенки микроспорангия (микроспороциты перед мейозом или в начале мейоза). Сформированная стенка микроспорангия у исследованных видов состоит из четырех слоев клеток — эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума. У обоих видов отмечено 2-слойное строение тапетума с латеральных и внутренней частей микроспорангия. У *S. palmeri* 2-слойный тапетум может быть и на внешней стороне. У *S. kamtschaticum* с дорсальной стороны, где слои стенки спорангия имеют париетальное



Таблица III. Строение цветка и тычинок у Sedum palmeri.

*I* – цветки и бутоны на различных стадиях развития; *2* – виден наружный круг тычинок, окруженный венчиком и чашечкой; 3-6 – строение тычинки: перед вскрыванием (*3*, *4*) и во время вскрывания (*5*, *6*) пыльников (2-5 – поперечные и 6 – продольный срезы). Масштабные линейки, мкм: *1* – 150, *2*, 6 – 100, 3-5 – 20. **Plate III.** Structure of flower and stamens in *Sedum palmeri*.

1- flowers and flower buds at different stages of development; 2- circle of outer stamens surrounded by corolla and calyx is seen; 3-6- stamen structure: before dehiscence (3, 4), during dehiscence of anthers (5, 6) (2-5- transverse and 6- longitudinal sections). Scale bars,  $\mu$ m: 1-150, 2, 6-100, 3-5-20.

происхождение, делятся не клетки тапетума, а клетки эндотеция и среднего слоя. В таком случае стенка микроспорангия становится нерегулярно 5–6-слойной (рис. 2, 6; 3, 1; табл. IV, 4, 5).

Третья стадия — преобразование слоев стенки микроспорангия (образование тетрад микроспор и созревание пыльцевых зерен). Рассмотрим более подробно характеристику каждого слоя стенки микроспорангия во время второй и третьей стадий развития. На стадии микроспороцитов клетки эпидермального слоя линзовидные, с крупным ядром и плотной цитоплазмой. Затем они принимают прямоугольную форму с закругленными углами. Их наружные тангентальные стенки слегка выпуклые, а внутренние — вогнутые. На наружной тангентальной стенке откладывается эпикутикулярный воск в виде складок (табл. IV, 6). Клетки эпидермы становятся сильно вакуолизированными. 2–3 клетки этого слоя в области стомиума от-



Таблица IV. Формирование пыльника у Sedum palmeri (поперечные срезы).

*1, 2* – бугорок пыльника; *3*–*5* – начальные стадии формирования стенки микроспорангия; *6* – микроспорангий на стадии одиночных микроспор. Масштабная линейка, мкм – 10.

Plate IV. Anther formation in *Sedum palmeri* (transverse sections).

*1*, 2 – anther primordium; 3-5 – early stages of microsporangium wall formation; 6 – microsporangium at the stage of separate microspores. Scale bar,  $\mu$ m – 10.

личаются меньшими размерами. У S. kamtschatiсит полости эпидермальных клеток, за исключением тех, которые формируют стомиум, содержат танины (рис. 2, 6; 4, 1, 1a; табл. II, 1-4). Отложение этих веществ начинается в средней части каждого микроспорангия и постепенно переходит на края. К моменту созревания пыльника протопласты эпидермальных клеток с наружной стороны микроспорангия полностью заполняются танинами (рис. 2, 6; 4, 1, 1a; II, 1-4; III, 2). В некоторых клетках форма отложения танинов напоминает амебоидный вид (рис. 4, 2). У S. palmeri танины выявляются в виде отдельных, порой немногочисленных, глобул и значительно позже, чем у S. kamtschaticum — начиная со стадии образования тетрад микроспор (рис. 3, 3; табл. IV, 6). У S. kamtschaticum танины накапливаются не только в эпидерме, но и в клетках обкладки проводящего пучка связника (рис. 2, *5a*; 4, *1a*; табл. II, *1*–5).

Клетки эндотеция, первоначально вытянутые в тангентальном направлении, постепенно увеличиваются в радиальном направлении. У S. kamtschatiсит этот процесс становится особенно заметным после стадии тетрад микроспор (рис. 4, 2, 3), тогда как у S. palmeri – лишь в период созревания пыльцевых зерен (рис. 3, 2-4). Стенки клеток эндотеция к моменту созревания пыльника приобретают фиброзные утолщения (рис. 3, 4; 4, 4; табл. II, 2-4; III, 3, 4). Только 3-4 клетки эндотеция, входящие в состав стомиума, остаются небольших размеров и без фиброзных утолщений (табл. II, 2-4; IV, 6). Особый случай представляет образование кольцевидного фиброзного слоя с внутренней стороны связника в нижней области, где нет срастания пыльника и тычиночной нити (табл. II, 6; III, 4), при этом хорошо видно, что у S. palmeri внутреннее кольцо контактирует с наружным слоем эндотеция. Клетки, соединяющие наруж-



**Рис. 3.** Сформированная стенка микроспорангия и развитие пыльника в постмейотический период у *Sedum palmeri* (поперечные срезы).

1 - стенка микроспорангия перед мейозом, 1a - схема пыльника, 2 - стенка микроспорангия на стадии одиночных микроспор, 3, 4 - стенка микроспорангия в период образования пыльцевого зерна. en - эндотеций, ep - эпидермис,  $ft - \phi$ иброзные утолщения, it - внутренний тапетум, ml - средний слой, ms - микроспора, ot - наружный тапетум, pg - пыльцевое зерно, st - спорогенная ткань, t - тапетум. Масштабные линейки, мкм: 1-4-10, 1a-100. **Fig. 3.** Formed microsporangium wall and anther development during postmeiotic period in *Sedum palmeri* (transverse sections). 1 - microsporangium wall before meiosis, 1a - anther scheme, 2 - microsporangium wall at the stage of separate microspores, 3, 4 - microsporangium wall during maturation of pollen grains. en - endothecium, ep - epidermis, ft - fibrous thicken-

ный и внутренний эндотеций, располагаются тяжами и имеют фиброзные утолщения.

Средний слой состоит из небольших узких клеток (рис. 3, 1; 4, 1). В ходе развития они постепенно вытягиваются в тангентальном направлении, и к моменту формирования пыльцевых зерен их остатки представлены в виде узкого темноокрашенного слоя (рис. 3, 2-4; 4, 2-4). В некоторых пыльниках клетки сохраняются вплоть до вскрывания тек. Обычно такие клетки, бедные цитоплазмой, обнаруживаются со стороны связника.

**Тапетум** у изученных видов одного и того же типа. Он является секреторным. Как уже было отмечено, у обоих видов выявляется 2-слойное строение тапетума с латеральных и внутренней частей микроспорангия. У *S. palmeri* 2-слойный тапетум может быть и с наружной стороны (рис. 2, 6; 3, 1; табл. IV, 4, 5). Клетки тапетума, как правило, одноядерные, у *S. palmeri*, чаще с латеральных сторон микроспорангия, наблюдали 2-ядерные клетки (рис. 4, 2).

У изученных видов тапетум в премейотическом и мейотическом периодах характеризуется

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 105 № 11 2020

клеточной структурой. Однако уже на стадии одиночных микроспор стенки между клетками тапетума начинают разрушаться (рис. 3, 2; 4, 2). Следует отметить, что процесс исчезновения клеточных стенок сопровождается у S. kamtschaticum выпячиванием образующихся протопластов внутрь полости микроспорангия (рис. 4, 2, 3). У S. palmeri протопласты клеток тапетума остаются в исходном положении (рис. 3, 2, 3). У обоих видов они сохраняются по краю полости микроспорангия, где разрушаются, причем их остатки с ядрами сохраняются почти до созревания пыльника (рис. 3, 4; 4, 4). Тапетум в виде густоплазменного слоя сохраняется вплоть до объединения микроспорангиев в теках. Цитоплазма вакуолизируется, протопласты постепенно уменьшаются в размерах, а их содержимое лизирует. Таким образом, у S. kamtschaticum происходит реорганизация клеточного секреторного тапетума в амебоидный, а у S. palmeri тапетум развивается без реорганизации, согласно представлениям О.П. Камелиной (Kamelina, 1981, 1994, 2002).



**Рис. 4.** Сформированная стенка микроспорангия и развитие пыльника в постмейотический период у *Sedum kamtschaticum* (поперечные срезы).

1 – стенка микроспорангия в начале мейоза, 1a – схема пыльника, 2, 3 – стенка микроспорангия на стадии микроспор, 4 – стенка микроспорангия в период образования пыльцевого зерна. en – эндотеций, ep – эпидермис, ft – фиброзные утолщения, it – внутренний тапетум, ml – средний слой, ms – микроспора, ot – наружный тапетум, pg – пыльцевое зерно, t – тапетум. Масштабные линейки, мкм: 1-4-10, 1a-50.

Fig. 4. Formed microsporangium wall and anther development during postmeiotic period in *Sedum kamtschaticum* (transverse sections).

l – microsporangium wall before meiosis, la – anther scheme, 2, 3 – microsporangium wall at the stage of microspores, 4 – microsporangium wall during maturation of pollen grains. en – endothecium, ep – epidermis, ft – fibrous thickenings, it – inner tapetum, m l – middle layer, ms – microspore, ot – outer tapetum, pg – pollen grain, t – tapetum. Scale bars,  $\mu$ m: l–4 – 10, la – 50.

Вскрываются пыльники продольными щелями, латрорзно. Сначала разрушается перегородка между смежными гнездами (табл. II, 2-4; III, 3, 4). Этому предшествует появление фиброзных утолщений в эндотеции и образование небольшой полости в результате разрастания и вакуолизации клеток стенки связника под стомиумом. У *S. kamtschaticum* эти полости формируются на месте специфических клеток, заполненных гомогенным веществом (табл. V, 2, 3). После разрушения перегородок в теках в области вскрывания происходит разрушение мелких клеток стомиума (табл. II, 2-4; III, 3-5).

Микроспорогенез. Спорогенная ткань многослойная и располагается 8—10 тяжами клеток (рис. 2, 5; 3, 1). Одновременно с развитием стенки в каждом микроспорангии увеличивается число спорогенных клеток и после завершения делений формируются микроспороциты (рис. 2, 6; 4, 1). В результате мейоза и последующих процессов цитокинеза (микроспорогенез симультанный) образуются тетраэдральные, реже изобилатеральные тетрады микроспор. Каждая микроспора и тетрада в целом окружены каллозой, которая постепенно резорбируется, а тетрады распадаются на отдельные микроспоры. Вскоре микроспоры делятся и формируются 2-клеточные пыльцевые зерна (рис. 3, 2-4; 4, 2-4; табл. V, 1-4).

Зрелые пыльцевые зерна мелкие, овально-продолговатые, 3-орово-поровые, 3- реже 4-борозд-



Таблица V. Строение микроспорангия у Sedum kamtschaticum.

I-4 – стенка микроспорангия на разных стадиях развития пыльника (поперечные срезы): тетрад микроспор (*I*), зрелых пыльцевых зерен (*4*), в области разрушения перегородки в теке (*2*, *3*); *5*, *6* – строение пыльцевых зерен и их поверхности. Масштабные линейки, мкм: I-4 - 10, 5 - 5, 6 - 1.

Plate V. Microsporangium structure in *Sedum kamtschaticum*.

I-4 -microsporangium wall at different stages of anther development (transverse sections): tetrads of microspores (1), mature pollen grains (4), in the region of partition destruction in theca (2, 3); 5, 6 – pollen grain structure and surface. Scale bars,  $\mu$ m: I-4-10, 5-5, 6-1.

ные (табл. V, 5; VI, 1-3). Скульптура пыльцевого зерна струйчатая (табл. V, 6; VI, 4). Размеры нормальных и стерильных пыльцевых зерен различаются у исследованных видов. Стерильные пыльцевые зерна меньшего размера, бедны цитоплазмой и часто деформированы (табл. 1).

# ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые изучены морфогенез андроцея, микроспорогенез, развитие и строение стенки пыльника и пыльцевого зерна у *Sedum kamtschaticum* и *S. palmeri*. Полученные нами данные дополняют эмбриологическую характеристику сем. Crassula-

## АНИСИМОВА

Параметры пыльцевого зерна, мкм Dimensions, µm	Kaтегория пыльцевых зерен Category of pollen grains	Sedum kamtschaticum	Sedum palmeri
Длина Lengh	Нормальные Normal	$20.4\pm0.53$	$26.0\pm0.41$
	Стерильные Sterile	$14.1 \pm 0.42$	$14.9\pm0.55$
Ширина Width	Нормальные Normal	$10.9\pm0.22$	$13.4\pm0.21$
	Стерильные Sterile	$9.9\pm0.34$	$9.2\pm0.32$

**Таблица 1.** Размеры зрелых пыльцевых зерен *Sedum kamtschaticum* и *S. palmeri* **Table 1.** Dimensions of mature pollen grains in *Sedum kamtschaticum* and *S. palmeri* 

ceae (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009; Anisimova, 2011, 2012, 2013, 2014, 2016).

Кроме того, нам удалось проследить самые ранние стадии развития микроспорангия еще до дифференциации археспория. Обычно при типизации стенки микроспорангия последовательность возникновения ее слоев характеризуют только с наружной стороны, начиная с момента дифференциации археспория (Davis, 1966). Многие авторы полагают, что археспорий исходно возникает в субэпидерме, а слои внутренней и латеральных частей стенки микроспорангия образуются из меристемы связника (Periasamy, Swamy, 1966; Bhandari, 1968). Есть и другие точки зрения. У *Coleus scutellarioides* (L.) Benth. и *Berberis vulgaris* L. тапетум с наружной стороны формируется из париетальных клеток, а с внутренней — из клеток, прилегающих к вторичному археспорию (Budell,



**Таблица VI.** Строение пыльцевых зерен у *Sedum palmeri*. 1-3 – вид пыльцевых зерен; 4 – поверхность пыльцевого зерна. Масштабные линейки, мкм: 1 - 20, 2 - 10, 3 - 5, 4 - 1. **Plate VI.** Structure of pollen grains in *Sedum palmeri*. 1-3 – view of pollen grains; 4 – surface of pollen grain. Scale bars, µm: 1 - 20, 2 - 10, 3 - 5, 4 - 1.

1964). Почти также объясняют возникновение тапетума у Helianthus ciliaris DC. и H. tuberosus L. Авторы считают. что с внутренней стороны слои стенки микроспорангия формируются из париетального слоя, располагающегося под спорогенными клетками (Babro, Voronova, 2018). Другие исследователи описывают деление инициальной клетки в субэпидермальном слое микроспорангия, приводящее к образованию археспориальной и лежащей под ней париетальной клеток. Деление археспориальной клетки приводит к формированию над ней также париетальной клетки, а в дальнейшем париетального слоя, из которого и образуется стенка микроспорангия с наружной стороны (Torshilova, Batygina, 2005). По мнению ряда авторов (Carniel, 1961; Batygina et al., 1963; Bhandari, Khosla, 1982), вся стенка микроспорангия, в частности тапетум, имеет париетальное происхождение. К подобному заключению пришли исследователи, проведя анализ данных по развитию пыльника, преимущественно Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. из сем. Brassicaceae (Scott et al., 2004). В каждом микроспорангии возникают археспориальные клетки, при делении которых образуются первичные париетальные клетки (наружу) и первичные спорогенные клетки (внутрь). Первичные спорогенные клетки делятся и преобразуются в мейоциты, в то время как первичные париетальные клетки делятся периклинально, отделяя наружу эндотеций, а внутрь вторичные париетальные клетки. Последние делятся вновь, образуя средний слой и тапетум. На основании генов, вовлеченных в первые стадии развития, авторы предложили модель развития микроспорангия, главную организующую роль в котором занимают спорогенные клетки. Первичные спорогенные клетки и их производные (вторичные спорогенные клетки) создают вокруг себя ралиальные поля и заставляют окружающие клетки делиться периклинально, независимо от их происхождения, т.е. как собственно первичные и вторичные париетальные клетки, так и любые смежные клетки.

Обсуждая данные по развитию пыльника (Scott et al., 2004), необходимо отметить, что авторы анализируют только один тип формирования стенки микроспорангия – тип однодольных (Davis, 1966). Кроме того, для многих растений было показано, что тапетум с внутренней стороны микроспорангия возникает раньше, чем наружный тапетум и характеризуется иным строением (Shamrov et al., 2019). У исследованных нами видов отмечено 2-слойное строение тапетума с латеральных и внутренней частей микроспорангия, у S. palmeri 2-слойный тапетум может быть и с наружной стороны. У S. kamtschaticum с дорсальной стороны, где слои стенки спорангия имеют париетальное происхождение, делятся не клетки тапетума, а клетки эндотеция и среднего слоя. Таким образом, даже с привлечением генетических данных вопрос о происхождении слоев латеральных и внутренней частей стенки микроспорангия остается нерешенным.

Мы подтвердили точку зрения И.И. Шамрова (Shamrov, 2008; Shamrov et al., 2019), согласно которой в субэпидермальном слое каждого микроспорангия развивающегося пыльника лифференцируется группа инициальных клеток (центральная и латеральные), которые образуют как слои стенки микроспорангия, так и сам археспорий. а затем париетальные и спорогенные клетки. Сначала после периклинального деления центральной субэпидермальной клетки наружу отделяется археспориальная клетка, а внутрь клетка, из которой формируется проксимальная (ближайшая к связнику) часть стенки микроспорангия. Латеральные субэпидермальные инициальные клетки за счет делений образуют латеральные части стенки микроспорангия. В результате периклинальных делений археспориальных клеток возникают наружный (париетальные клетки) и внутренний (спорогенные клетки) слои. Клетки париетального слоя делятся периклинально и антиклинально, в результате чего образуются слои, входящие в состав дистальной части стенки микроспорангиев.

Также получили подтверждение представления о формировании стенки микроспорангия из клеток париетального слоя с наружной стороны (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009) по типу двудольных (Davis, 1966) или центробежному типу (Teryokhin et al., 2002).

Исследование позволило выявить сходство и различия в развитии и строении пыльника и пыльцевого зерна у изученных видов S. kamtschaticum и S. palmeri. Черты сходства: 4-гнездный пыльник, стенка микроспорангия с дистальной стороны формируется по типу двудольных, сформированная стенка микроспорангия (перед мейозом и в начале мейоза) состоит из четырех слоев клеток (эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума), микроспорогенез – симультанный, тетрады микроспор – преимущественно тетраэдральные, пыльцевое зерно – 2-клеточное. У обоих видов отмечено 2-слойное строение тапетума в латеральных и внутренней частях микроспорангия. У S. palmeri 2-слойный тапетум может быть и с наружной стороны. У S. kamtschaticum с дорсальной стороны, где слои стенки спорангия имеют париетальное происхождение, делятся не клетки тапетума, а клетки эндотеция и среднего слоя. В таком случае стенка микроспорангия становится нерегулярно 5-6-слойной.

Различия между видами касаются, прежде всего, особенностей строения эпидермы и эндотеция. Уже на стадии микроспороцитов полости эпидермальных клеток у *S. kamtschaticum*, за исключением тех, которые формируют стомиум, содержат танины. К моменту созревания пыльника протопласты эпидермальных клеток с наружной

стороны микроспорангия полностью заполняются танинами. У S. palmeri танины выявляются в виде отдельных, порой немногочисленных, глобул и значительно позже, чем v S. kamtschaticum – начиная со стадии образования тетрад микроспор. У S. kamtschaticum танины накапливаются не только в эпидерме, но и в клетках обкладки проводящего пучка связника. Накопление танинов в клетках эпидермы ранее было обнаружено у других видов рода Sedum, причем у S. maximum (L.) Suter (Nikiticheva, 1985), как и у изученного нами S. kamtschaticum (полное заполнение протопластов), a y S. hispanicum L. (Nikiticheva, 1985), как y S. palmeri (в виде немногочисленных глобул). Следует отметить, что у Kalanchoe laxiflora, K. tubiflora и K. rosei танины накапливались лишь в некоторых клетках эндотеция и не были выявлены в клетках эпидермы. У К. nyikae танины обнаружены как в клетках эпидермы, так и в клетках эндотеция (Anisimova, 2016).

Некоторые различия затрагивают временные характеристики специализации клеток эндотеция. Эти клетки сначала удлиняются в тангентальном направлении. Постепенно возрастает протяженность радиальных стенок. что приводит к увеличению размеров клеток эндотеция. У S. kamtschaticum этот процесс становится особенно заметным после стадии тетрад микроспор, тогда как у S. palmeri – лишь в период созревания пыльцевых зерен. Хотя тапетум у обоих видов клеточный секреторный, особенности его реорганизации в постмейотический период различаются: у S. kamtschaticum происходит его реорганизация в амебоидный, а у S. palmeri тапетум развивается без реорганизации, согласно представлениям О.П. Камелиной (Kamelina, 1981, 1994, 2002).

К этому следует добавить, что кажушееся противоречие между секреторным и амебоидным тапетумом обусловлено исторически. Впервые 2 типа тапетума (секреторный и амебоидный) были предложены Goebel (1905). В секреторном тапетуме клетки сохраняются, а в амебоидном типе стенки клеток разрушаются, и протопласты сливаются, формируя ценоцитный плазмодий. Ряд авторов вместо амебоидного предлагают различать периплазмодиальный тип (Tischler, 1915; Claussen, 1927; Echlin, 1971). Некоторые авторы предлагают называть секреторный тапетум париетальным, а периплазмодиальный – амебоидным (Pacini, 2010). Камелина (Kamelina, 1981, 1994) различает два типа тапетума: клеточный (секреторный) и периплазмодиальный. Применительно к клеточному тапетуму для отражения многообразия его форм введено понятие "реорганизация тапетума". Последнее означает структурнофункциональную перестройку клеточного тапетума, происходящую в начале постмейотического периода развития пыльника. На основании особенностей реорганизации выделены 4 формы клеточного тапетума. 3 формы характеризуются

тем, что протопласты, как правило, не объединяются и остаются в пристенном положении: амебоидный – протопласты разрастаются, но при этом не объединяются; окаймляющий симпласт отлельные протопласты объелиняются, оставаясь в пристенном слое; тапетальная ткань – сначала все происходит как при амебоидной форме, но затем образуются вторичные оболочки и тапетум снова становится клеточным. Четвертая форма, названная ложным периплазмодием (Kamelina, 1981), затем была переименована в синцитий, как у Pacini (2010) – протопласты тапетума объединяются и заполняют все пространство полости. Следует отметить, что периплазмодиальный тапетум, по Камелиной (Kamelina, 1994), характеризуется формированием ценоцитной структуры в течение премейотического и мейотического периодов развития пыльника. Следовательно, различие между секреторным и амебоидным тапетумом является несущественным и эти формы следует рассматривать в рамках одного типа.

Таким образом, данные проведенных нами сравнительно-эмбриологических и морфологоанатомических исслелований могут оказаться полезными для понимания эволюции структурных признаков пыльника рода Sedum и сем. Crassulaсеае в целом. Ранее в литературе обсуждались также черты сходства и различия как между видами рода *Sedum*, так и с представителями других родов сем. Crassulaceae. Так, данные по морфолого-анатомической характеристике семян учитывались при оценке некоторых видов подсем. Sedoideae (Koldaeva, Gontcharova, 2005). Однако вопросы использования указанных признаков определяются не только слабой изученностью большинства толстянковых, но и неоднозначностью трактовки полученных молекулярно-генетических данных и их значительным несоответствием классическим системам родов, в том числе Sedum, и сем. Crassulaceae в целом. Молекулярные данные убедительно продемонстрировали полифилетическую природу рода Sedum с распределением его видов между четырьмя основными кладами филогенетического древа толстянковых (Gontcharova, Gontcharov, 2009; Mort et al., 2010). ΜИ В результате анализа нуклеотидных последовательностей ядерного и хлоропластного маркеров показано, что виды рода Sedum s. str. распределены между всеми кладами филогенетических деревьев, представляющими 3 трибы толстянковых. Большинство видов Sedum относятся к трибе Sedeae и расположены между кластером Leucosedum и кладой Acre (в последнюю помещен изученный нами вид S. palmeri). Все это отражает сборную природу рода и неадекватность концепции его системы (Nikulin, 2017). К сожалению, S. kamtschaticum не был изучен автором и потому не включен в молекулярный анализ. Однако panee (Ham, 1995) *Phedicus kamtschaticus* (Fisch.) t'Hart, определенный позднее как синоним S. kamtschaticum, был отнесен к другой кладе Telephium. Таким образом, изученные нами виды Sedum, вероятно, принадлежат к разным кладам и им присущи некоторые черты различия, главным образом, временные характеристики специализации клеток стенки микроспорангия.

Наше исследование подтвердило результаты других авторов о поразительном однообразии и стабильности признаков морфологии пыльцы (Hart, 1974; Sin et al., 2002; Gontcharova, 2006). Подробно были изучены 22 вида из 5 родов подсемейства Sedoideae, среди которых 3 вида из рода Sedum (Grigorieva, Britski, 2001). Пыльцевые зерна исследованных видов однотипны, при этом роды по пыльце различить не удалось. Как и у изученных нами видов, пыльцевые зерна 3-борозднооровые. Очень редко встречаются одиночные пыльцевые зерна с одной опоясывающей бороздой или 4-бороздно-оровые. Несмотря на палиноморфологическую однотипность исследованных родов, некоторые виды хорошо отличаются по пыльце. Очень оригинальной является пыльца у Sedum pentapetalum, имеющая характерную "Н"-образную эндоапертуру.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено по теме государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме № АААА-А18-118051590112-8 "Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации".

Автор благодарен Л.А. Карцевой, Е.Д. Петровой, Е.Л. Романовой, А.А. Бабро и И.И. Шамрову за ценные советы и помощь при выполнении работы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2011. Репродуктивное состояние *Kalanchoe tubiflora* (Harv.) Нате в коллекции БИН РАН. – Материалы V Международной научной конференции "Биологическое разнообразие. Интродукция растений". 15–17 ноября 2011. СПб. С. 75–77.
- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2012. Репродуктивное состояние *Kalanchoe rosei* (Crassulaceae) в условиях интродукции. — Материалы IV Международной школы для молодых ученых "Эмбриология, генетика и биотехнология". 3–9 декабря 2012. Пермь. С. 5–7.
- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2013. Репродуктивное состояние *Kalanchoe laxiflora* Baker (Crassulaceae) в условиях интродукции. – Труды XIII Съезда Русского ботанического общества. 16–22 сентября 2013. Т. 1. Тольятти. С. 7–8.
- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2014. Развитие и строение пыльника у Kalanchoe laxiflora и K. tubiflora (Crassulaceae) в условиях интродукции. – Труды международной научной конференции "Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Бо-

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 105 № 11 2020

танического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук)". СПб. С. 8–12.

- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2016. Строение пыльника, микроспорогенез и пыльцевое зерно у *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). – Бот. журн. 101 (12): 1378–1389.
- [Babro, Voronova] Бабро А.А., Воронова О.Н. 2018. Развитие мужских репродуктивных структур у *Helianthus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae). – Бот. журн. 103 (9): 1093–1108. https://doi.org/10.7868/S0006813618090028
- [Batygina et al.] Батыгина Т.Б., Терехин Э.С., Алимова Г.К., Яковлев М.С. 1963. Генезис мужских спорангиев Gramineae и Ericaceae. – Бот. журн. 48 (8): 1108–1120.
- Bhandari N.N. 1968. Studies in the family Ranunculaceae. X. Embryology of *Anemone* L. – Phytomorphology. 18: 487–497.
- Bhandari N.N., Khosla R. 1982. Development and histochemistry of anther in *Triticale* cv. Tri-1. I. Some new aspects in early ontogeny. – Phytomorphology. 32 (1): 18–27.
- Budell B. 1964. Untersuchungen der Antherenentwicklung einiger Blütenpflanzen. – Zeitschr. Bot. 52 (1): 1–28.
- [Byalt] Бялт В.В. 2018. Биоразнообразие, систематика и география толстянковых (Crassulaceae) в Евразии. – Труды XIV Съезда Русского ботанического общества. Махачкала, 18–23 июня 2018. Т. 1. С. 20–23.
- Calie P.J. 1981. Systematic studies in *Sedum* section Ternata (Crassulaceae). Brittonia. 33 (4): 498–507.
- Carniel K. 1961. Das Antherentapetum von Zea mays. Ősterr. Bot. Zeit. 108 (1): 89–96.
- Claussen P. 1927. Über das Verhalten des Antherentapetum bei einiger Monokotylen und Ranales. – Bot. Archiv Kőnigsberg. 18 (1–3): 1–27.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of angiosperms. New York. 528 p.
- Echlin P. 1971. The role of the tapetum in microsporogenesis of angiosperms. – In: Pollen development and physiology. London. P. 41–62.
- Goebel K. 1905. Organography of plants. London. Vol. 2. 707 p.
- [Gontcharova] Гончарова С.Б. 2000. О таксономии представителей подсемейства Sedoideae (Crassulaceae) российского Дальнего Востока. 1. Роды *Hylotelephium* и *Aizopsis.* – Бот. журн. 85 (5): 121–128.
- [Gontcharova] Гончарова С.Б. 2006. Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры Российского Дальнего Востока. Владивосток. 222 с.
- [Gontcharova, Gontcharov] Гончарова С.Б., Гончаров А.А. 2009. Молекулярная филогения и систематика цветковых растений семейства Толстянковых (Crassulaceae DC.). Молекулярная биология. 43 (5): 856–865.
- [Grigorieva, Britski] Григорьева В.В., Брицкий Д.А. 2001. Морфология пыльцы представителей подсемейства Sedoideae (Crassulaceae). – Проблемы современной палинологии. Материалы XIII Российской палинологической конференции. Т. 1. Сыктывкар. С. 22–25.

- Ham R.C.H.J. van. 1995. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation. – In: Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden. P. 16–29.
- Hart H. 1974. The pollen morphology of 24 species of the genus *Sedum* L. Pollen et Spores. 16 (4): 373–387.
- [Kamelina] Камелина О.П. 1981. Пыльник. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Winteraceae-Juglandaceae. Л. С. 18–21.
- [Kamelina] Камелина О.П. 1994. Новый подход к классификации типов тапетума. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 1. С. 56–60.
- Kamelina O.P. 2002. New approach to the classification of tapetum types. In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH), USA, Plymouth, UK. Vol. 1. P. 28–32.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- [Koldaeva, Gontcharova] Колдаева М.Н., Гончарова С.Б. 2005. Морфолого-анатомическая характеристика семян некоторых представителей Sedoideae Berger (Crassulaceae DC.) флоры Российского Дальнего Востока. – Бот. журн. 90 (11): 1733–1744.
- Mayuzumi S., Ohba H. 2004. The phylogenetic position of Eastern Asian Sedoideae (Crassulaceae) as inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences. – Syst. Bot. 29 (3): 587.
- Mort M.E., O'Leary T.R., Carillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle C.P. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. – Biodiversity and Ecology. 3: 69–86.
- [Nikiticheva] Никитичева З.И. 1985. Семейство Crassulaceae. – Вкн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Brunneliaceae-Tremandraceae. Л. С. 29–34.
- [Nikulin] Никулин В.Ю. 2017. Филогенетические отношения в роде *Sedum* L. (Crassulaceae J. St.-Hil.) и близких ему родах на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК: Дис. ... канд. биол. наук Владивосток. 114 с.
- Pacini E. 2010. Relationships between tapetum, loculus, and pollen during development. Int. J. Plant Sci. 171 (1): 1–11.

- [Pausheva] Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.
- Periasamy K., Swamy B.G.L. 1966. Morphology of anther tapetum in angiosperms. Curr. Sci. 35 (17): 427–431.
- [Prokopiev] Прокопьев А.С. 2008. Биологические особенности видов рода *Sedum* в природе и в условиях интродукции в лесной зоне западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 22 с.
- Scott R.J., Spielman M., Dickinson H.G. 2004. Stamen structure and function. – Plant Cell. 16 (Suppl.): S46– S60.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 356 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2015. Эмбриология и воспроизведение растений. СПб. 200 с.
- [Shamrov et al.] Шамров И.И., Анисимова Г.М., Бабро А.А. 2019. Формирование стенки микроспорангия пыльника и типизация тапетума покрытосеменных растений. – Бот. журн. 104 (7): 1001–1032.
  - https://doi.org/10.1134/S0006813619070093
- Sin J.-H., Yoo Y.-G., Park K.-R. 2002. A palynotaxonomic studies of Korean Crassulaceae. – Korean J. Electron Microscopy. 32 (4): 345–360.
- Subramanyam K. 1962. Embryology in relation to systematic botany, with particular reference to the Crassulaceae. – Plant Embryology. A Symposium. SCIR. New Delhi. P. 94–112.
- Subramanyam K. 1967. Some aspects of the embryology of *Sedum chrysanthemum* (Boissier) Raymond–Hamlet with a discussion on its systematic. Phytomorphology. 17 (1–4): 240–247.
- Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002. New approach to classifying modes of microsporangium wall formation. In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH), USA, Plymouth, UK. Vol. 1. P. 32–39.
- Tischler G. 1915. Die Periplasmodenbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke aus das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monocotylen. – Jarb. Wiss. Bot. 55 (1): 52–90.
- [Torshilova, Batygina] Торшилова А.А., Батыгина Т.Б. 2005. Развитие стенки пыльника тычиночного цветка *Dioscorea nipponica* (Dioscoreaceae). Бот. журн. 90 (8): 1208–1215.

# ANTHER DEVELOPMENT AND STRUCTURE IN SEDUM KAMTSCHATICUM AND SEDUM PALMERI (CRASSULACEAE)

#### G. M. Anisimova

Komarov Botanical Institute RAS Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia e-mail: galina0353@mail.ru

The histogenesis of stamen and anther, microsporogenesis, the development and structure of the microsporangium wall and pollen grain in *Sedum kamtschaticum* Fisch. and *S. palmeri* S. Watson were studied for the first time. Our investigation adds new data to the embryological characteristics of the Crassulaceae family. The existing point of view is confirmed, according to which a group of rows of initial cells (central one and lateral oness) is differentiated in the subepidermal layer of each microsporangium of the developing anther, to form both the layers of the microsporangium wall and the archesporium itself, and then parietal and sporogenous cells. The study revealed similarities and differences in the development and structure of the anther in the studied species. The similarities are as follows: a tetrasporangiate anther, the microsporangium wall on the distal side is formed following the dicotyledonous, or centrifugal type; the formed microsporangium wall (before and in the beginning of meiosis) consists of four cell layers (epidermis, endothecium, middle layer and tapetum); simultaneous microsporogenesis; mainly tetrahedral microspore tetrads; 2-celled, 3-colporate pollen grains. The abnormal pollen characterized by smaller size, deformation, weak cytoplasm formation and missing nucleus was found in both species.

The obtained data may be useful for understanding the evolution of anther structural characteristics of the genus *Sedum* and Crassulaceae in general. The studied species probably belong to different clades of the polyphyletic genus *Sedum*, and have some characteristic differences. Although the 2-layered structure of the tapetum from the lateral and internal parts of the microsporangium is noted in both species, the 2-layered tapetum in *S. palmeri* can also be found on the outside. In *S. kamtschaticum*, on the dorsal side, where the layers of the sporangium wall are of parietal origin, divide the cells of the endothecium and middle layer instead of the tapetum cells. Differences between the species also involve the structural features of the epidermis, endothecium and tapetum. The cavities of epidermal cells in *S. kamtschaticum* are filled with tannins, while in *S. palmeri* tannins are seen as separate globules. In *S. kamtschaticum*, the specialization of endothecium cells becomes noticeable after the stage of microspore tetrads, whereas in *S. palmeri* – only during the maturation of pollen grains. Although the tapetum in both species is cellular secretory, the features of its reorganization in the postmeiotic period are different: the tapetum in *S. kamtschaticum* is reorganized into amoeboid, and in *S. palmeri* it develops without reorganization.

Keywords: androecium, anther, microsporogenesis, development and structure of pollen grain, Crassulaceae, Sedum, S. kamtschaticum, S. palmeri

### **ACKNOWLEDGEMENTS**

The research was carried out within the framework of the institutional research project "Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, natural and artificial models of their realization" (Komarov Botanical Institute RAS, state registration No. AAAA-A18-118051590112-8).

The author is grateful to L.A. Kartseva, E.D. Petrova, E.L. Romanova, A.A. Babro, and I.I. Shamrov for valuable advice and assistance in carrying out the work.

#### REFERENCES

- Anisimova G.M. 2011. Reproductive state of *Kalanchoe tu-biflora* (Harv.) Hamet in collection of BIN RAS. Proceedings of Fifth International Scientific Conference "Biological diversity. Plant introduction". 15–17 November 2011. St. Petersburg. P. 75–77 (In Russ.).
- Anisimova G.M. 2012. Reproductive state of *Kalanchoe ro-sei* (Crassulaceae) under introduction. Proceedings of Fourth International School for the Young Scientists "Embryology, genetics and biotechnology". 3–9 December 2012. Perm. P. 5–7 (In Russ.).
- Anisimova G.M. 2013. Reproductive state of *Kalanchoe laxiflora* Baker (Crassulaceae) under introduction. –
  Proceedings of XIIIth Symposium of Russian Botanical Society. 16–22 September 2013. Vol. 1. Tol'yatti. P. 7–8 (In Russ.).
- Anisimova G.M. 2014. Anther development and structure in *Kalanchoe laxiflora* and *K. tubiflora* (Crassulaceae) under introduction. – Botanika: istoria, teoria, praktika (k 300-letiu osnovania Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova): Trudy mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii [Botany: history, theory, practices (to 300-anniversary of foundation of Komarov Botanical Institute of RAS: Proceedings of International Scientif-

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ том 105 № 11 2020

ic Conference]. 2014, St. Petersburg. P. 8–12 (In Russ.).

- Anisimova G.M. 2016. Anther structure, microsporogenesis and pollen grain in *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). – Botanicheskii zhurnal. 101 (12): 1378– 1389.
- Babro A.A., Voronova O.N. The development of male reproductive structures in wild species of sunflower Helianthus *ciliaris* and *H. tuberosus* (Asteraceae). – Botanicheskii zhurnal. 103 (9): 1093–1108 (In Russ.). https://doi.org/10.7868/S0006813618090028
- Batygina T.B., Teryokhin E.S., Alimova G.K., Yakovlev M.S. 1963. Genesis of male sporangia in the families of Gramineae and Ericaceae. – Botanicheskii zhurnal. 48 (8): 1108–1120 (In Russ.).
- Bhandari N.N. 1968. Studies in the family Ranunculaceae. X. Embryology of *Anemone* L. – Phytomorphology. 18: 487–497.
- Bhandari N.N., Khosla R. 1982. Development and histochemistry of anther in *Triticale* cv. Tri-1. I. Some new aspects in early ontogeny. – Phytomorphology. 32 (1): 18–27.
- Budell B. 1964. Untersuchungen der Antherenentwicklung einiger Blütenpflanzen. – Zeitschr. Bot. 52 (1): 1–28.
- Byalt V.V. 2018. Biodiversity, systematics and geography of Crassulaceae in Eurasia. – Proceedings of XIVth Symposium of Russian Botanical Society. Makhachkala, 18–23 June 2018. Vol. 1. P. 20–23 (In Russ.).
- Calie P.J. 1981. Systematic studies in *Sedum* section Ternata (Crassulaceae). Brittonia. 33 (4): 498–507.
- Carniel K. 1961. Das Antherentapetum von Zea mays. Ősterr. Bot. Zeit. 108 (1): 89–96.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of angiosperms. New York. 528 p.

- Echlin P. 1971. The role of the tapetum in microsporogenesis of angiosperms. – In: Pollen development and physiology. London. P. 41–62.
- Goebel K. 1905. Organography of plants. London. Vol. 2. 707 p.
- Gontcharova S.B. 2000. About taxonomy of representatives of subfamily Sedoideae (Crassulaceae) of the Russian Far East. 1. Genera *Hylotelephium* and *Aizopsis.* – Botanicheskii zhurnal. 85 (5): 121–128 (In Russ.).
- Gontcharova S.B. 2006. Subfamily Sedoideae (Crassulaceae) of flora of the Russian Far East. Vladivostok. 222 p. (In Russ.).
- Gontcharova S.B., Gontcharov A.A. 2009. Molecular phylogeny and systematics of flowering plants from family Crassulaceae DC. – Molecular Biology. 43 (5): 856– 865 (In Russ.).
- Grigorieva V.V., Britski D.A. 2001. Pollen morphology of representatives of subfamily Sedoideae (Crassulaceae). – Problems of modern palynology. Proceedings of XIIIth Russian palynological conference. Vol. 1. Syktyvkar. P. 22–25 (In Russ.).
- Ham R.C.H.J. van. 1995. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation. – In: Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden. P. 16–29.
- Hart H. 1974. The pollen morphology of 24 species of the genus *Sedum* L. Pollen and Spores. 16 (4): 373–387.
- Kamelina O.P. 1981. Anther. In: Comparative embryology of flowering plants. Winteraceae-Juglandaceae. Leningrad. P. 18–21 (In Russ.).
- Kamelina O.P. 1994. A new approach to the classification of tapetum types. – In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 1. P. 56–60 (In Russ.).
- Kamelina O.P. 2002. New approach to the classification of tapetum types. – In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH), USA, Plymouth, UK. Vol. 1. P. 28–32.
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Koldaeva M.N., Gontcharova S.B. 2005. Morphologicalanatomical characteristics of seeds in some representatives of subfamily Sedoideae Berger (Crassulaceae DC.) of flora of the Russian Far East. – Botanicheskii zhurnal. 90 (11): 1733–1744 (In Russ.).
- Mayuzumi S., Ohba H. 2004. The phylogenetic position of Eastern Asian Sedoideae (Crassulaceae) as inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences. – Syst. Bot. 29 (3): 587.
- Mort M.E., O'Leary T.R., Carillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle C.P. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. – Biodiversity and Ecology. 3: 69–86.

- Nikiticheva Z.I. 1985. Crassulaceae family. Comparative embryology of flowering plants. Brunneliaceae-Tremandraceae. Leningrad. P. 29–34 (In Russ.).
- Nikulin V.Yu. 2017. Phylogenetic connections in *Sedum* L. (Crassulaceae J. St.-Hil.) and related genera on the basis of comparison of nucleotid sequence of nuclear and chloroplast DNA: Dis. ... cand. biol. nauk. Vladivostok. 114 p. (In Russ.).
- Pacini E. 2010. Relationships between tapetum, loculus, and pollen during development. Int. J. Plant Sci. 171 (1): 1–11.
- Pausheva Z.P. 1974. Practical work on plant cytology. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Periasamy K., Swamy B.G.L. 1966. Morphology of anther tapetum in angiosperms. – Curr. Sci. 35 (17): 427–431.
- Prokopiev A.S. 2008. Biological peculiarities of *Sedum* species in nature and under introduction in forest zone of Western Syberia: Avtoref. dis. ... cand. biol. nauk. Tomsk. 22 p. (In Russ.).
- Scott R.J., Spielman M., Dickinson H.G. 2004. Stamen structure and function. – The Plant Cell. 16 (Suppl.): S46–S60.
- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 356 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2015. Embryology and plant reproduction. St. Petersburg. 200 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2019. Formation of anther microsporangium wall, and typification of tapetum in angiosperms. – Botanicheskii zhurnal. 104 (7): 1001–1032 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813619070093
- Sin J.-H., Yoo Y.-G., Park K.-R. 2002. A palynotaxonomic studies of Korean Crassulaceae. – Korean J. Electron Microscopy. 32 (4): 345–360.
- Subramanyam K. 1962. Embryology in relation to systematic botany, with particular reference to the Crassulaceae. – Plant Embryology. A Symposium. SCIR. New Delhi. P. 94–112.
- Subramanyam K. 1967. Some aspects of the embryology of *Sedum chrysanthemum* (Boissier) Raymond–Hamlet with a discussion on its systematic. Phytomorphology. 17 (1–4): 240–247.
- Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002. New approach to classifying modes of microsporangium wall formation. In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH), USA, Plymouth, UK. Vol. 1. P. 32–39.
- Tischler G. 1915. Die Periplasmodenbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke aus das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monocotylen. – Jarb. Wiss. Bot. 55 (1): 52–90.
- Torshilova A.A., Batygina T.B. 2005. The development of the male flower anther wall in *Dioscorea nipponica* (Dioscoreaceae). – Botanicheskii zhurnal. 90 (8): 1208–1215 (In Russ.).