

СООБЩЕНИЯ

РАЗВИТИЕ ПЫЛЬНИКА
У *PLATYCODON GRANDIFLORUS* (CAMPANULACEAE)

© 2020 г. Н. А. Жинкина^{1,*}, Е. Е. Евдокимова^{1,**}

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

*e-mail: nazh13@mail.ru

**e-mail: e.e.evdokimova@mail.ru

Поступила в редакцию 10.10.2019 г.

После доработки 09.01.2020 г.

Принята к публикации 14.01.2020 г.

Впервые проведено подробное исследование мужских генеративных структур, развития пыльника и пыльцевого зерна у редкого охраняемого вида *Platycodon grandiflorus*. Отмечено значительное сходство строения мужских эмбриональных структур этого вида с таковыми у других представителей сем. Campanulaceae: наличие четырехгнездного пыльника, центробежное формирование стенки гнезда пыльника, клеточный секреторный тапетум с 2–4-ядерными клетками, simultанное образование тетрад микроспор, двуклеточные пыльцевые зерна. Выявлены основные отличительные признаки, характерные для этого рода (наличие 2-клеточного пыльцевого зерна с крупной генеративной клеткой, отсутствие орбикул в тапетуме, двуслойный эндотетий, мощно развитые плацентоиды, массивный связник с многочисленными пучками, дуговидно расположенная спорогенная ткань), примитивность большинства из которых свидетельствует о древности изученного вида.

Ключевые слова: *Platycodon grandiflorus*, Campanulaceae, пыльник, микроспорогенез, пыльцевое зерно

DOI: 10.31857/S0006813620030102

Platycodon grandiflorus (Jacq.) A.DC. является единственным видом монотипного рода *Platycodon*, относящегося к семейству Campanulaceae. Его основной ареал находится в северо-восточном Китае. В нашей стране *Platycodon* произрастает в Западной Сибири, Забайкалье, при этом в ряде областей является редким и исчезающим, вследствие чего внесен в Красные Книги Амурской и Читинской областей, Благовещенска, Хабаровского и Забайкальского краев. Интродуцирован в Ботаническом саду Санкт-Петербурга, а в Ленинградской области выращивается в качестве декоративного растения. Понимание особенностей строения и размножения этого растения имеет большое значение, как для введения его в культуру, так и сохранения в местах естественного обитания. Между тем, его размножение затруднено в связи с низкой всхожестью семян, причина которой не установлена. Кроме того, изучение репродуктивных органов *Platycodon* важно для решения спорных вопросов систематики и положения этого малоизученного рода в сем. Campanulaceae. В связи с этим, целью настоящего исследования являлось изу-

чение генезиса пыльника и пыльцевого зерна у *Platycodon grandiflorus*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Цветки и бутоны на разных стадиях развития были собраны на территории Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, где этот вид произрастает в качестве интродукта. Постоянные препараты готовили по общепринятой методике (Prozina, 1960). Материал фиксировали в ФАА, после проводки через серию спирто-хлороформовых смесей различной концентрации заливали в парафин, блоки резали на микротоме Microm 325 (фирмы Carl Zeiss). Срезы 12 мкм окрашивали гематоксилином по Эрлиху, с подкраской алциановым синим и сафранином. Препараты исследовали на микроскопе AxioPlan-2 mot (Zeiss), с использованием камеры AxioCam MRc 5 (Zeiss) и программы AxioVision 4.8 (Zeiss).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Platycodon grandiflorus представляет собой травянистое многолетнее прямостоячее растение.

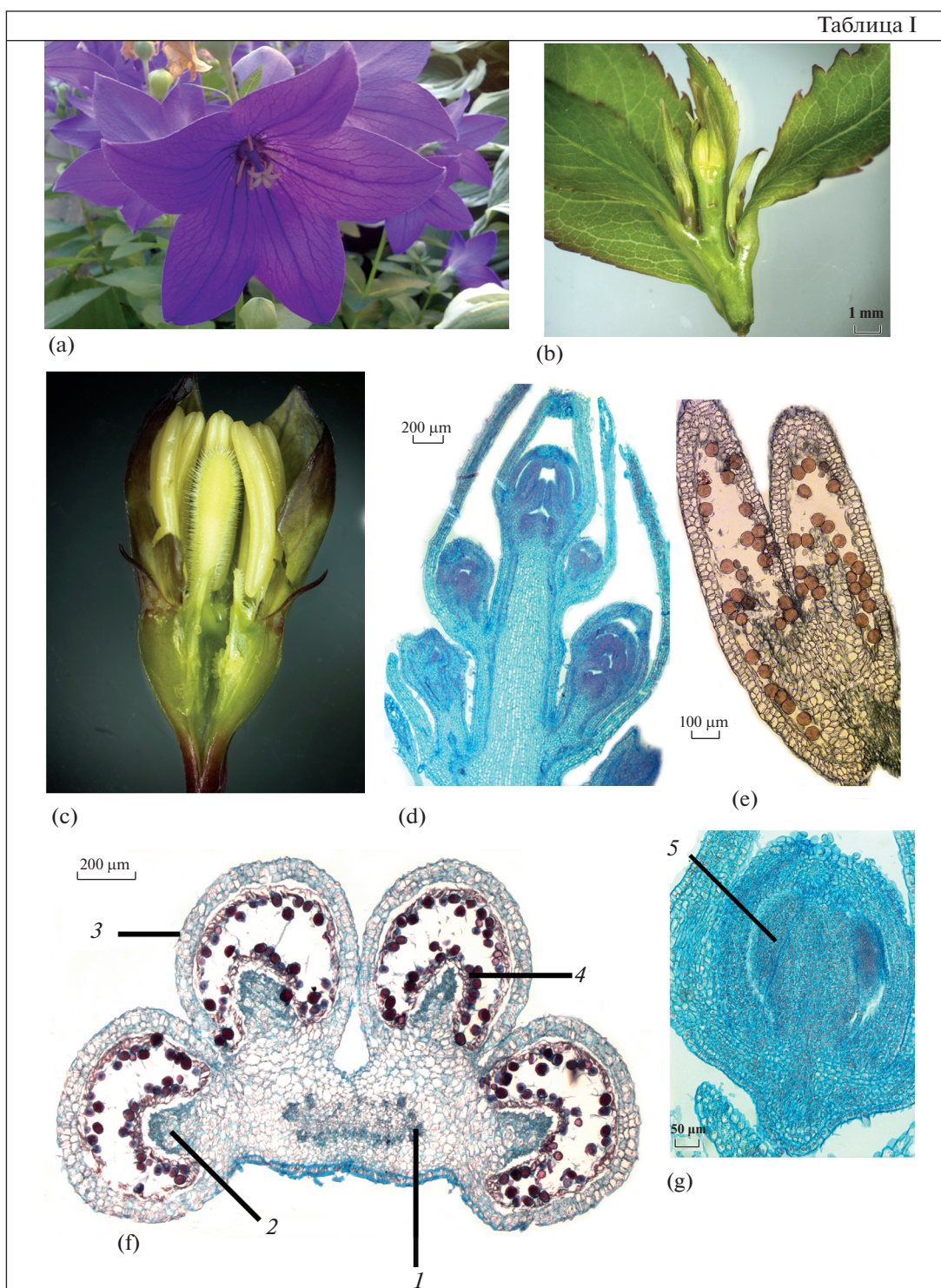


Таблица. I. Строение соцветия и цветка у *Platycodon grandiflorus*.

a – цветок, b – соцветие, c – тычинки, d – продольный срез соцветия, e – тека, состоящая из двух микроспorangиев, f – поперечный срез пыльника, g – пыльник на ранней стадии развития. 1 – связник, 2 – микроспorangий, 3 – первичная покровная ткань, 4 – пыльцевые зерна в полости пыльника, 5 – спорогенная ткань. Масштабные линейки, мкм: b – 1000; d, f – 200; e – 100; g – 50.

Plate I. Inflorescence and flower structure in *Platycodon grandiflorus*.

a – flower, b – inflorescence, c – stamens, d – longitudinal section of inflorescence, e – theca composed of two microsporangia, f – transverse section of anther, g – anther at the early stage of development. 1 – connective, 2 – microsporangium, 3 – primary covering tissue, 4 – pollen grains in the anther, 5 – sporogenous tissue. Scale bars, μm: b – 1000; d, f – 200; e – 100; g – 50.

Таблица II. Формирование стенки пыльника у *Platycodon grandiflorus*.

а — поперечный срез бутона на ранней стадии развития, b — меристематический бугорок с археспориальными клетками, с — формирование слоев стенки пыльника на раннем этапе развития, d — формирование вторичного париетального слоя, e — формирование вторичного париетального слоя и тапетума. 6 — тяж археспориальных клеток, 7 — эпидерма, 8 — вторичный париетальный слой, 9 — наружный тапетум, 10 — спорогенная ткань, 11 — внутренний тапетум, 12 — клетки меристемы плацентоида, 13 — клетки первичного париетального слоя периклиально делятся, 14 — первичный и вторичный париетальные слои. Масштабные линейки, мкм: а — 200; b — 10; c, d, e — 20.

Plate II. Anther wall formation in *Platycodon grandiflorus*.

a — transverse section of the flower bud at the early development stage, b — meristematic primordium with archesporial cells, c — formation of the anther wall layers at the early development stage, d — formation of the secondary parietal layer, e — formation of the secondary parietal layer and tapetum. 6 — archesporial cells, 7 — epidermis, 8 — secondary parietal layer; 9 — outer tapetum, 10 — sporogenous tissue, 11 — inner tapetum, 12 — meristematic cells of placentaloid, 13 — the primary parietal cells divide periclinally, 14 — primary and secondary parietal layers. Scale bars, μm : a — 200; b — 10; c, d, e — 20.

Цветок обычно одиночный, верхушечный, в некоторых случаях их может быть от двух до десяти. Цветки собраны в верхушечное соцветие (табл. I, a, b, d), до 25 см длиной; цветоножки прямые. Соцветие, согласно классификации Федорова и Артюшенко (1979) — кистевидный тирс (дихазий) (табл. I, d), венчик широковоронковидный (ширококолокольчатый), синего цвета, пятилопастный (табл. I, a). Тычинок пять. Они свободные, нити треугольно расширены у основания (табл. I, c); пыльники 6.7–7.0 мм длиной. Столбик у основания утолщенный, завязь пятигнездная. Плод — прямая, яйцевидная, вверх торчащая коробочка. Семена эллиптические или яйцевидные, уплощенные, черные или темно-коричневые, блестящие, гладкие (Fedorov, 1957; Kozhevnikov, 1996; Olonova, 1996).

Пыльник у *P. grandiflorus* состоит из четырех микроспорангиев, расположенных симметрично и объединенных в две теки (табл. I, e). Связник сравнительно массивный, с плацентоидами — выростами стерильной ткани, вдающимися в каждое гнездо и обуславливающими дуговидную форму спорогенной ткани (табл. I, f).

Важное значение для формирования тетрад гаплоидных микроспор и пыльцевых зерен имеет стенка микроспорангия, в ходе развития которой происходят изменения в строении. Выделены три стадии ее формирования (Shamrov, 2015). Первая стадия — возникновение и дифференциация слоев стенки микроспорангия (от археспория до спорогенной ткани). Вторая стадия — окончательное формирование стенки микроспорангия, которая состоит из следующих слоев: эпидермы, эндотекция, среднего слоя и тапетума. Микроспороциты готовятся вступать в мейоз. Третья стадия — преобразование слоев стенки микроспорангия, формирование тетрад микроспор и созревание пыльцевых зерен (Shamrov et al., 2019).

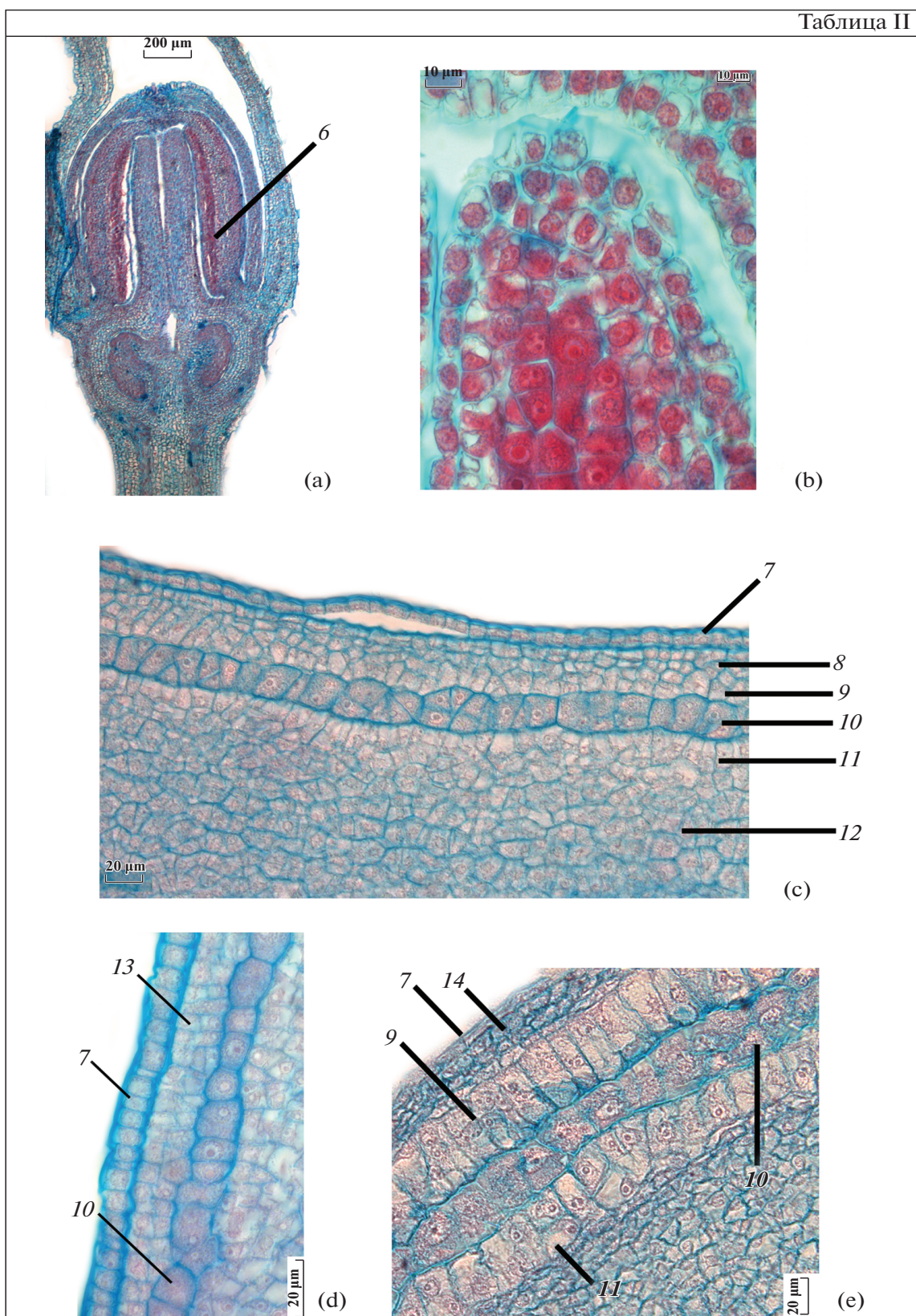
На ранних стадиях премейотического периода развития пыльника из археспория — группы клеток субэпидермального слоя лопасти пыльника — формируются спорогенная ткань и слои стенки микроспорангия. Клетки археспория отличаются

более плотной цитоплазмой и крупным ядром с ядрышком. В меристематическом бугорке выделяется тяж археспориальных клеток (табл. I, g; II, a, b), которые после ряда периклиальных делений образуют первичный париетальный и спорогенный слои (табл. II, d). Клетки первичного париетального слоя делятся также периклиально, в результате чего формируются вторичные париетальные слои.

Клетки тапетума, вероятно, происходят из вторичного париетального слоя. Они имеют таблитчатую форму, расположены в ряд и отличаются крупными размерами, большими ядрами и сильной вакуолизацией. Эти клетки непрерывно делятся, их цитоплазма окрашивается сафранином более интенсивно по сравнению с окружающими клетками. Тапетум у *P. grandiflorus* — однослойный, окружает спорогенную ткань как с дистальной стороны, так и со стороны плацентоида. Часть тапетума, прилегающую к париетальному слою, мы условно называем “наружным” тапетумом, а ту, что прилегает к меристеме плацентоида, “внутренним”. Спорогенные клетки, окруженные с дистальной и проксимальной сторон пыльника тапетумом, также интенсивно делятся (табл. II, c). В клетках тапетума хорошо различимы два ядра, также встречаются клетки с четырьмя ядрами. Это свидетельствует об интенсивном метаболизме в тапетальных клетках, так как они снабжают питательными веществами клетки спорогенной ткани и способствуют, таким образом, их преобразованию в микроспороциты.

Клетки наружного париетального слоя делятся периклиально, в результате чего формируются средний слой и эндотекция (табл. III, a). Клетки эндотекция незначительно отличаются от соседних клеток. Клетки эпидермы вытянуты вдоль поверхности микроспорангия. По мере формирования стенки пыльника они постепенно увеличиваются в размерах, немного сплющиваются и становятся более крупными по сравнению с клетками эндотекция и среднего слоя. Клетки тапетума продолжают делиться антиклинально, местами тапетум становится иррегулярно-двуслойным

Таблица II



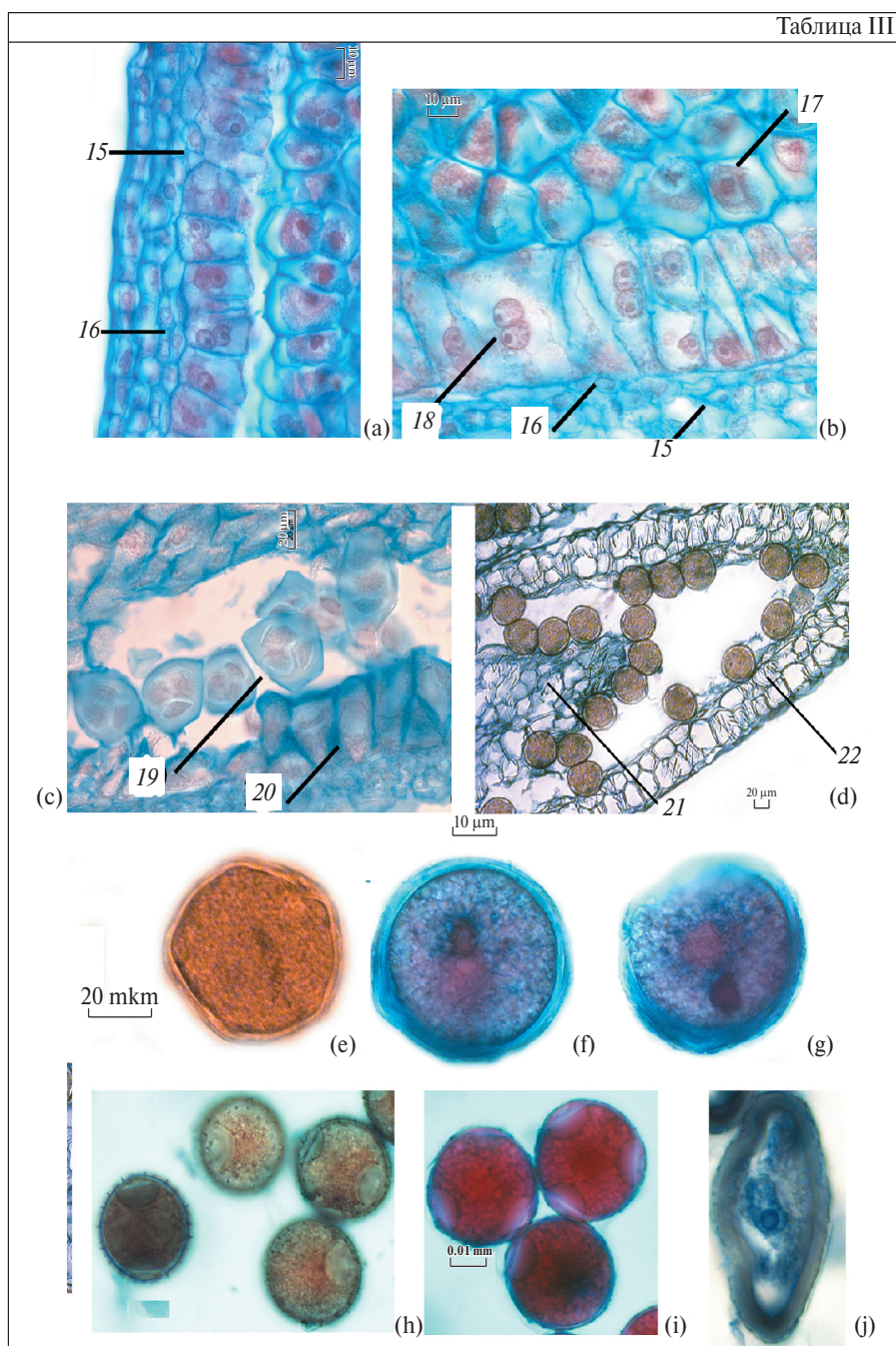


Таблица III. Строение стенки гнезда пыльника и пыльцевого зерна у *Platycodon grandiflorus*.

а – формирование среднего слоя и эндотеция, б – фрагмент стенки пыльника на стадии мейоза, с – стадия образования тетрад, d – гнездо пыльника с пыльцевыми зёрнами, е – пыльцевое зерно с генеративной клеткой линзовидной формы (временный препарат с окраской ацетокармином), f – генеративная клетка вблизи ядра вегетативной в центре пыльцевого зерна, g – генеративная клетка перемещается к периферии пыльцевого зерна, h – шипики и борозды на поверхности зрелых пыльцевых зёрен, i – зрелые пыльцевые зёрна, j – аномальное пыльцевое зерно. 15 – средний слой, 16 – эндотеций, 17 – микроспороциты, вступившие в мейоз, 18 – 2-ядерный тапетум, 19 – тетрады, 20 – клетки тапетума с признаками деградации, 21 – ткань связника, 22 – клетки стенки пыльника с фиброзными утолщениями. Масштабные линейки, мкм: а, b, f–i – 10; c–e – 20.

Plate III. Structure of anther wall and pollen grain in *Platycodon grandiflorus*.

a – formation of the middle layer and endothecium, b – fragment of anther wall at the meiosis, c – phase of tetrad formation, d – anther loculus with pollen grains, e – lenticular generative cell of in the pollen grain (temporary slide stained by acetocarmine), f – generative cell close to the nucleus of vegetative cell in the center of pollen grain, g – generative cell moves to the periphery of pollen grain, h – spinules and sulci on the surface of mature pollen grains, i – mature pollen grains, j – anomalous pollen grain. 15 – middle layer, 16 – endothecium, 17 – microsporocytes in meiosis, 18 – tapetum cells with two nuclei, 19 – tetrads, 20 – degenerating tapetal cells, 21 – connective tissue, 22 – cells of anther wall with fibrous thickenings. Scale bars, μm : a, b, f–i – 10; c–e – 20.

(табл. II, е). Наружная часть тапетума формируется раньше, чем внутренняя. Ко времени вступления микроспороцитов в мейоз формирование всех слоев завершено (табл. II, е). Клетки среднего слоя существуют непродолжительное время, во время мейоза микроспороцитов они начинают разрушаться и к началу постмейотического периода полностью дегенерируют. В мейотический период клетки эпидермы, эндотекция и среднего слоя сильно вакуолизированы. В постмейотический период в стенке пыльника клетки эпидермы, покрытые тонким слоем кутикулы, лишаются своего содержимого (табл. III, d). Клетки эндотекция в постмейотический период увеличиваются в размерах. Со стадии двухклеточных пыльцевых зерен в них образуются фиброзные утолщения, которые, как правило, расположены перпендикулярно эпидермальному слою. Также были отмечены фиброзные утолщения в некоторых клетках плацентиоидов (табл. III, d). У *P. grandiflorus* фиброзные утолщения окружают каждое гнездо пыльника. Фиброзные пояски отсутствуют на некоторых участках в местах будущего вскрывания гнезд. К моменту вскрывания пыльника ткань плацентиоида сжимается и разрушается (Zhinkina, 1995).

Тапетум секреторного типа, однослойный, гетероморфный. На ранних стадиях развития его клетки относительно мелкие, правильной формы, на протяжении мейотического периода они разрастаются, значительно увеличиваются в размерах и вытягиваются. В них происходят деления ядер, и тапетальные клетки становятся дву- и четырехъядерными (табл. III, b). Тапетум существует относительно долго. Первые признаки деградации отмечаются после стадии тетрад (табл. III, c). Клетки тапетума деформируются. Они сильно вакуолизированы, причем вакуоли в них достаточно крупные, ядра начинают дегенерировать. В постмейотический период тапетальные клетки уплощаются, сильно деформируются, их ядра окончательно дегенерируют. К моменту созревания пыльцевых зерен тапетум практически полностью исчезает (табл. III, d).

У *Platycodon* клетки спорогенной ткани располагаются в один или несколько рядов (табл. II, c; III, b). Ее формирование завершается одновременно со стенкой гнезда пыльника. Клетки спорогенной ткани заметно крупнее окружающих клеток, и их цитоплазма более плотная. После завершения митозов спорогенные клетки увеличиваются в размерах и преобразуются в микроспороциты — клетки, которые вступают в мейоз, в результате чего из каждой клетки с диплоидным набором хромосом образуются четыре гаплоидные клетки, образующие особую структуру — тетраду микроспор. Тетрады покрыты каллозной оболочкой и располагаются в гнезде пыльника

вплотную к тапетуму. Объединенные в тетрады микроспоры, располагавшиеся в один слой в тесном контакте с тапетумом, в дальнейшем размещаются рыхло в увеличившемся пространстве гнезда пыльника (табл. III, c). Микроспорогенез в пыльнике проходит асинхронно. Тетрады микроспор тетраэдральные. После распада тетрад в каждой микроспоре происходит деление, в результате чего она преобразуется в пыльцевое зерно. У *Platycodon* оно двухклеточное. Ядро вегетативной клетки находится вблизи генеративной клетки. Впоследствии оно заметно увеличивается в объеме, его форма становится лопастной. Генеративная клетка первоначально прилегает к оболочке пыльцевого зерна и имеет линзовидную форму (табл. III, e). В дальнейшем она отходит от оболочки пыльцевого зерна и перемещается в направлении ядра вегетативной клетки, при этом ее форма становится округлой (табл. III, f). Некоторое время генеративная клетка располагается в непосредственной близости от ядра вегетативной клетки, а затем постепенно отходит от него (табл. III, g). Цитоплазма зрелого пыльцевого зерна плотная, заполнена запасными питательными веществами в виде липидных глобул, а также крахмала и белков, необходимых для роста пыльцевой трубки. Пыльцевые зерна по результатам световой микроскопии сфероидальные, на поверхности наблюдаются крупные борозды (табл. III, h, i; IV, a). Скульптура поверхности пыльцевого зерна шиповатая, шипы конические, расположены по поверхности достаточно равномерно, их высота немного превышает толщину экзины (табл. III, h).

В ряде случаев у *Platycodon* нами была отмечена массовая дегенерация и гибель пыльцы, при этом пыльцевые зерна часто деградировали на поздних стадиях. В таких случаях наблюдалось отклонение от нормального развития стенки гнезда пыльника. Если при нормальном ходе развития на стадии формирования пыльцевых зерен тапетальные клетки деформированы, их ядра окончательно дегенерировали, а к моменту созревания пыльцевых зерен тапетум практически полностью исчезал, то в случаях с abortивной пылью тапетальные клетки приобретали вытянутую форму и значительно увеличивались в размерах. Ядра тапетальных клеток сохранялись. Клетки среднего слоя и эндотекция также были деформированы. Фиброзные утолщения не образовывались. Сами пыльцевые зерна имели неправильную форму, их оболочка утолщалась, цитоплазма сжималась, кое-где сохранялись ядра, вероятно, вегетативных клеток (табл. III, j; IV, b). В случаях, когда пыльцевые зерна погибали на более поздних стадиях, иногда на поверхности таких дегенерирующих пыльцевых зерен могли образовываться поры. Такое явление, как массовая

Таблица IV

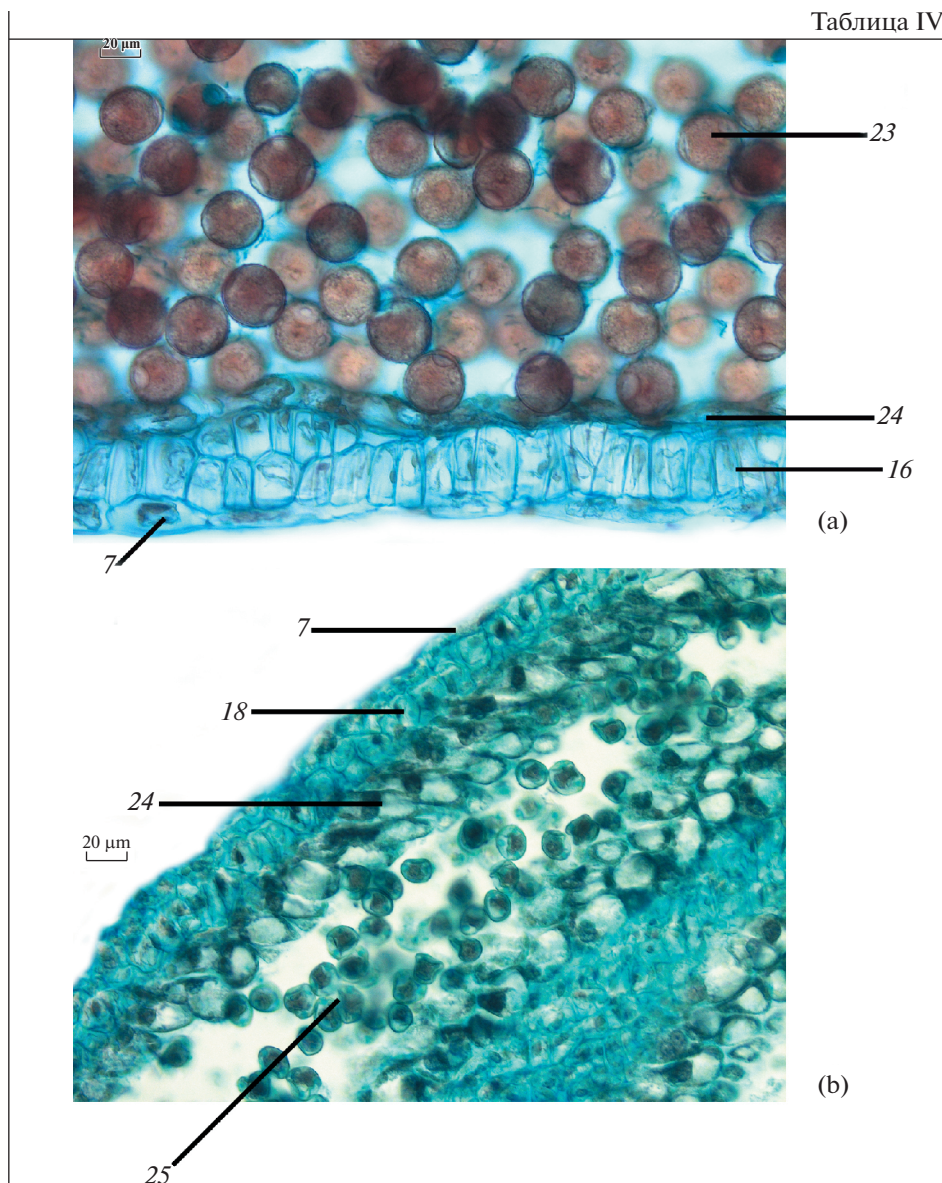


Таблица IV. Нормальные и аномальные пыльцевые зерна у *Platycodon grandiflorus*.

а – нормально сформированные многочисленные пыльцевые зерна в зрелом пыльнике, б – дегенерирующая аномальная пыльца и гипертрофированные клетки тапетума. 23 – зрелые пыльцевые зерна, 24 – тапетум, 25 – аномальные пыльцевые зерна. Масштабные линейки, мкм: а, б – 20.

Plate IV. Normal and abnormal pollen grains in *Platycodon grandiflorus*.

а – normal and abnormal pollen grains in mature anther, б – abnormal degenerating pollen grains, hypertrophied cells of tapetum. 23 – mature pollen grains, 24 – tapetum, 25 – abnormal pollen grains. Scale bars, μm: а, б – 20.

гибель пыльцы, отмечалось, как правило, в бутонах, расположенных на боковых осях соцветия, но и в пыльниках некоторых цветков, завершающих главную ось соцветия, также встречалась аномальная пыльца, и ее количество в некоторых образцах было примерно равно количеству нормальных пыльцевых зерен. Подобный факт описан у *Chrysanthemum morifolium* (Asteraceae) (Fei et al., 2016). У одного культивара со вскрывающимися пыльниками эндотеций с фиброзными утолще-

ниями, а у другого культивара пыльники не вскрываются, так как в эндотеции не формируются фиброзные утолщения. Кроме того, у последнего долго сохраняются жизнеспособными клетки тапетума. Как было показано при изучении форм растений с ЦМС, при длительном существовании тапетума наблюдается абортывание пыльцы, клетки эндотеция не переходят к формированию фиброзных поясков, и пыльники не вскрываются (Chauhan, Gupta, 2006).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ признаков мужских эмбриональных структур *Platycodon grandiflorus* и других видов сем. Campanulaceae выявил их сходство. Однако имеются и различия. Развитие мужских репродуктивных структур наиболее подробно было изучено у следующих представителей: *Ostrowskia magnifica* (Zhinkina, 1995; Kamelina, Zhinkina, 1989), *Azorina vidalii*, *Gadellia lactiflora* (Zhinkina, Shamrov, 1997).

У всех исследованных видов пыльники интрорзные, четырехгнездные, гнезда попарно объединены в две теки. Перегородки между гнездами у некоторых видов разрушаются, но у *Platycodon grandiflorus* и *Ostrowskia magnifica* сохраняются. У *Ostrowskia* и *Platycodon* в пыльнике развиваются специфические структуры — плацентоиды, при этом формирующаяся спорогенная ткань и тапетум на поперечном срезе имеют подковообразную форму (Zhinkina, 1995, Kamelina, Zhinkina, 1989). У представителей сем. Campanulaceae формирование стенки гнезда пыльника проходит в премейотический период развития пыльника. В меристематическом бугорке под эпидермой выделяется тяж археспориальных клеток, которые после ряда периклинальных делений образуют париетальный и спорогенный слои. За счет делений клеток внутреннего париетального слоя образуется сначала тапетум с наружной стороны. У *Platycodon grandiflorus* одновременно с этим, за счет непрерывно делящихся клеток меристемы плацентоиды, примыкающих к спорогенному слою, дифференцируется внутренняя часть тапетума. При периклинальном делении клеток наружного париетального слоя формируются средний слой и эндотеций. Сходным образом происходит формирование этих слоев пыльника и у *Ostrowskia magnifica* (Zhinkina, 1995, Kamelina, Zhinkina, 1989). Таким образом, формирование стенки гнезда пыльника у этих видов происходит по типу двудольных, согласно классификации Davis (1966).

Сформированная стенка пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Клетки эпидермы на ранних стадиях небольшие, по мере формирования стенки гнезда пыльника они постепенно разрастаются. Их оболочки заметно утолщаются. Со стадии двуклеточного пыльцевого зерна клетки эпидермы теряют правильную форму и сплющиваются. В стенке зрелого пыльника эпидерма представлена вытянутыми клетками. Сходным образом этот слой выглядит у *O. magnifica* (Zhinkina, 1995, Kamelina, Zhinkina, 1989). У *Azorina vidalii* и *Gadellia lactiflora* наружная стенка клеток эпидермы значительно кутинизирована и имеет зубчатую форму (Zhinkina, Shamrov, 1997). В эндотеции со стадии двуклеточных

пыльцевых зерен образуются фиброзные утолщения. В зрелом пыльнике присутствует один или два слоя крупных клеток с фиброзными утолщениями, которые также формируются в двух-трех слоях плацентоиды, примыкающих к гнезду. Подобный факт отмечен у *O. magnifica* (Kamelina, Zhinkina, 1989). Клетки среднего слоя постепенно уплощаются и в начале постмейотического периода полностью дегенерируют. Тапетум — клеточный (секреторный), однослойный. Его клетки вначале не крупные, правильной формы, затем разрастаются. Со стороны плацентоиды клетки тапетума вытянутые. У *O. magnifica* эти клетки со стороны плацентоиды имеют папиллообразную форму (Kamelina, Zhinkina, 1989). У *P. grandiflorus* клетки тапетума сильно вытягиваются и в них образуются крупные вакуоли. Как правило, клетки тапетума содержат 2–4 ядра. К моменту образования двуклеточного пыльцевого зерна тапетум почти полностью дегенерирует. У *O. magnifica* тапетум гетерогенный, незначительно гетероморфный, однослойный, представлен многоядерными клетками (Kamelina, Zhinkina, 1989). У *Campanula ranunculoides* он представлен двуядерными клетками, а у *Azorina vidalii* в клетках встречается 3 ядра (Zhinkina, 1995).

Спорогенная ткань является производным археспория. Ее формирование завершается одновременно с формированием гнезда пыльника. У *Platycodon* ее клетки располагаются в один или несколько рядов. У *O. magnifica* формируется однослойная, дуговидно изогнутая с утолщениями на концах многоклеточная спорогенная ткань, а у других исследованных видов клетки спорогенной ткани делятся и заполняют всю центральную часть пыльника (Zhinkina, 1995). Формирование тетрад микроспор у всех исследованных видов происходит по симультанному типу, тетрады микроспор тетраэдральные (Korobova, Zhinkina, 1987). У *O. magnifica* и *P. grandiflorus* тетрады микроспор распадаются довольно быстро (Zhinkina, 1995). Пыльцевые зерна этих двух видов характеризуются наличием борозд: у *Platycodon* их может быть четыре и более (Fedorov, Artyushenko, 1975). По данным Полевой и Золала (Polevova, Zolala, 2008) у *Platycodon grandiflorum* пыльцевые зерна относительно крупные и в среднем имеют следующие размеры: полярная ось — 56 (52–61) мкм, экваториальный диаметр — 56 (53–63) мкм. Борозды короткие. Экзина толстая, 2,4 (1,8–3,0) мкм. Скульптура поверхности шипиковато-ямчатая, шипы достигают высоты 1,5 мкм. У представителей сем. Campanulaceae пыльцевые зерна могут быть поровыми, бороздными и бороздно-поровыми. Бороздные — в трибах Codonopsidae и Platycodoneae, а также у Ostrowskieae, поровые —

в трибе Campanuleae. Бороздные пыльцевые зерна также могут иметь 3 или большее количество апертур (Zolala et al., 2011).

ВЫВОДЫ

1. Развитие мужских эмбриональных структур у *P. grandiflorum* в целом такое же, как и у остальных представителей семейства Campanulaceae: наличие четырехгнездного пыльника, центробежное формирование стенки гнезда пыльника, клеточный секреторный тапетум с 2–4-ядерными клетками, симультанное образование тетрад микроспор, двуклеточные пыльцевые зерна.

2. Отличительными признаками, характерными для рода *Platycodon*, являются: отсутствие орбикул в тапетуме, двуслойный эндотеций, мощно развитые плацентоиды, массивный связник с многочисленными пучками, дуговидно расположенная спорогенная ткань, крупная генеративная клетка в пыльцевом зерне. Подобными признаками обладает и *Ostrowskia magnifica*, что позволяет сделать вывод о близости этих двух родов. Большинство этих отличительных признаков (наличие плацентоидов, массивного связника с сильно разветвленной проводящей системой и надсвязником) являются примитивными. Формирование и расположение фиброзных слоев в эндотеции пыльника можно рассматривать как черты специализации.

3. Отмеченная массовая гибель пыльцы на поздних стадиях развития, возможно, приводит к недоопылению и, как следствие этого, к низкой семенной продуктивности у *P. grandiflorum*. Однако для выяснения причин этого явления необходимы дополнительные исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института В.Л. Комарова РАН по теме АААА-А18-118051590112-8 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Chauhan S.V.S., Gupta H.K. 2006. Suppression of endothecium development by malformed tapetum in the anthers of chemically treated *Lens culinaris*. — *Phytomorphology*. 56 (1–2): 10–16.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of the Angiosperms. N.Y. — London — Sydney. 528 p.
- [Fedorov, Artyushenko] Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 349 с.
- [Fedorov, Artyushenko] Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1979. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л. 294 с.
- [Fedorov] Фёдоров Ал. А. 1957. Род 1447. Ширококолокольчик — *Platycodon* — В кн.: Флора СССР. Т. 24. М., Л. С. 438–441, 501, XVII.
- Fei J., Tan S., Zhang F., Hua L., Liao Y., Fang W., Chen F., Teng N. 2016. Morphological and physiological differences between dehiscent and in dehiscent anthers of *Chrysanthemum morifolium*. — *J. Plant Res.* 129 (6): 1069–1082.
- [Kamelina, Zhinkina] Камелина О.П., Жинкина Н.А. 1989. К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (Campanulaceae). Развитие мужских эмбриональных структур. — *Бот. журн.* 74 (1): 1293–1301.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- [Korobova, Zhinkina] Коробова С.Н., Жинкина Н.А. 1987. Семейство Campanulaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae — Asteraceae. Л. С. 300–308.
- [Kozhevnikov] Кожевников А.Е. 1996. Род Ширококолокольчик — *Platycodon*. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока: Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, Голосеменные, Покрытосеменные (Цветковые). Т. 8. СПб. С. 273–274.
- [Olonova] Олонова М.В. 1996. *Platycodon* — Ширококолокольчик. В кн.: Флора Сибири. Т. 12. Solanaceae — Lobeliaceae. Новосибирск. С. 164.
- [Polevova, Zolala] Полевова С.В., Золала Х. 2008. Особенности палиноморфологии представителей семейства Campanulaceae s.l. — В сб.: Материалы Всероссийской научной конференции “Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века”. XII съезд РБО. Часть 1. Петрозаводск. С. 68–72.
- [Prozina] Прозина З.П. 1960. Практикум по цитологии растений. М. 255 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.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2015. Эмбриология и воспроизведение растений. СПб. 200 с.
- Zhinkina N.A., Shamrov I.I. 1997. Embryology of *Azorina vidalii* and *Gadellia lactiflora* (Campanulaceae). — *Bull. Polish Acad. Sci.* 45 (2–4): 119–134.
- [Zhinkina] Жинкина Н.А. 1995. Сравнительная эмбриология представителей семейства Campanulaceae Juss: Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 131 с.
- [Zolala et al.] Золала Х.А., Полевова С.В., Северова Е.Э. 2011. Особенности ультраструктуры поровых пыльцевых зерен представителей подсемейства Campanuloidae. — *Бот. журн.* 96 (8): 1076–1084.

DEVELOPMENT OF ANTHER IN *PLATYCODON GRANDIFLORUS* (CAMPANULACEAE)

N. A. Zhinkina^{a,##} and E. E. Evdokimova^{a,##}

^a Komarov Botanical Institute RAS

Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

[#]e-mail: nazh13@mail.ru

^{##}e-mail: e.e.evdokimova@mail.ru

A detailed study of male generative structures, the development of anther and pollen grains in a rare species *Platycodon grandiflorus* was carried out for the first time. Significant similarity of the organization of male embryonic structures of this species with those of other representatives of the Campanulaceae family was noted: the presence of a tetrasporangiate anther, centrifugal formation of the anther wall, cellular secretory tapetum with 2–4-nuclear cells, simultaneous mode of formation of microspore tetrads, two-celled pollen grains.

The main distinguishing features characteristic of this genus were revealed, namely the presence of a two-celled pollen grain with a large generative cell, the absence of orbicules in the tapetum, two-layered endothecium, strongly developed placentoids, a massive connective with numerous bundles, arched sporogenous tissue. Most of them demonstrate the primitiveness, which is an evidence that the studied species is ancient.

Keywords: *Platycodon grandiflorus*, Campanulaceae, anther, microsporogenesis, pollen grain

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the planned theme AAAA-A18-118051590112-8 “Polyvariance of morphogenetic programs for the development of reproductive structures of plants, natural and artificial models of their realization” as a part of the state assignment of the Komarov Botanical Institute RAS.

REFERENCES

- Chauhan S.V.S., Gupta H.K. 2006. Suppression of endothecium development by malformed tapetum in the anthers of chemically treated *Lens culinaris*. — *Phytomorphology*. 56 (1–2): 10–16.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of the Angiosperms. N.Y.—London—Sydney. 528 p.
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularium. Flos. Leningrad. 349 p. (In Russ.).
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1979. Organographia illustrata plantarum vascularium. Inflorescentia. Leningrad. 295 p. (In Russ.).
- Fedorov A.I. 1957. Genera 1447. Shirokokolokolchik — *Platycodon* [The genus 1447. Shirokokolokolchik — *Platycodon*]. — In: Flora of USSR. Vol. 24. Moscow, Leningrad. P. 438–441, 501, XVII (In Russ.).
- Fei J., Tan S., Zhang F., Hua L., Liao Y., Fang W., Chen F., Teng N. 2016. Morphological and physiological differences between dehiscent and indehiscent anthers of *Chrysanthemum morifolium*. — *J. Plant Res.* 129 (6): 1069–1082.
- Kamelina O.P. 2009. Systematicheskaya embryologiya tsvetkovykh rastenii. Dvudolnye [Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledonous plants]. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Kamelina O.P., Zhinkina N.A. 1989. On the embryology of *Ostrowskia magnifica* (Campanulaceae). The male embryonic structures development. — *Botanicheskii zhurnal*. 74 (1): 1293–1301 (In Russ.).
- Korobova C.N., Zhinkina N.A. 1987. Semeistvo Campanulaceae [The family Campanulaceae]. — In: Comparative embryology of flowering plants. Davidiaceae — Asteraceae. Leningrad. P. 300–308 (In Russ.).
- Kozhevnikov A.E. 1996. Genera Shirokokolokolchik — *Platycodon* [The genus Shirokokolokolchik — *Platycodon*]. — In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka: Plaunovidnye, Khvoshchevidnye, Paprotnikovidnye, Golosemnyye, Pokrytosemnyye (Tsvetkovye). Vol. 8. St. Petersburg. P. 273–274 (In Russ.).
- Olonova M.V. 1996. *Platycodon* — Shirokokolokolchik.. — In: Flora of Siberia. Vol. 12. Solanaceae — Lobeliaceae. Novosibirsk P. 164 (In Russ.).
- Polevova S.V., Zolala H. 2008. Osobennosti palinomorfologii predstaviteley semeistva Campanulaceae s.l. [Features of palynomorphology of representatives of the family Campanulaceae s.l.]. — In: Materialy Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii “Fundamentalnye i Prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka”. XII Congress of the Russian Botanical Society. Part 1. Petrozavodsk. P. 68–72 (In Russ.).
- Prozina Z.P. 1960. Practicum po tsitologii rastenii. [Workshop on plant cytology]. Moscow. 255 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.).
- Zhinkina N.A. 1995. Sravnitel'naya embryologiya predstaviteley semeistva Campanulaceae JUSS. [Comparative embryology of representatives of the family Campanulaceae JUSS.]. Diss. ... Kand. Biol. Sci. St. Petersburg. 131 p. (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Shamrov I.I. 1997. Embryology of *Azorina vidalii* and *Gadellia lactiflora* (Campanulaceae). — *Bull. Polish Acad. Sci.* 45 (2–4): 119–134.
- Zolala H.A., Polevova S.V., Severova E.E. 2011. Peculiarities of sporoderm ultrastructure of Campanuloideae porate pollen grains (Campanulaceae). — *Botanicheskii zhurnal*. 96 (8): 1076–1084 (In Russ.).