

СТРОЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ И СЕМЯЗАЧАТКА У *SEDUM KAMTSCHATICUM* И *SEDUM PALMERI* (CRASSULACEAE)

© 2021 г. Г. М. Анисимова^{1,*}, И. И. Шамров^{1,2,**}

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

² Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена
Наб. р. Мойки, 48, Санкт-Петербург, 191186, Россия

*e-mail: galina0353@mail.ru

**e-mail: ivan.shamrov@gmail.com

Поступила в редакцию 08.10.2020 г.

После доработки 05.11.2020 г.

Принята к публикации 10.11.2020 г.

Впервые изучено развитие и строение гинцея, семязачатка, мегаспорогенез и формирование зародышевого мешка у *Sedum kamtschaticum* и *S. palmeri* (Crassulaceae). Полимерно-апокарпный гинцей обычно состоит из 5 плодолистиков. В основании завязи формируется 5-гнездный синкарпный фрагмент: синасцидатная и закрытая симпликатная зоны. На большем протяжении гинцея сохраняются признаки апокарпии (пликатная и аппликатная зоны). Отмечены отклонения в строении гинцея и цветка в целом: 4-членные у *S. palmeri* и 6-членные у *S. kamtschaticum*.

Инициации семязачатка предшествуют периклиналильные деления в субэпидерме плаценты. Семязачаток крассинуцеллярный, битегмальный, фуникулярный, мезохалазальный, с гипостазой. Археспорий обычно 1-клеточный, тетрада мегаспор линейная, зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу.

Полученные данные согласуются с молекулярно-генетическими исследованиями, согласно которым изученные виды относятся к разным кладам рода *Sedum*. В пользу этого свидетельствуют различия в строении слоев стенки микроспорангия (эпидермы, эндотеция и тапетума) (Anisimova, 2020). Среди признаков строения гинцея и семязачатка необходимо отметить следующие черты различия: у *S. kamtschaticum* — наряду с 5-членными обнаружены 6-членные цветки, отложение танинов происходит в клетках как наружной, так и внутренней эпидермы плодолистиков, число семязачатков в рядах на плаценте составляет 3–5, семязачатки геми-кампилотропные, с 6–7-слойным нуцеллярным колпачком клювовидного типа; у *S. palmeri* — наряду с 5-членными выявлены 4-членные цветки, отложение танинов происходит только в клетках наружной эпидермы плодолистиков, число семязачатков в рядах на плаценте составляет 10–12, семязачатки гипертропные, с 2–3-слойным нуцеллярным колпачком клювовидного типа.

Ключевые слова: гинцей, семязачаток, мегаспорогенез, зародышевый мешок, Crassulaceae, *Sedum*, *Sedum kamtschaticum*, *Sedum palmeri*

DOI: 10.31857/S0006813621040025

В эмбриологических сводках характеристика сем. Crassulaceae базируется преимущественно на сведениях по представителям таких родов, как *Sedum*, *Rhodiola*, *Sempervivum* и др. 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 (список литературы см. Anisimova, 2020).

Сравнительно-эмбриологические и морфолого-анатомические исследования позволяют оценить значимость ряда признаков при решении некоторых спорных вопросов систематики и фи-

логении. Однако эмбриологически многие виды сем. Crassulaceae изучены еще недостаточно (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009). Ранее детально были рассмотрены морфогенез андроцея, микроспорогенез, развитие и строение стенки пыльника и пыльцевого зерна у *Kalanchoe nyikae* Engl. (Anisimova, 2016), а также у *Sedum kamtschaticum* Fisch. и *S. palmeri* S. Watson (Anisimova, 2020). Подробно также было исследовано развитие и строение гинцея, семязачатка, мегаспорогенез и формирование зародышевого мешка у *Kalanchoe laxiflora* Baker и *K. tubiflora* (Harv.) Raym.-Hamet (Anisimova, Shamrov, 2018).

Как уже было отмечено, эмбриологическая характеристика сем. Crassulaceae основана преимущественно на сведениях по представителям некоторых родов, одним из которых является *Sedum*. Молекулярные данные убедительно продемонстрировали полифилетическую природу этого рода с распределением видов между четырьмя основнымикладами филогенетического дерева толстянковых (Goncharova, Goncharov, 2009; Mort et al., 2010; Nikulin, Goncharov, 2017). Также молекулярно-генетический анализ показал место рода *Sedum* в верхушечной кладе дерева толстянковых, классифицируемой как подсемейство Sempervivoideae (Thiede, Eggli, 2007). Большинство видов *Sedum* относятся к трибе *Sedae* и расположены между кластером *Leucosedum* и кладой *Acra* (в последнюю помещен *S. palmeri*) (Nikulin, 2017). *S. kamtschaticum* (= *Phedicus kamtschaticus* (Fisch.) t'Hart) был отнесен к другой кладе *Telephium* (Ham, 1995). Как было показано при изучении пыльника, различия между видами касаются, главным образом, временных характеристик специализации клеток стенки микроспорангия (строения эпидермы, эндотеция и тапетума) (Anisimova, 2020). При анализе развития и строения семязачатка информация о динамике его структур часто оказывается неполной – обычно указывается тип археспория, число слоев париеальной ткани, типы мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка (Rombach, 1911; Mauritzon, 1930, 1933; Schnarf, 1931; Subramanyam, 1962, 1970; Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009).

Все вышесказанное стало причиной проведения детального изучения морфогенеза гинецея и семязачатка у двух представителей рода *Sedum* – *S. kamtschaticum* и *S. palmeri*. 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, а *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, генцианвиолетом по Ньютону с подкраской оранжем “G” в гвоздичном масле, крахмал определяли с помощью спиртового раствора йода и йодистого калия (Pausheva, 1974).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гинецей, завязь, плацентация. Цветок у изученных видов *Sedum*, как правило, 5-мерный, обооплодный, актиноморфный, с двойным околоцветником. Андроцей из 10 тычинок (2 круга). Полимерно-апокарпный гинецей состоит из 5 плодолистиков, завязь верхняя. Гинецей хорошо дифференцирован на удлинненно-овальную завязь, длинные стилодии, завершающиеся рыльцами, покрытыми папилловидными клетками. В основании гинецея формируются 5 чешуевидных нектарников. На самых ранних стадиях гинецея срастается в основании с окружающими органами цветка.

В основании завязи формируется 5-гнездный синкарпный фрагмент: синасцидатная (стерильная) и закрытая симпликатная зоны (рис. 1, 2, 3; 2, 1, 2; 3, 1; 4, 1–3). На большем протяжении гинецея сохраняются признаки апокарпии (пликатная и аппликатная области) (рис. 1, 4–6; 2, 3, 4; 3, 2–4; 4, 4–6). Гинецею изученных видов присуща центрально-осевая иннервация. Из стелы цветоножки ответвляются пучки в околоцветник, тычинки и гинецей (рис. 1, 1). Васкулярное снабжение гинецея обеспечивается двумя группами пучков: периферическими (дорсальными) и центральными (вентральными). Вентральные проводящие пучки оканчиваются в верхней части, а дорсальные проходят по всей длине гинецея, включая стилодии.

Клетки наружной эпидермы каждого плодолистика, начиная с заложения семязачатков на плаценте, постепенно заполняются танинами (рис. 1, 2–6; 2, 1–4; 3, 1–4; 4, 1–6). У *S. kamtschaticum* отложение танинов происходит и в клетках внутренней эпидермы, за исключением плацент с семязачатками и вентральных краев каждого плодолистика (рис. 1, 2–4; 6, 1–4). В стерильной синасцидатной области гинецея этого вида танины аккумулируются во всех клетках внутренней эпидермы, выстилающих гнезда завязи (рис. 1, 2; 3, 1).

Плацентация сутуральная. В основании гинецея она представлена центральной синплацентой, которая маркирует короткую синасцидатную зону. В симпликатной зоне плацентация становится центрально-угловой. На большем

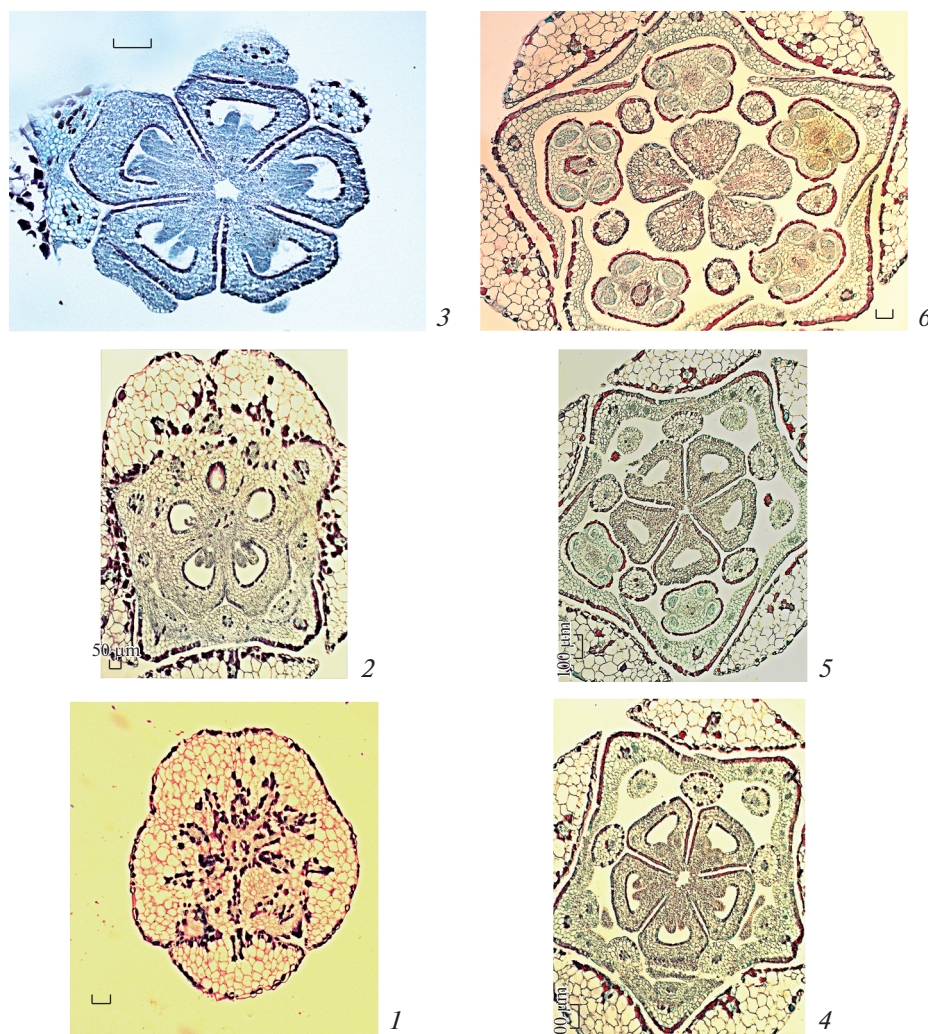


Рис. 1. Строение гинецея *Sedum kamtschaticum* во время формирования примордиев семязачатков на плаценте (поперечные срезы).

1 – цветоложе, комплекс проводящих пучков, отходящих в элементы цветка; 2–5 – завязь: 2 – синасцидиатная стерильная зона; 3 – симплекатная зона, смыкание боковых поверхностей смежных плодолистиков в центре, а также апикальных частей синкарпных сур и образование щели в центре; 4, 5 – пликатная зона, плодолистики разобшны (4, 5) и лишь гетерокарпеллятные вентральные края частично смыкаются (4), семязачатки перестают формироваться вследствие стерилизации плацент (5); 6 – переход завязи каждого плодолистика в стилодий (апикатная зона). Масштабные линейки, мкм: 1, 3–5 – 100, 2, 6 – 50.

Fig. 1. Gynoecium structure during ovular primordia formation on placenta in *Sedum kamtschaticum* (cross sections).

1 – receptacle with a complex of vascular bundles extending into different elements of the flower; 2–5 – ovary: 2 – synascidiate sterile zone; 3 – symplicate zone, joining of lateral surfaces of adjacent carpels, apical parts of syncarpous sutures and glottis formation in the centre; 4, 5 – plicate zone, carpels break up (4, 5) and only heterocarpellary ventral borders are partly joined (4), ovules stop forming due to sterilization of the placenta (5); 6 – passage of ovary of each carpel into stylodium (aplicate zone). Scale bars, μm : 1, 3–5 – 100, 2, 6 – 50.

протяжении завязи выявляется простая угловая плацентация. Семязачатки располагаются в виде 2 рядов на плацентах с вентральной стороны каждого плодолистика. Число семязачатков в рядах составляет 3–5 у *S. kamtschaticum* и 10–12 у *S. palmeri* (рис. 6, 4, 8).

У обоих видов отмечены отклонения в строении гинецея и цветка в целом: 6-членные у *S. kamtschaticum* и 4-членные у *S. palmeri*. В 6-член-

ных цветках 6-членным был не только гинецей (полимерно-апокарпный из 6 плодолистиков), но андроцей, состоящий из 12 тычинок, расположенных в 2 кругах (рис. 5, 1–3), при этом наблюдались случаи объединения двух смежных плодолистиков в верхней части завязи (рис. 5, 2, 3). В 4-членных цветках 4-членными были не только гинецей, но и андроцей (рис. 5, 5). В отдельных случаях гинецей был 4-членным, но

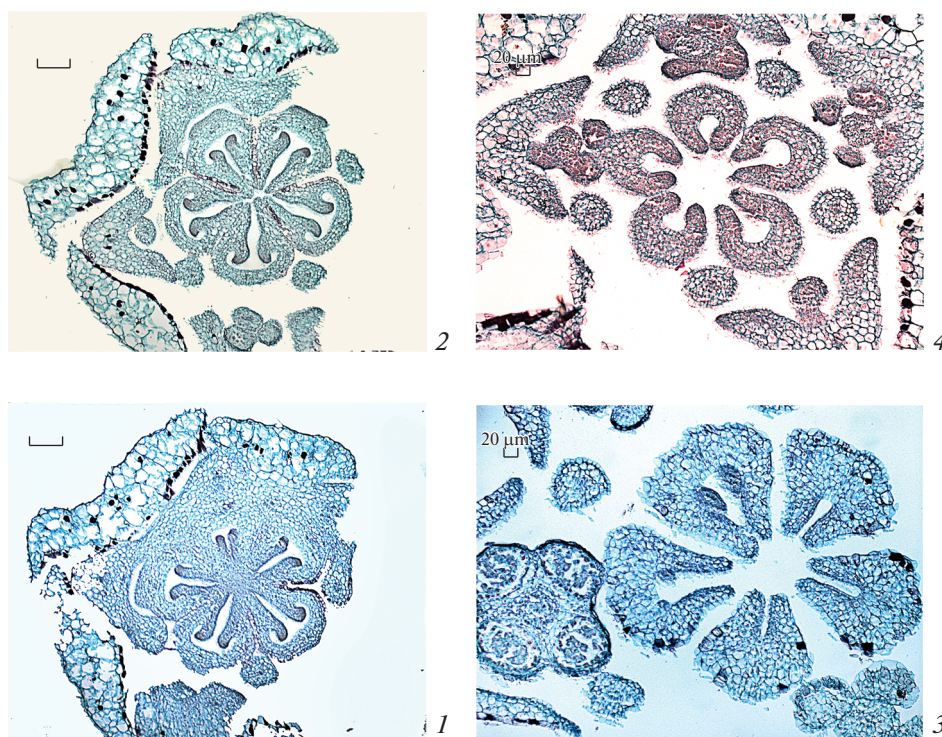


Рис. 2. Строение гинецея *Sedum palmeri* во время формирования примордиев семязачатков на плаценте (поперечные срезы).

1 – синасцидиатная зона; 2 – симплекатная зона, смыкание боковых поверхностей смежных плодолистиков в центре, а также апикальных частей синкарпных суртур и образование щели в центре; 3 – пликатная зона, плодолистики разоб- щены, семязачатки перестают формироваться вследствие стерилизации плацент; 4 – переход завязи каждого пло- долистика в стилодий (апикатная зона). Масштабные линейки, мкм: 1, 2 – 100, 3, 4 – 20.

Fig. 2. Gynoecium structure during ovular primordia formation on placenta in *Sedum palmeri* (cross sections).

1 – synasciadiate zone; 2 – symplicate zone, joining of lateral surfaces of adjacent carpels, apical parts of syncarpous sutures and glottis formation in the centre; 3 – plicate zone, carpels break up, ovules stop forming due to sterilization of the placenta; 4 – passage of ovary of each carpel into styloidium (apiculate zone). Scale bars, μm : 1, 2 – 100, 3, 4 – 20.

андроцей и околоцветник оставались 5-членны- ми (рис. 5, 4). Иногда при 5-членных андроцее и околоцветнике в гинецее формировались 4 фер- тильных и один короткий стерильный плодоли- стики (рис. 5, 6).

Примордий семязачатка. У видов сем. Crassula- сеae первые стадии возникновения семязачатков на плаценте ранее были изучены у *Kalanchoe laxi- flora* и *K. tubiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018). Про- веденное исследование свидетельствует о том, что у изученных видов *Sedum* также в месте ини- циации семязачатка в субэпидермальном слое дифференцируются три крупные клетки, кото- рые, как и нижележащие клетки третьего слоя плаценты, делятся периклинально (рис. 6, 5, 6). Как правило, только верхняя производная цен- тральной субэпидермальной поделившейся клет- ки становится археспориальной клеткой (рис. 7, 1), а нижняя производная этой клетки (инициаль базальной области нуцеллуса) вместе с деривата- ми, возникшими в результате делений клеток третьего слоя плаценты, образуют центральный

осевой ряд (рис. 6, 7; 7, 1). Формируется примор- дий семязачатка (рис. 7, 2; 8, 1). Уже с самых ран- них стадий развития можно диагностировать строение нуцеллуса – именно под археспорием (в дальнейшем мегаспороцитом и зародышевым мешком) формируется базальная область нуцел- луса. Латеральные клетки, возникающие в суб- эпидермальном слое плаценты, становятся ини- циалами латеральной области нуцеллуса. Иници- али делятся периклинально, образуя второй слой, который смещается непосредственно под архес- пориальную клетку и, таким образом, в примор- дии семязачатка возникают продольные ряды клеток (центральный и латеральные) разного происхождения (рис. 6, 7; 7, 2, 3; 8, 1–4).

Согласно гипотезе цито-гистологической зо- нальности (Shamrov, 2008), в сформированном примордии семязачатка изученных видов можно выделить следующие зоны: периферическую (эпидермальный слой), апикальную (дифферен- цирующиеся археспориальная клетка, а затем спорогенная и париетальные клетки в субэпидер-

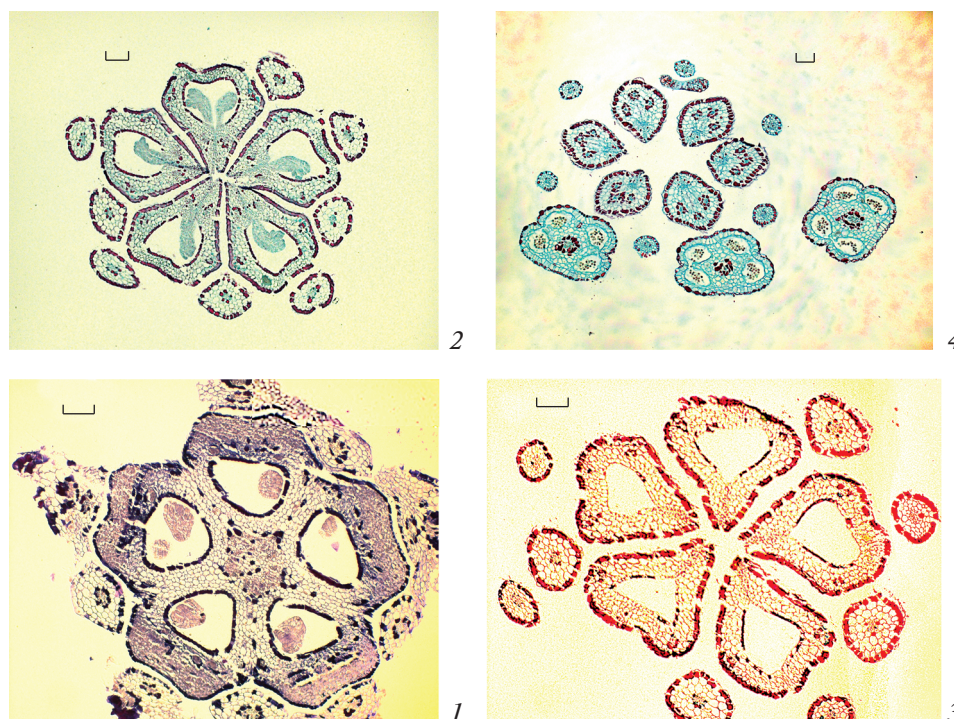


Рис. 3. Строение гинецея *Sedum kamtschaticum* во время формирования семязачатков на стадии мегаспорогенеза (поперечные срезы).

1 – синасцидиатная зона; 2, 3 – пликатная зона, плодолистки разобщены: фертильная (2) и стерильная в дистальной области завязи (3); 4 – переход завязи каждого плодолистка в стилодий (апликатная зона). Масштабные линейки, мкм: 100.

Fig. 3. Gynoecium structure during ovule formation at megasporogenesis stage in *Sedum kamtschaticum* (cross sections).

1 – synascidiate zone; 2, 3 – plicate zone, carpels break up: fertile (2) and sterile in the distal region of the ovary (3); 4 – passage of ovary of each carpel into stylodium (aplicate zone). Scale bars, μm : 100.

мальном слое примордия), латеральную (клетки субэпидермального слоя вокруг археспориальной клетки и поделившиеся инициали латеральной области нуцеллуса с образованием наружных продольных рядов под этой клеткой) и базальную (центральный продольный ряд клеток под археспориальной клеткой) (рис. 7, 2, 3; 8, 1–4; 9, 1). В ряде случаев в субэпидермальном слое примордия семязачатка *S. kamtschaticum* наблюдалось формирование двух археспориальных клеток, отличающихся от окружающих клеток крупными размерами и плотной цитоплазмой. После периклиналиных делений над каждой формирующейся спорогенной клеткой располагалась парietальная клетка, хотя центральный осевой тяж был единым для обеих спорогенных клеток (рис. 9, 2).

Дифференциация переходной зоны примордия семязачатка (рис. 8, 5; 9, 1, 2) происходит в центрорбежном направлении на уровне базальной зоны нуцеллуса. Клетки этой зоны имеют двойственное происхождение: одна часть (центральная) образована производными базальной зоны, а другая – производными латеральной зоны. Переходная зона представлена одним слоем табличча-

тых клеток, которые в формирующемся примордии семязачатка как бы разделяют его на две части. На уровне переходной зоны (в дальнейшем формируется гипостаза) одновременно с ее дифференциацией или чуть позже возникают интегументы, выше уровня – нуцеллус, а ниже уровня – халаза и фуникулус (рис. 8, 5; 9, 1, 2).

Семязачаток. Строение нуцеллуса у видов сем. Crassulaceae описывается в литературе в самых общих чертах. Чаще всего указывают, что в нем можно выделить эпидермальный и субэпидермальные слои или апикальную и базальную части, разрушающиеся в разное время.

Наше исследование показало, что в ходе развития клетки всех слоев нуцеллуса сильно вытягиваются. Эпидермальные клетки постепенно уплощаются. Несколько клеток верхушки эпидермы нуцеллуса делятся периклиналино или наклонно, образуя нуцеллярный колпачок в виде клюва, выходящего в полость эндостома. Нуцеллярный колпачок представлен 2–3 слоями у *S. palmeri* и 6–7 слоями у *S. kamtschaticum*. Перед оплодотворением его клетки функционируют как передаточные и характеризуются массивными

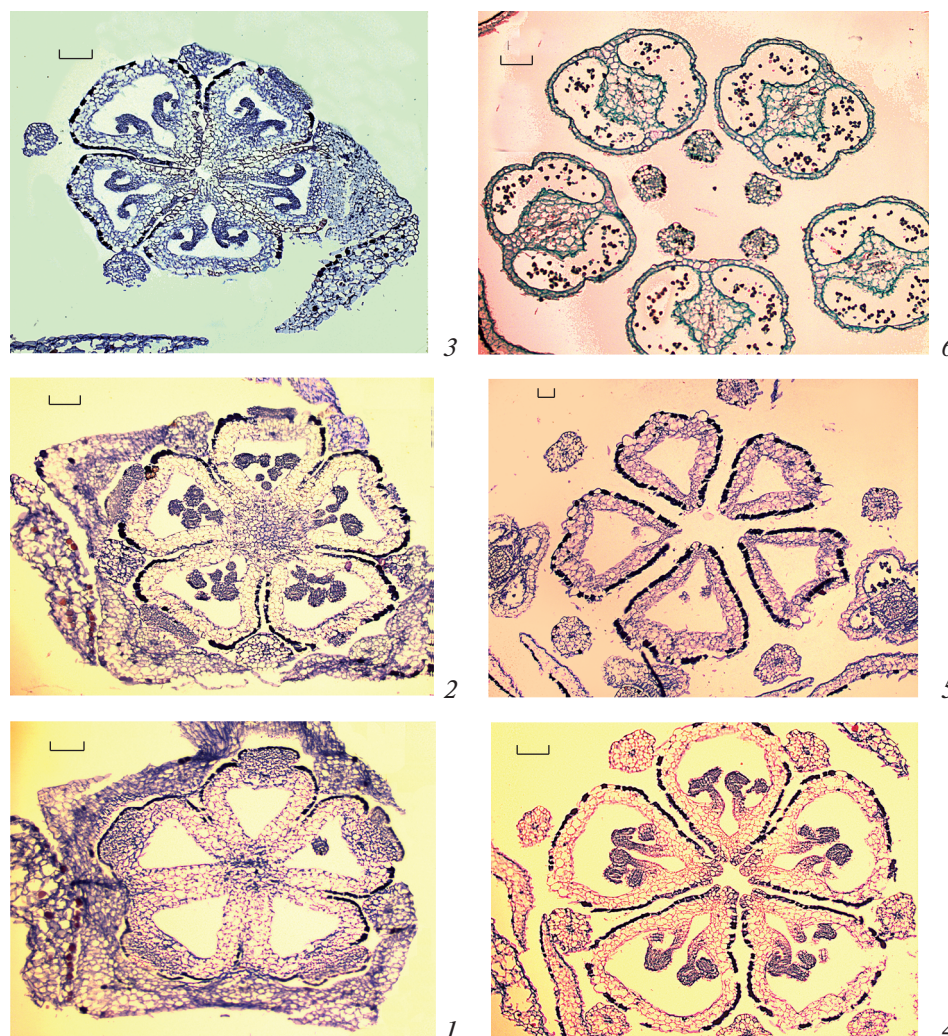


Рис. 4. Строение гинецея *Sedum palmeri* во время формирования семязачатков на стадии мегаспорогенеза (поперечные срезы).

1, 2 – синасцидиатная зона; 3 – симпликатная зона, смыкание боковых поверхностей смежных плодолистиков в центре, а также апикальных частей синкарпных сур и образование щели в центре; 4, 5 – пликатная зона, плодолистики разобшены: фертильная (4) и стерильная в дистальной области завязи (5); 6 – рыльца (апликатная зона). Масштабные линейки, мкм: 1–4, 6 – 100, 5 – 50.

Fig. 4. Gynoecium structure during ovule formation at megasporogenesis stage in *Sedum palmeri* (cross sections).

1, 2 – synascidiate zone; 3 – symplicate zone, joining of lateral surfaces of adjacent carpels, apical parts of syncarpous sutures and glottis formation in the centre; 4, 5 – plicate zone, carpels break up: fertile (4) and sterile in the distal region of the ovary (5); 6 – stigmata (aplicate zone). Scale bars, μm : 1–4, 6 – 100, 5 – 50.

первичными полисахаридными стенками, которые образуют выросты внутрь протопластов, увеличивая поверхность плазмалеммы и играя важную роль в апопластном транспорте веществ. Эти клетки продуцируют наружу вещества полисахаридной природы и функционируют как нуцеллярный обтуратор (рис. 6, 2; 9, 4; 11, 1–4).

В нуцеллусе топографически представлены апикальная область, или париетальная ткань, которая из однослойной в ходе развития становится 2–3-слойной у обоих видов (рис. 8, 4, 5; 9, 1–4; 10, 1–4; 11, 1–4; 12, 1–4) с двумя-тремя клетками

в каждом слое. В латеральной области нуцеллуса сначала имеется один инициальный слой. Как уже было отмечено, эти инициалы делятся периклиналино, образуя внутри второй слой, который смещается непосредственно под археспориальную клетку в форме латеральных продольных рядов клеток. Таким образом, в нуцеллусе возникают продольные ряды клеток (центральный и наружный и внутренний латеральные) разного происхождения. Обычно клетки центрального ряда трансформируются в постамент. Однако у изученных видов клетки верхней части наружно-

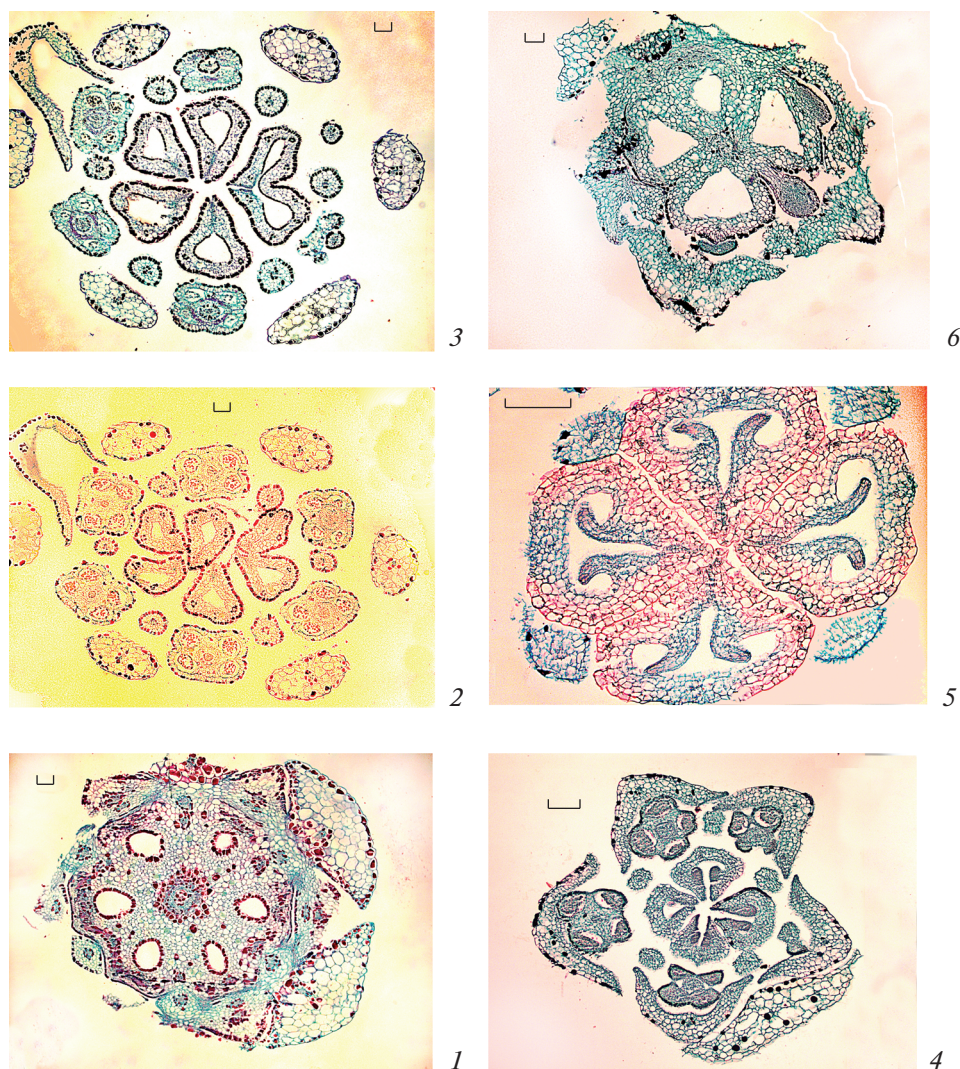


Рис. 5. Отклонения в строении гинецея у *Sedum kamtschaticum* (1–3) и *S. palmeri* (4–6) (поперечные срезы).

1 – 6-гнездная завязь (синасцидиатная зона); 2, 3 – 6 свободных плодолистков (верхняя часть завязей), 2 смежных плодолистика объединяются в один; 4 – 4-мерный гинецей из свободных плодолистиков (верхняя часть завязей – пликатная зона), венчик и андроцей (2 круга) – 5-мерные; 5 – 4-мерный гинецей из свободных плодолистиков (средняя часть завязей – пликатная зона), андроцей тоже 4-мерный; 6 – 4-гнездная завязь (синасцидиатная зона), виден дополнительный стерильный короткий плодолистик. Масштабные линейки, мкм: 100.

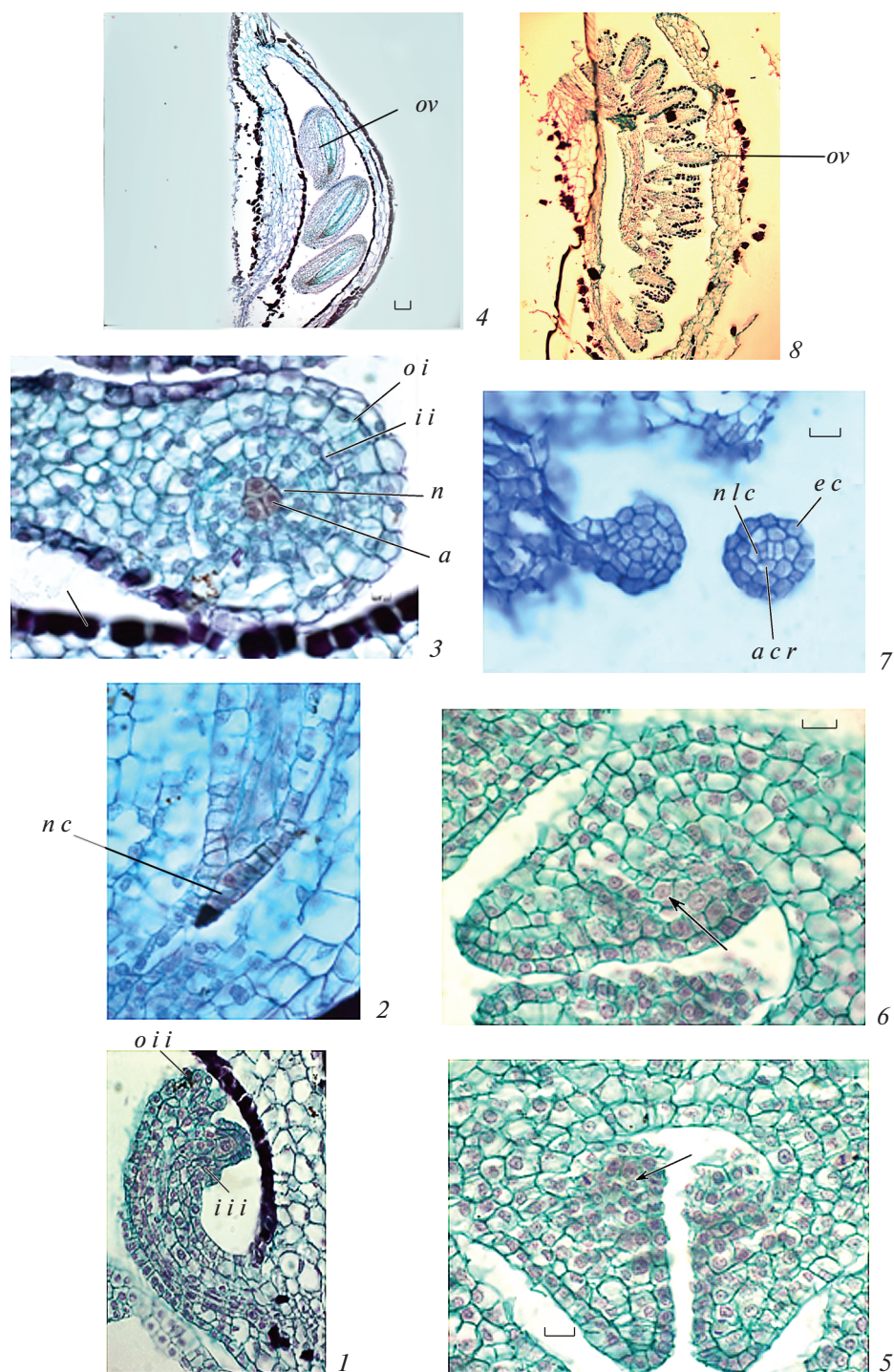
Fig. 5. Aberrations in the gynoecium structure in *Sedum kamtschaticum* (1–3) and *S. palmeri* (4–6) (cross sections).

1 – 6-loculate ovary (synascidiate zone); 2, 3 – 6 free carpels (upper portions of the ovaries), two adjacent carpels combined into one; 4 – 4-merous gynoecium consisting of free carpels (upper portions of the ovaries – plicate zone), corolla and androecium (two circles) are 5-merous; 5 – 4-merous gynoecium consisting of free carpels (middle portions of the ovaries – plicate zone), androecium is also 4-merous; 6 – 4-loculate ovary (synascidiate zone), additional sterile short carpel is visible. Scale bars, μm : 100.

го латерального ряда, примыкающие к зародышевому мешку, разрушаются. Поэтому под зародышевым мешком формируются не один, а два слоя (центральный и внутренний латеральный) удлиненных густоплазменных клеток, которые следует рассматривать как 2-слойный постамент (рис. 7, 2, 3; 8, 2–5; 9, 1–4; 10, 1, 2; 11, 1–4; 12, 1–4). На основании генезиса и строения (один инициальный слой, латеральная область 2-слойная) развитие нуцеллуса у изученных видов относится

к типовой вариации крассинуцеллятного типа (согласно классификации, предложенной Shamrov, 2008).

Семязачаток у изученных видов *Sedum* битегмальный, с зигзагообразным микропиле (особенно у *S. kamtschaticum*), образованным обоими интегументами (рис. 11, 4; 12, 3). Интегументы формируются из эпидермальных инициалей в соответствии с вариацией II дермального типа



(Shamrov, 2008). Первым возникает внутренний интегумент. Заложение интегументов происходит в виде кольцевых валиков. Этому предшествуют интенсивные антиклинальные деления эпидермальных клеток с дорсальной стороны на уровне переходной зоны примордия семязачатка. Образующиеся клетки вытянуты в радиальном направлении, при этом их размеры увеличиваются. В области инициации интегументов выделяется

двухслойная меристематическая зона (рис. 7, 3; 8, 4). Ее густоплазменные клетки делятся сначала наклонно или периклинально (рис. 6, 1; 7, 2; 8, 5; 9, 1, 2), при этом верхушку формирующегося интегумента всегда занимает группа терминальных инициалей. Последние делятся только наклонно в бифациальном ритме, отделяя вниз клетки, остающиеся в составе то одного, то другого слоя интегумента (рис. 8, 5; 9, 1–3; 10, 1–4; 12, 1–4).

Рис. 6. Строение семязачатка у *Sedum kamschaticum* (1–4) и *S. palmeri* (5–8) (1–3, 5–7 – поперечные и 4, 8 – продольные срезы).

1 – первые стадии формирования интегументов, в нуцеллусе мегаспороцит и 2 париетальные клетки; 2 – многослойный нуцеллярный колпачок; 3 – антирафальная область семязачатка на уровне антипод зародышевого мешка, видны нуцеллус и оба интегумента; 4 – положение семязачатков в завязи перед опылением; 5, 6 – заложение семязачатка в плаценте (стрелка); 7 – примордий семязачатка, видны осевой ряд клеток и периклиальные деления в субэпидермальном слое; 8 – положение семязачатков в завязи перед опылением. *a* – антиподы, *acr* – осевой ряд клеток, *ec* – эпидермальные клетки, *ii* – внутренний интегумент, *n* – нуцеллус, *nc* – нуцеллярный колпачок, *nlc* – клетки латеральной зоны нуцеллуса, *oi* – наружный интегумент, *ov* – семязачаток. Масштабные линейки, мкм: 1 – 20, 2, 3, 5–7 – 10, 4 – 100, 8 – 50.

Fig. 6. Ovule structure in *Sedum kamschaticum* (1–4) and *S. palmeri* (5–8) (1–3, 5–7 – cross sections and 4, 8 – longitudinal sections).

1 – first stages of integument formation, in the nucellus there are megasporocyte and two parietal cells; 2 – many-layered nucellar cap; 3 – antiraphal region of the ovule on the level of antipodes of embryo sac, nucellus and both integuments are visible; 4 – position of ovules in the ovary before pollination; 5, 6 – the laying of the ovule in the placenta (arrow); 7 – ovular primordium, axial row of cells and periclinal divisions in the subepidermal layer are seen; 8 – position of ovules in the ovary before pollination. *a* – antipodes, *acr* – axial cell row, *ii* – inner integument, *n* – nucellus, *nc* – nucellar cap, *nlc* – cells of nucellus lateral zone, *oi* – outer integument, *ov* – ovule. Scale bars, μm : 1 – 20, 2, 3, 5–7 – 10, 4 – 100, 8 – 50.

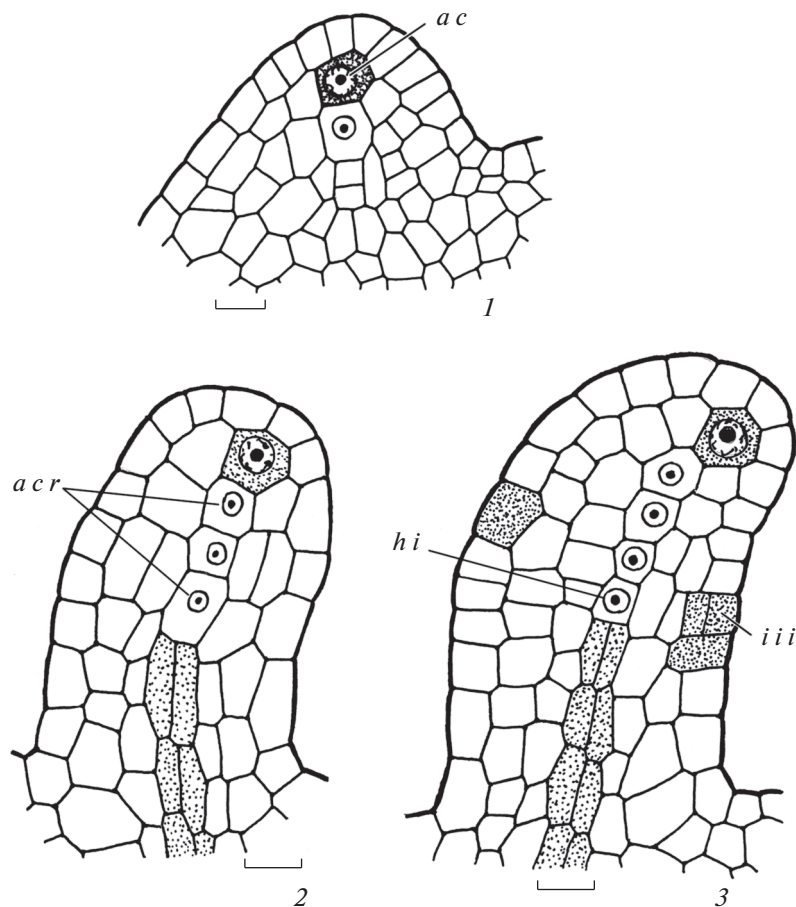


Рис. 7. Формирование примордия семязачатка у *Sedum kamschaticum*.

1 – семязачаток, возникающий на плаценте: выделение археспориальной клетки; 2, 3 – развивающийся примордий семязачатка, выделение осевого ряда клеток, инициалей латеральной и базальной областей нуцеллуса, гипостазы и внутреннего интегумента. *ac* – археспориальная клетка, *acr* – осевой ряд клеток, *hi* – инициалы гипостазы, *iii* – инициалы внутреннего интегумента. Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 7. Ovular primordium formation in *Sedum kamschaticum*.

1 – ovule arising on placenta, singling out archesporial cell; 2, 3 – developing ovular primordium; singling out axial cell row, initials of lateral and basal regions of nucellus, hypostase and inner integument. *ac* – archesporial cell, *acr* – axial cell rows, *hi* – hypostase initials, *iii* – inner integument initials. Scale bars, μm : 10.

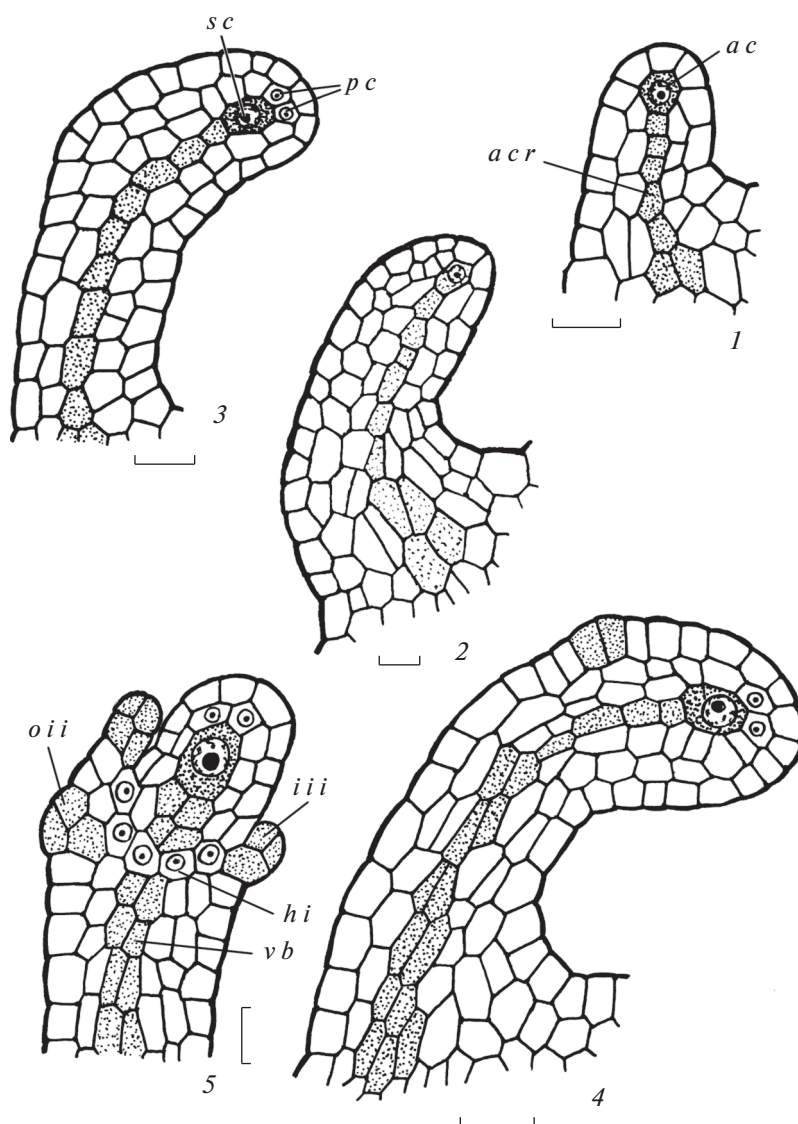


Рис. 8. Формирование примордия семязачатка у *Sedum palmeri*.

1, 2 – развивающийся примордий семязачатка, выделение археспориальной клетки и осевого ряда клеток; 3–5 – развивающийся примордий семязачатка, выделение спорогенной клетки (мегаспороцита), парietальных клеток, инициалей латеральной и базальной областей нуцеллуса, гипостазы, наружного и внутреннего интегументов. *ac* – археспориальная клетка, *acr* – осевой ряд клеток, *hi* – инициалы гипостазы, *iii* – инициалы внутреннего интегумента, *oii* – инициалы наружного интегумента, *pc* – парietальная клетка, *sc* – спорогенная клетка, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 8. Ovular primordium formation in *Sedum palmeri*.

1, 2 – developing ovular primordium, singling out archesporial cell and axial cell row; 3–5 – developing ovular primordium, singling out sporogenous cell (megasporeocyte), parietal cells, initials of lateral and basal regions of nucellus, hypostase, outer and inner integuments. *ac* – archesporial cell, *acr* – axial cell rows, *hi* – hypostase initials, *iii* – inner integument initials, *oii* – outer integument initials, *pc* – parietal cell, *sc* – sporogenous cell, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 10.

Интегументы преимущественно двухслойные (рис. 9, 3; 10, 1–3; 12, 1–4). Иногда они становятся 3-слойными в микропиллярной (рис. 9, 3; 10, 4; 12, 4) или в халазальной (рис. 10, 4; 6, 1) частях за счет периклинальных делений клеток внутренней эпидермы. В некоторых случаях наблюдается слияние внутреннего и наружного интегументов с дорсальной стороны, в результате чего образует-

ся синтетическая структура из 3–4 слоев (рис. 10, 3). При этом в латеральной области нуцеллуса происходит образование дополнительных слоев.

Семязачаток фуникулярный (фуникулус особенно длинный у *S. palmeri* – рис. 10, 1–4; 12, 1–3). Для него характерно рафе, возникающее в ходе конгенитального срастания фуникулуса и наружного интегумента с дорсальной стороны, при

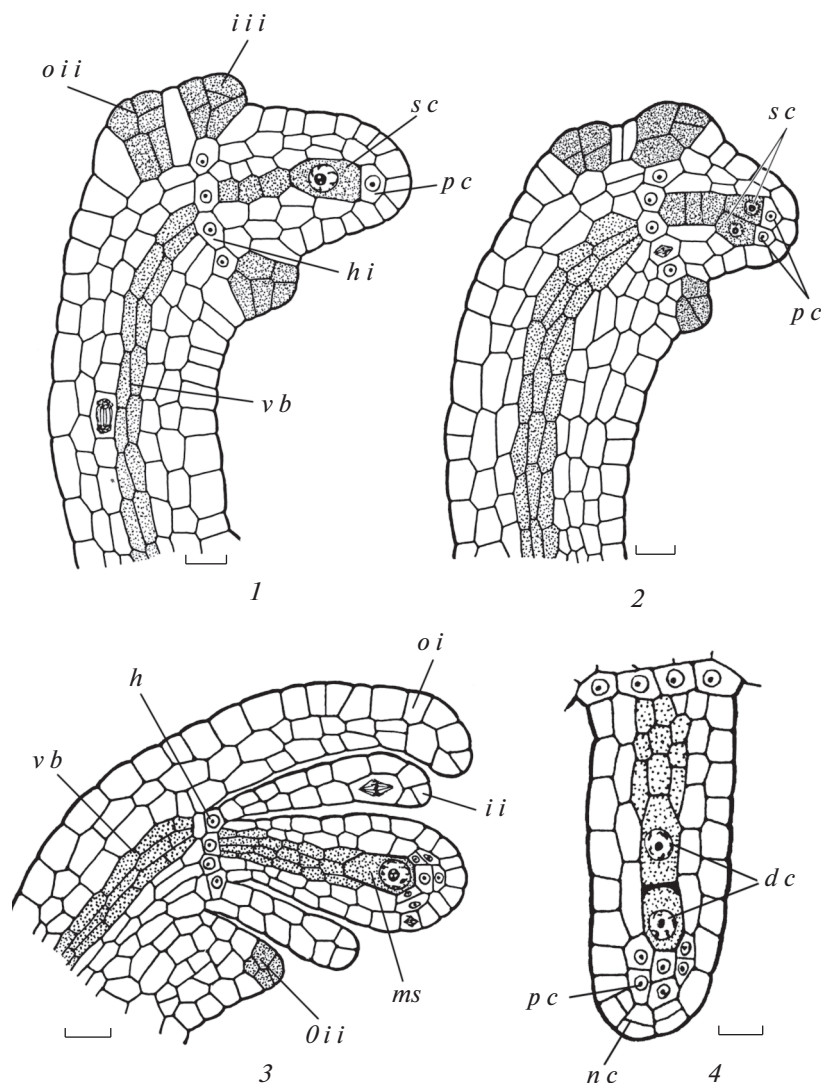


Рис. 9. Дифференциации структур семязачатка у *Sedum kamschaticum*.

Формирование интегументов за счет эпидермальных терминальных инициалей и слоя клеток гипостазы (1, 2), начало поворота семязачатка (1–3) и возникновение 2 спорогенных клеток (2), 2-слойной париеальной ткани, 3-слойного наружного интегумента (3) и 2-слойного постамента (4). *dc* – диада клеток, *h* – гипостазы, *hi* – инициалы гипостазы, *ii* – внутренний интегумент, *iii* – инициалы внутреннего интегумента, *ms* – мегаспороцит, *nc* – нуцеллярный колпачок, *oi* – наружный интегумент, *oii* – инициалы наружного интегумента, *pc* – париеальная клетка, *sc* – спорогенная клетка, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 9. Differentiation of ovule structures in *Sedum kamschaticum*.

Formation of integuments due to epidermal terminal initials and hypostase layer cells (1, 2), ovule bend beginning (1–3), arising of 2 sporogenous cells (2), 2-layered parietal tissue, 3-layered outer integument (3) and 2-layered postament (4). *dc* – dyad of cells, *h* – hypostase, *hi* – hypostase initials, *ii* – inner integument, *iii* – inner integument initials, *ms* – megasporocyte, *nc* – nucellar cap, *oi* – outer integument, *oii* – outer integument initials, *pc* – parietal cell, *sc* – sporogenous cell, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 10.

этом интегумент в области микропиле оказывается свободным, образуя вырост (рис. 9, 3; 10, 1). В основании внутреннего интегумента формируется 1-слойная гипостазы, которая в ходе развития становится 2-слойной (рис. 8, 5; 9, 1–3; 10, 1–4; 11, 1a, 4a; 12, 1–4).

Халаза составляет относительно небольшую часть семязачатка и может быть определена как мезохалаза (Shamrov, 2008). Проводящий пучок

из фуникулуса входит в халазу в виде воронки и оканчивается вблизи гипостазы. В проводящем пучке семязачатка формируются только тяжи (2–3) прокамбиальных клеток (рис. 10, 1–4; 11, 1a, 4a; 12, 1–3).

В некоторых клетках наружной эпидермы наружного интегумента, халазы и фуникулуса происходит отложение танинов (рис. 10, 4; 12, 2, 3).

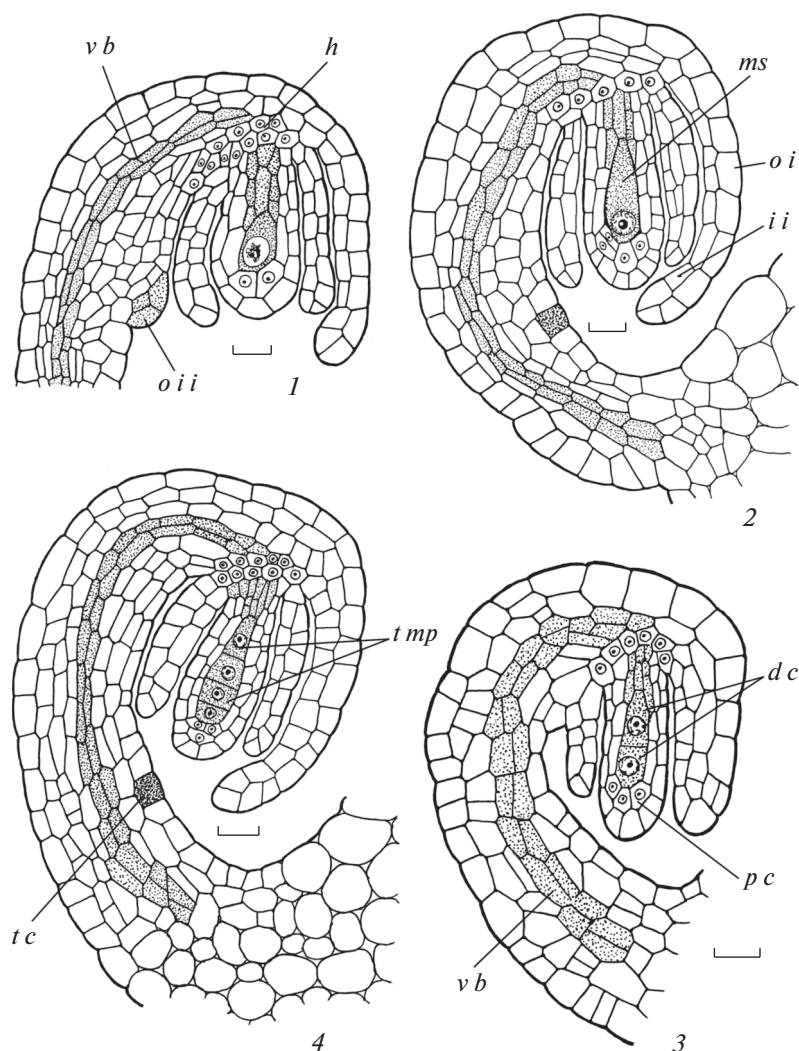


Рис. 10. Формирование структур семязчатка во время мегаспорогенеза у *Sedum palmeri*.

Семязчаток на стадии мегаспороцита (1, 2), диады клеток (3) и тетрады мегаспор (4), поворот семязчатка превышает 180° и он из анатропного становится гипертропным. *dc* – диада клеток, *h* – гипостаза, *ii* – внутренний интегумент, *ms* – мегаспороцит, *oi* – наружный интегумент, *oii* – инициалы наружного интегумента, *pc* – париетальная клетка, *tc* – танинсодержащие клетки, *tmp* – тетрада мегаспор, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 10. Formation of ovular structures during megasporogenesis in *Sedum palmeri*.

Ovule at the megasporocyte stage (1, 2), dyad of cells (3) and tetrad of megaspores (4), ovule bending exceeds 180° , and it turns from anatropous to hypertropous ovule. *dc* – dyad of cells, *h* – hypostase, *ii* – inner integument, *ms* – megasporocyte, *oi* – outer integument, *oii* – outer integument initials, *pc* – parietal cell, *tc* – tannin containing cells, *tmp* – tetrad of megaspores, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 10.

Семязчатки у обоих видов начинают формироваться как анатропные. Но уже во время мегаспорогенеза у *S. palmeri* за счет очень длинного фуникулуса поворот семязчатка относительно плаценты превышает 180° , что позволяет определить его морфологический тип как гипертропный (Savchenko, 1973). Он сохраняет прямую продольную ось, но микропиле обращено не к плаценте, а к фуникулусу (рис. 10, 1–4; 12, 1–3). У *S. kamschaticum* микропиле семязчатка тоже обращено в сторону фуникулуса, но при этом происходит искривление морфологической оси, и он стано-

вится геми-кампилотропным, согласно представлениям И.И. Шамрова (Shamrov, 2018) (рис. 11, 1a, 4a).

Археспорий, как правило, одноклеточный. Наблюдались случаи образования двух археспориальных, а затем и спорогенных (рис. 9, 2) клеток. Преобразование в мегаспороцит происходит с отделением париетальной клетки (рис. 8, 3–5; 9, 1–3; 10, 1, 2). Мегаспороцит, имеющий удлиненно-округлую форму, вступает в мейоз (рис. 9, 1; 10, 1, 2) и образования перегородок (сначала диада клеток) формируется линейная тетрада мега-

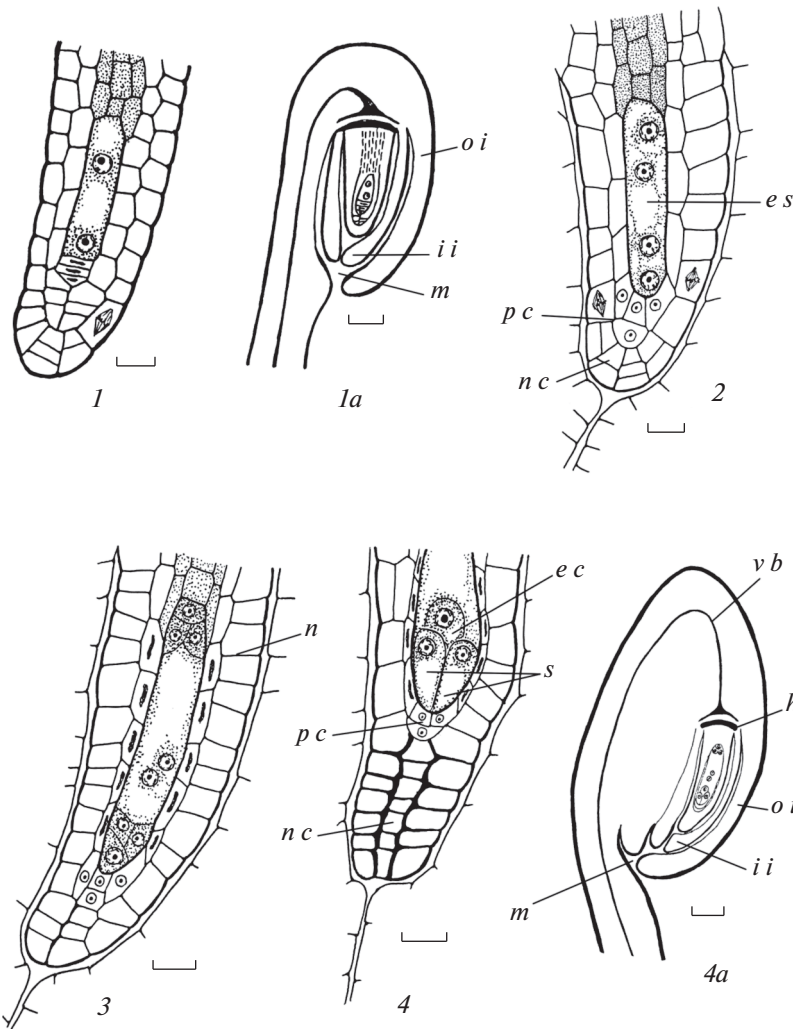


Рис. 11. Формирование структур семязачатка во время развития зародышевого мешка у *Sedum kamtschaticum*.

Семязачаток на стадиях 2-ядерного (1, 1а), 4-ядерного (2), сформированного (3) и зрелого (4, 4а) зародышевого мешка; формируется 6–7-слойный нуцеллярный колпачок; семязачаток из анатропного становится геми-кампилотропным. *ec* – яйцеклетка, *es* – зародышевый мешок, *h* – гипостаз, *ii* – внутренний интегумент, *m* – микропиле, *n* – нуцеллус, *nc* – нуцеллярный колпачок, *oi* – наружный интегумент, *pc* – париетальная клетка, *s* – синергида, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 1–4 – 10; 1а, 4а – 50.

Fig. 11. Formation of ovular structures during embryo sac development in *Sedum kamtschaticum*.

Ovule at the 2-nuclear (1, 1a), 4-nuclear (2), formed (3) and mature (4, 4a) embryo sac stages; 6–7-layered nucellar cap is formed; ovule from anatropous becomes hemi-campylotropous. *ec* – egg cell, *es* – embryo sac, *h* – hypostase, *ii* – inner integument, *m* – micropyle, *n* – nucellus, *nc* – nucellar cap, *oi* – outer integument, *pc* – parietal cell, *s* – synergid, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 1–4 – 10; 1a, 4a – 50.

спор (рис. 9, 4; 10, 3, 4). Зародышевый мешок развивается из халазальной (самой крупной в тетраде) мегаспоры по Polygonum-типу (рис. 11, 1–4). Перед оплодотворением он состоит из яйцеклетки и двух синергид (нитчатый аппарат выражен слабо), центральной клетки с двумя полярными ядрами и трех антипод, расположенных в форме треугольника (рис. 6, 3; 11, 4; 12, 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении гинецея у представителей сем. Crassulaceae обычно указывают, что он является

полимерно-апокарпным и состоит из 3–5 плодolistиков с верхней завязью. Плод часто образован многolistовкой. Имеются сведения, что у некоторых таксонов гинецей геми-синкарпный (*Aizopsis*, *Rhodiola*, *Pseudosedum*, *Sedum acre*) или полностью апокарпный (*Hylotelephium*). Некоторые представители *Rhodiola* имеют полулуночную завязь (Goncharova, 2006). Однако подробных исследований по строению гинецея в разных зонах и в ходе развития крайне мало и имеются лишь фрагментарные сведения.

Ранее нами было показано, что у *Kalanchoe laxiflora* Baker и *K. tubiflora* (Harv.) Raym.-Hamet

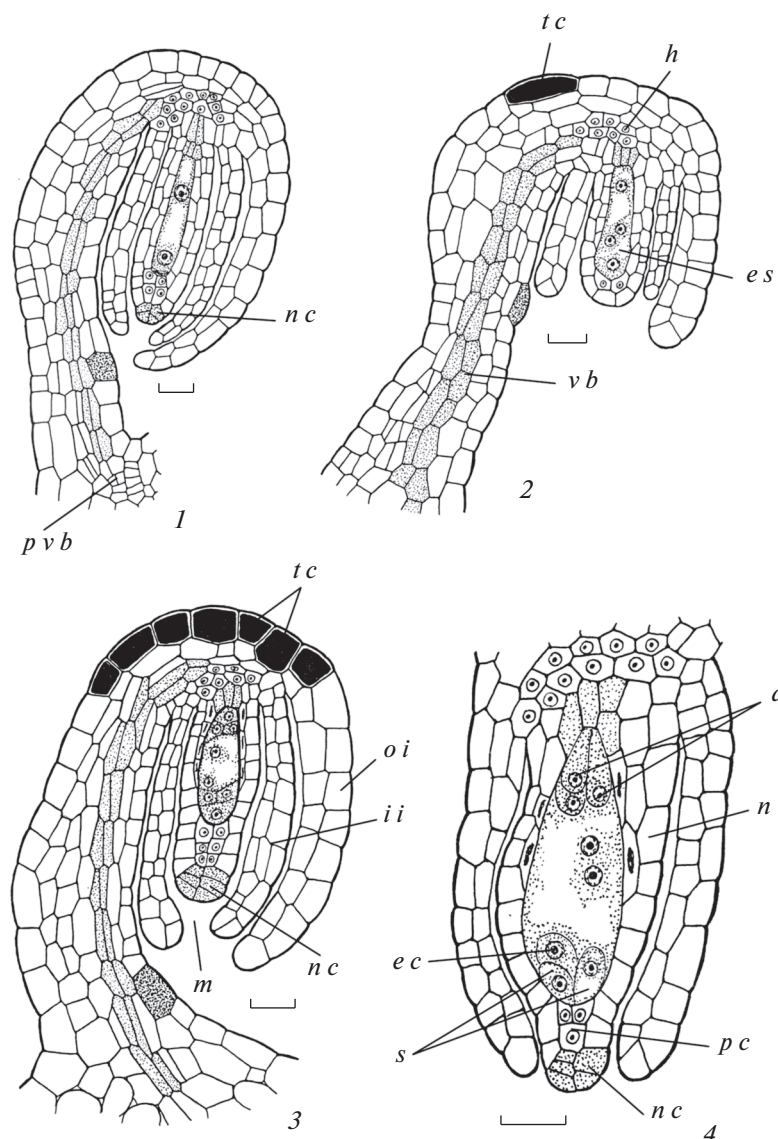


Рис. 12. Формирование структур семязачатка во время развития зародышевого мешка *Sedum palmeri*.

Семязчаток на стадиях 2-ядерного (1), 4-ядерного (2), сформированного (3) и зрелого (4) зародышевого мешка; формируется 2–3-слойный нуцеллярный колпачок. *a* – антиподы, *ec* – яйцеклетка, *es* – зародышевый мешок, *h* – гипостаза, *ii* – внутренний интегумент, *m* – микропиле, *n* – нуцеллус, *nc* – нуцеллярный колпачок, *oi* – наружный интегумент, *pc* – париетальная клетка, *p vb* – плацентарный проводящий пучок, *s* – синергида, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 1–3 – 10, 4 – 20.

Fig. 12. Formation of ovular structures during embryo sac development in *Sedum palmeri*.

Ovule at the 2-nuclear (1), 4-nuclear (2), formed (3) and mature (4) embryo sac stages; 2–3-layered nucellar cap is formed. *a* – antipodes, *ec* – egg cell, *es* – embryo sac, *h* – hypostase, *ii* – inner integument, *m* – micropyle, *n* – nucellus, *nc* – nucellar cap, *oi* – outer integument, *pc* – parietal cell, *p vb* – placental vascular bundle, *s* – synergid, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 1–3 – 10, 4 – 20.

гинеей из 4 плодолистиков не является типично апокарпным. В его нижней части формируется синкарпный фрагмент: протяженная синасцидатная 4-гнездная (стерильная в проксимальной и фертильная в дистальной областях) и короткая закрытая симпликатная зоны, при этом в последней произошло полное срастание плодолистиков (Anisimova, Shamrov, 2018). Подобное строение

гинеея характерно для *Sedum kamtschaticum* и *S. palmeri* (настоящее исследование). По сравнению с *Kalanchoe*, у видов *Sedum* типичный гинеей представлен 5 плодолистиками. Тем не менее, его строение в нижней части оказалось сходным при 5-гнездной завязи. Однако у *Sedum* синасцидатная зона полностью стерильная, а семязачатки, которые можно видеть на попереч-

ных срезах, относятся к симпликатной зоне. Таким образом, большая часть полимерно-апокарпного гинецея представлена пликатными и аппликатными зонами в каждом плодолистике. На основе особенностей строения нижней части завязи подобный полимерно-апокарпный гинецей был описан в рамках синасцидиатной вариации. Он характерен не только для Crassulaceae, но Arocynaceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae, Paeoniaceae, некоторых Ranunculaceae и др. (Shamrov, 2020).

У обоих видов *Sedum* отмечены отклонения в строении гинецея и цветка в целом: 4-членные у *S. palmeri*, как у видов *Kalanchoe*, и 6-членные у *S. kamtschaticum*. В 6-членных цветках 6-членным был не только гинецей, но андроцей, при этом наблюдалось объединение двух смежных плодолистиков в верхней части завязи. В 4-членных цветках 4-членными были не только гинецей, но и андроцей. В отдельных случаях при 4-членном гинецее андроцей и околоцветник оставались 5-членными. Иногда при 5-членных андроеце и околоцветнике в гинецее формировались 4 фертильных и один короткий стерильный плодолистик.

Данные по генезису и строению примордия семязачатка у видов сем. Crassulaceae были приведены ранее только для *Kalanchoe laxiflora* и *K. tubiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018). Результаты настоящего исследования по видам *Sedum* подтвердили эти сведения. Инициация семязачатка начинается с периклинальных делений клеток в субэпидермальном слое плаценты. В возникающем примордии хорошо выражена цито-гистологическая зональность (согласно представлениям Shamrov, 2008). Дифференциацию структур семязачатка запускает процесс формирования переходной зоны (в дальнейшем на ее базе возникает гипостаза). Одновременно с этим происходит выделение интегументов, выше уровня которых идентифицируется нуцеллус, а ниже — халаза и фуникулус.

У большинства изученных видов сем. Crassulaceae семязачаток анатропный, красинуцеллярный и битегмальный. Сначала формируется внутренний, а затем наружный интегументы. Оба интегумента 2-слойные (Schnarf, 1931; Subramanyam, 1970; Mandric, Golyshkin, 1973) либо 2–3-слойные (Bragina, 2001). У *Kalanchoe laxiflora* и *K. tubiflora* внутренний интегумент преимущественно 2-слойный и лишь в основании — 3-слойный у *K. laxiflora*. Наружный интегумент у обоих видов является 3-слойным (Anisimova, Shamrov, 2018). У *Sedum kamtschaticum* и *S. palmeri* (настоящее исследование) интегументы преимущественно двухслойные. Иногда они становятся 3-слойными в микропилярной или халазальной частях за счет периклинальных делений клеток внутрен-

ней эпидермы. В некоторых случаях наблюдается слияние интегументов с дорсальной стороны, в результате чего образуется синтетическая структура из 3–4 слоев.

В сем. Crassulaceae выделяют типы нуцеллуса в зависимости от числа париетальных клеток, характера их деления (поперечно или продольно относительно мегаспороцита) и наличия числа слоев в латеральной области (Mauritzon, 1930, 1933). Обычно клетки париетальной ткани начинают разрушаться во время развития зародышевого мешка. В ее строении выявлены различия. У *Rhodiola rosea* L. (= *Sedum roseum* (L.) Scop.), *S. maximum* (L.) Suter, *S. hispanicum* L. *Sempervivum hirtum* L., *S. thomayeri* Correvon париетальная ткань 1-слойная, представлена 1–3 клетками (Mandric, Golyshkin, 1973; Nikiticheva, 1985). Она может состоять из 2 слоев, в каждом из которых 2 у *Kalanchoe tubiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018) или 3 у *K. faustii* Font Quer (Nikiticheva, 1985) клетки. У *Kalanchoe crenata* (Andrews) Haw. (Rombach, 1911) и *K. laxiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018) париетальная ткань расположена в 4 слоя по 2 клетки в каждом. 4-слойная ткань обнаружена у видов *Sempervivum*, правда, без указания числа клеток в слоях (Jakobsson-Stiasny, 1913). У *Kalanchoe pinnata* и *K. daigremontiana* (Bragina, 2001) париетальная ткань образует осевой ряд над мегаспороцитом, состоящий из 3–4 этажей, при этом в каждом этаже имеется только по одной клетке. У *Sedum kamtschaticum* и *S. palmeri* париетальная ткань является 2–3-слойной с двумя-тремя клетками в каждом слое (настоящее исследование).

У ряда видов формируется нуцеллярный колпачок в виде клюва, состоящий из 2, как, например, у *Kalanchoe faustii* (Nikiticheva, 1985), *Sedum hispanicum* (Brzezicka Kozieradzka-Kiskurno, 2018) или из 2–3 слоев у *K. laxiflora* и *K. tubiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018). Его клетки либо клетки эпидермы нуцеллуса в микропилярной части имеют сильно утолщенные наружные и радиальные стенки, при этом ряд авторов (Subramanyam, 1967; Nikiticheva, 1985; Bragina, 2001) считают, что нуцеллярный колпачок преобразуется в дальнейшем в эпистазу. Детальное исследование, проведенное нами, показало, что нуцеллярный колпачок представлен 2–3 слоями у *Sedum palmeri* и 6–7 слоями у *S. kamtschaticum*. Перед оплодотворением его клетки приобретают признаки передаточных клеток и характеризуются массивными первичными полисахаридными стенками, которые образуют выросты внутрь протопластов, увеличивая поверхность плазмалеммы и играя важную роль в апопластном транспорте веществ. Эти клетки продуцируют наружу вещества полисахаридной природы и функционируют как нуцеллярный обтуратор. Эта особен-

ность строения нуцеллярного колпачка коррелирует с морфологическим типом семязачатка (подробнее ниже).

В нуцеллусе обычно не описывают процессы дифференциации тканей. У *Kalanchoe crenata* под зародышевым мешком отмечены 3–5 тяжей удлиненных клеток и формирование 2-слойной латеральной области на уровне антипод (Rombach, 1911). Проведенное нами исследование показало, что в нуцеллусе дифференцируется 3-слойный постамент и 2-слойный подиум у *K. laxiflora* и *K. tubiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018), а у *Sedum palmeri* и *S. kamtschaticum* только 2-слойный постамент (настоящее исследование).

Наличие гипостазы в основании внутреннего интегумента отмечалось только в одном исследовании (Bragina, 2001). По мнению этого автора, гипостаза 1-слойная. У изученных нами видов она сначала 1-слойная, а затем в ходе развития становится 2-слойной. Гипостаза представлена табличчатыми тонкостенными клетками с плотной цитоплазмой.

Для *Sedum palmeri* и *S. kamtschaticum* характерны некоторые специфические черты в развитии и строении семязачатков, что особенно проявилось в становлении их морфологических типов. Выше уже было отмечено, что у большинства видов сем. Crassulaceae описаны анатропные семязачатки. У обоих изученных нами видов они тоже начинают развиваться как анатропные с прямой продольной морфологической осью. Формально семязачаток у *S. palmeri* остается и далее анатропным. Однако, в связи с особенностями оплодотворения некоторые его структуры приобрели специфические черты, не свойственные анатропным семязачаткам. У этого вида уже во время мегаспорогенеза за счет очень длинного фуникулуса поворот семязачатка относительно плаценты превышает 180°, что характерно для цирцилотропных (закрученных) семязачатков, одним типом из которых является гипертропный (он сохраняет прямую продольную ось как в анатропном семязачатке, но микропиле обращено не к плаценте, а к фуникулусу). У *S. kamtschaticum* микропиле семязачатка тоже обращено в сторону фуникулуса, но при этом происходит искривление морфологической оси, и он становится геми-кампилотропным. Возникновение гипертропного и геми-кампилотропного семязачатков коррелирует с образованием у этих видов нуцеллярного клюва, особенно длинного у *S. kamtschaticum*, функционирующего в качестве обтуратора. У изученных видов не формируются другие типы обтуратора (фуникулярные, плацентарные, париетальные). К этому следует добавить, что у *S. kamtschaticum* почти все клетки внутренней эпидермы стенки плодolistиков заполнены танинами.

Что касается собственно эмбриональных структур, то их развитие происходит довольно сходно. Археспорий часто 1-клеточный или 1–2-клеточный, хотя у *Crassula nemorosa* (Eckl. et Zeyh.) Endl., *Sedum sempervivoides* Fisch. ex M. Bieb. и *S. chrysanthum* (Boiss. et Heldr. ex Boiss.) Raym.-Hamet обнаружено от 2 до 4–5 археспориальных клеток (Mauritzon, 1930, 1933; Subramanyam, 1967). Мегаспорогенез завершается образованием преимущественно линейной тетрады. Отмечены также изобилатеральная и Т-образная тетрады (Subramanyam, 1970). Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры преимущественно по Polygonum-типу. У *Sedum fabaria* W.D.J. Koch (= *Sedum telephium* L.) и *S. populifolium* Pall. var. *notarjanni* обнаружен Allium-тип развития (Subramanyam, 1967; Wojciechowicz, Samardakiewicz, 1998). Строение элементов зародышевого мешка типичное, хотя у *S. sempervivoides* синергиды образуют гаустории. Обычно небольшие антиподы становятся крупными у *S. fabaria* и развивают также гаустории. Иногда они делятся, формируя зародышеподобные структуры (Subramanyam, 1967; Wojciechowicz, Samardakiewicz, 1998). У *Sedum ternatum* в клетках зародышевого мешка, особенно в синергидах и яйцеклетке, накапливается крахмал (Subramanyam, 1963). У *Sedum hispanicum* выявлено наличие белков, липидов и нерастворимых полисахаридов в различных клетках женского гаметофита (Brzezicka, Kozieradzka-Kiszkurno, 2018).

Филогенетическая структура *Sedum* и близких ему таксонов остается слабо изученной. Проведен анализ филогенетической структуры триб *Aeonieae*, *Semperviveae* и *Sedaeae*, в состав которых входят виды *Sedum*, на основании сравнения 102 последовательностей гена *matK* хлоропластной ДНК. Полученные данные подтвердили результаты предыдущих исследований, основанных на других маркерах (Nikulin, Goncharov, 2017). Большинство видов *Sedum* относятся к трибе *Sedaeae*, находясь между кластером *Leucosedum* и кладой *Acre* (в последнюю помещен *S. palmeri*) (Nikulin, 2017). *S. kamtschaticum* (= *Phedicus kamtschaticus* (Fisch.) t'Hart) был отнесен к другой клade *Telephium* (Ham, 1995). Ранее при изучении пыльника было показано, что различия между этими видами касаются, главным образом, временных характеристик специализации клеток стенки микроспорангия (строения эпидермы, эндотеция и тапетума). Весь протопласт эпидермальных клеток у *S. kamtschaticum* заполнен 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 пост-

мейотический период различаются: у *S. kamtschaticum* происходит реорганизация в амeboидный, а у *S. palmeri* тапетум развивается без реорганизации (Anisimova, 2020). Среди признаков строения гинцея и семязачатка следует отметить следующие черты различия: у *S. kamtschaticum* — наряду с 5-членными обнаружены 6-членные цветки, отложение танинов происходит в клетках как наружной, так и внутренней эпидермы плодolistиков, число семязачатков в рядах на плаценте составляет 3–5, семязачатки геми-кампилотропные, с 6–7-слойным нуцеллярным колпачком в виде клюва; у *S. palmeri* — наряду с 5-членными выявлены 4-членные цветки, отложение танинов происходит только в клетках наружной эпидермы плодolistиков, число семязачатков в рядах на плаценте составляет 10–12, семязачатки гипертропные, с 2–3-слойным нуцеллярным колпачком в виде клюва.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по темам АААА-А18-118031690084-9 “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений”, АААА-А18-118051590112-8 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (сбор, обработка материала и обсуждение результатов) и № ГРНТИ 34.29.01 “Изучение и сохранение биологического разнообразия растений” (РГПУ им. А.И. Герцена) (описание результатов исследования).

Авторы благодарны Петровой Е.Д., Романовой Е.Л. за возможность сбора материала и ценные советы при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2016. Строение пыльника, микроспорогенез и пыльцевое зерно у *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). — Бот. журн. 101 (12): 1378–1389.
- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2020. Развитие и строение пыльника *Sedum kamtschaticum* и *Sedum palmeri* (Crassulaceae). — Бот. журн. 105 (11): 1093–1110. <https://doi.org/10.31857/S0006813620090021>
- [Anisimova, Shamgov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2018. Морфогенез гинцея и семязачатка у *Kalanchoe laxiflora* и *K. tubiflora* (Crassulaceae). — Бот. журн. 103 (6): 675–694. <https://doi.org/10.1134/S0006813618060017>
- [Bragina] Брагина Е.А. 2001. Репродуктивная биология живородящих растений (*Bryophyllum pinnatum* (Lam.) Oken, *B. daigremontianum* (Hamet et Per.) Berger и *Hammarbya paludosa* (L.) Ktze.): Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 359 с.
- Brzezicka E., Kozieradzka-Kiszkurno M. 2018. Ultrastructural and cytochemical aspects of female gametophyte development in *Sedum hispanicum* L. (Crassulaceae). — Protoplasma. 255: 247–261. <https://doi.org/10.1007/s00709-017-1155-3>
- [Goncharova] Гончарова С.Б. 2006. Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры Российского Дальнего Востока. Владивосток. 222 с.
- [Goncharova, Goncharov] Гончарова С.Б., Гончаров А.А. 2009. Молекулярная филогения и систематика цветковых растений семейства Толстянковых (Crassulaceae DC.) — Молекулярная биология. 43 (5): 856–865.
- 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.
- Jacobson-Stiasny E. 1913. Die specially Embryologie der Gattung *Sempervivum* im Vergleich zu den Befunden bei den anderen Rosales. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 89: 797–815.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- [Mandric, Golyshkin] Мандрик В.Ю., Голышкин Л.В. 1973. Эмбриологическое исследование семейства Crassulaceae. — Бот. журн. 58 (2): 263–272.
- Mauritzon J. 1930. Beitrag zur Embryologie der Crassulaceen. — Bot. Notiser. S. 233–250.
- Mauritzon J. 1933. Studien über die Embryologie der Familien Crassulaceae und Saxifragaceae. — Dis. Lund. 152 S.
- 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. — В кн.: 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.
- [Nikulin, Goncharov] Никулин В.Ю., Гончаров А.А. 2017. Молекулярно-филогенетическая характеристика *Sedum* (Crassulaceae) и близких ему родов на основании сравнения нуклеотидных последовательностей гена *matK* хлоропластной ДНК и его региона рибосомной ДНК. — Бот. журн. 102 (3): 309–328.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.
- Rombach S. 1911. Die Entwicklung der Samenknospen bei den Crassulaceen. — Rec. Trav. Bot. Néer. 8: 182–200.
- [Savchenko] Савченко М.И. 1973. Морфология семязачатка покрытосеменных растений. Л. 190 с.
- Schnarf K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin. 354 S.

- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 356 с.
- [Shamrov] Шамров. 2018. Особенности морфогенеза, разнообразие и возможные преобразования семязачатков цветковых растений. — Бот. журн. 103 (2): 163–186.
https://doi.org/10.1134/S0006813618020011
- Shamrov I.I. 2020. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms. — *Wulfenia*. 27: 145–182.
- 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. 1963. Embryology of *Sedum ternatum* Michx. — *J. Indian Bot. Soc.* 42A: 252–275.
- 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.
- Subramanyam K. 1970. Crassulaceae. — *Bull. Indian Nat. Sci. Soc.* 41: 84–89.
- Thiede J., Egli U. 2007. Crassulaceae DC. — In: *The families and genera of vascular plants*. Berlin. P. 83–118.
- Wojciechowicz M.K., Samardakiewicz M. 1998. The development of female gametophyte and antipodal embryo formation in *Sedum fabaria*. — *Biologia Plantarum*. 40 (2): 193–202.

GYNOECIUM AND OVULE STRUCTURE IN *SEDUM KAMTSCHATICUM* AND *SEDUM PALMERI* (CRASSULACEAE)

G. M. Anisimova^{a,#} and I. I. Shamrov^{a,b,##}

^a Komarov Botanical Institute RAS

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

^b Herzen State Pedagogical University of Russia

Moyka River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

[#]e-mail: galina0353@mail.ru

^{##}e-mail: ivan.shamrov@gmail.com

The development and structure of gynoecium, ovule, megasporogenesis and the formation of the embryo sac in *Sedum kamtschaticum* and *S. palmeri* (Crassulaceae) was studied for the first time. Polymerous-apocarpous gynoecium consists of 5 carpels. At the base of the ovary, a 5-locular syncarpous fragment is formed, namely synascidiate and a closed symplicate zones. But a great part of the ovary is presented by plicate and apiculate zones (apocarpous features). Deviations in the structure of the gynoecium and the flower as a whole were noted: 4-merous in *S. palmeri* and 6-merous in *S. kamtschaticum*.

The ovule initiation is preceded by periclinal cell divisions in the subepidermal layer of the placenta. The ovule is crassinucellate, bitegmic, funicular and mesochalazal, with hypostase. Archesporium is often one-celled. The tetrad of megaspores is linear, and the embryo sac develops according to Polygonum-type.

The data obtained are consistent with molecular-genetic studies which have shown the studied species belong to different clades of the genus *Sedum*. This is evidenced by differences in the structure of the microsporangium wall layers (epidermis, endothecium, and tapetum) (Anisimova, 2020). Among the traits of the structure of the gynoecium and the ovule, the following differences should be noted: in *S. kamtschaticum*, 6-merous flowers were found along with 5-merous ones, the deposition of tannins occurs in the cells of both the outer and inner epidermis of each carpel, the number of ovules in the rows on the placenta is 3–5, the ovules are hemi-campylotropous, with a 6–7-layered nucellar beak; in *S. palmeri* — along with 5-merous flowers, 4-merous flowers are revealed, the deposition of tannins occurs only in the cells of the outer epidermis of each carpel, the number of ovules in the rows on the placenta is 10–12, the ovules are hypertropous, with a 2–3-layered nucellar beak.

Keywords: gynoecium, ovule, megasporogenesis, embryo sac, Crassulaceae, *Sedum*, *Sedum kamtschaticum*, *S. palmeri*

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants”, “Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, natural and artificial models of their realization” (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration Nos. AAAA-A18-

118031690084-9, AAAA-A18-118051590112-8 — collecting material, its treatment and result discussion), and “Study and conservation of plant biological diversity” (Herzen State Pedagogical University of Russia, No. 34.29.01 — description of the study results).

The author is grateful to E.D. Petrova and E.L. Romanova for valuable advice and assistance in carrying out the work.

REFERENCES

- Anisimova G.M. 2016. Anther structure, microsporogenesis and pollen grain in *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 101 (12): 1378–1389 (In Russ.).
- Anisimova G.M. 2020. Anther development and structure in *Sedum kamschaticum* and *Sedum palmeri* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 105 (11): 1093–1110 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620090021>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2018. Gynoecium and ovule morphogenesis in *Kalanchoe laxiflora* and *K. tubiflora* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 103 (6): 675–694 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618060017>
- Bragina E.A. 2001. Reproductive biology of viviparous plant (*Bryophyllum pinnatum* (Lam.) Oken, *B. daigremontianum* (Hamet et Per.) Berger and *Hammarbya paludosa* (L.) Ktze.): Diss. ... cand. biol. nauk. St. Petersburg. 359 p. (In Russ.).
- Goncharova S.B. 2006. Subfamily Sedoideae (Crassulaceae) of flora of the Russian Far East. Vladivostok. 222 p. (In Russ.).
- Goncharova S.B., Goncharov A.A. 2009. Molecular phylogeny and systematics of flowering plants from family Crassulaceae DC. – Molecular Biology. 43 (5): 856–865 (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.
- Jacobson-Stiasny E. 1913. Die specially Embryologie der Gattung *Sempervivum* im Vergleich zu den Befunden bei den anderen Rosales. – Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 89: 797–815.
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Mandric V.Yu., Golyshkin L.V. 1973. Embryological investigation of Crassulaceae family. – Bot. Zhurn. 58 (2): 263–272 (In Russ.).
- Mauritzon J. 1930. Beitrag zur Embryologie der Crassulaceen. – Bot. Notiser. S. 233–250.
- Mauritzon J. 1933. Studien über die Embryologie der Familien Crassulaceae und Saxifragaceae. – Dis. Lund. 152 S.
- 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. – In: 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 nucleotide sequence of nuclear and chloroplast DNA: Diss. ... cand. biol. nauk. Vladivostok. 114 p. (In Russ.).
- Nikulin V.Yu., Goncharov A.A. 2017. Molecular-phylogenetic characterization of *Sedum* (Crassulaceae) and closely related genera based on cpDNA gene *matK* and its rDNA sequence comparisons. – Bot. Zhurn. 102 (3): 309–328 (In Russ.).
- Pausheva Z.P. 1974. Workshop on cytology of plants. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Rombach S. 1911. Die Entwicklung der Samenknospen bei den Crassulaceen. – Rec. Trav. Bot. Néer. 8: 182–200.
- Savchenko M.I. 1973. Ovule morphology of angiosperms. Leningrad. 190 p. (In Russ.).
- Schnarf K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin. 354 S.
- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 356 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2018. Peculiarities of morphogenesis, diversity and possible transformations of ovules in flowering plants. – Bot. Zhurn. 103 (2): 163–186 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618020011>
- Shamrov I.I. 2020. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms. – Wulfenia. 27: 145–182.
- 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. 1963. Embryology of *Sedum ternatum* Michx. – J. Indian Bot. Soc. 42A: 252–275.
- 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.
- Subramanyam K. 1970. Crassulaceae. – Bull. Indian Nat. Sci. Soc. 41: 84–89.
- Thiede J., Eggli U. 2007. Crassulaceae DC. – In: The families and genera of vascular plants. Berlin. P. 83–118.
- Wojciechowicz M.K., Samardakiewicz M. 1998. The development of female gametophyte and antipodal embryo formation in *Sedum fabaria*. – Biologia Plantarum. 40 (2): 193–202.