

РАННИЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА И РАЗМНОЖЕНИЯ *ADONIS VERNALIS* (RANUNCULACEAE) В УСЛОВИЯХ КРЫМА

© 2021 г. С. В. Шевченко^{1,*}, Н. В. Марко^{1,**}

¹ Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
пгт. Никита, Ялта, Крым, 298648, Россия

*e-mail: shevchenko_nbs@mail.ru

**e-mail: nataly-marko@mail.ru

Поступила в редакцию 17.03.2020 г.

После доработки 02.11.2020 г.

Принята к публикации 10.11.2020 г.

В работе представлены результаты изучения процессов опыления, оплодотворения, эндоспермо- и эмбриогенеза у редкого вида флоры Крыма *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae). Описаны также процессы семяобразования и диссеминации. Показано, что основной стратегией выживания *A. vernalis* в Крыму является семенное размножение и боковая вегетативная партикуляция. Для данного вида характерно наличие полового процесса и отсутствие апомиксиса. Основной тип опыления – аллогения. К причинам редкости *A. vernalis* можно отнести отрицательное антропогенное воздействие, критические показатели реальной семенной продуктивности (до 40%) и всхожести семян, а также наличие малого количества проростков в ценопопуляциях, что наряду с долголетием особей способствует длительному удержанию видом территории, но не обеспечивает его значительное расселение.

Ключевые слова: *Adonis vernalis*, опыление, оплодотворение, эндоспермогенез, эмбриогенез, семенная продуктивность

DOI: 10.31857/S0006813621040128

Одной из актуальных задач современной ботаники является разработка тактики и стратегии сохранения видов растений, которые находятся под угрозой исчезновения. Знание репродуктивной биологии позволяет установить причины образования аберрантных семязачатков и стерильности мужской генеративной сферы, дегенерации зародыша и эндосперма, нарушения процессов семяобразования и диссеминации и, в целом, причины снижения численности растений с целью последующей разработки приемов их сохранения. Особое значение имеет группа дикорастущих растений, обладающих лекарственными свойствами, а также высокой декоративностью. К таким видам с полным основанием можно отнести *Adonis vernalis* L. из семейства Ranunculaceae. Это ценное лекарственное и декоративное растение, имеющее 3-й природоохранный статус. В Крыму вид произрастает в степной и предгорной зонах, на яйлах (Zhivotenko, 2000; Red Book..., 2015). Природный ареал его охватывает Западную и Центральную Европу, Пиренеи, Балканы, Предкавказье, Сибирь и Крым (Adolf, 1930). Несмотря на довольно широкий природный ареал и продолжительность жизни особей, которая превышает 100 лет (Poshkurlat, 1975a), численность

A. vernalis значительно сокращается (Lux, Kryukova, 1973; Shevchenko, 1986; Parubok, 2002). Размножение данного вида в ботанических садах и питомниках семенным путем также затруднено (Larin et al., 1952; Axerold, 1961; Mukovkina, 1974; Melnik, Parubok, 2000). Вследствие этого вид взят под охрану и включен в региональные Красные книги России (Red Book..., 2015; Red Book..., 2018). Эмбриологические особенности *A. vernalis* наряду с другими представителями семейства Ranunculaceae исследовала Е.Л. Кордюм (Kordyum, 1959, 1961, 1978), основное внимание при этом было уделено формированию элементов зародышевого мешка, однако вопросы эмбрио- и эндоспермогенеза освещены недостаточно. В работах индийских ученых представлены результаты исследования эмбриогенеза различных видов рода *Adonis*, но данный вид ими не изучался (Bhandari, 1962, 1966; Vijayaraghavan, 1970). Нами проведено изучение репродуктивной биологии *A. vernalis* с целью пополнения сведений по общей эмбриологии цветковых растений и выяснения причин снижения численности вида в пределах природного ареала (Marko, 2005; Marko, Shevchenko, 2005; Shevchenko et al., 2010). Целью данной работы было также выявление особенностей опыле-

ния, оплодотворения, эмбриогенеза, семяобразования и воспроизведения и размножения *A. vernalis* в условиях естественного произрастания в предгорном Крыму для разработки приемов оптимизации возобновления и размножения данного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Adonis vernalis L. — многолетнее поликарпическое травянистое растение, высотой 10–40 см. В условиях Крыма цветет в марте — апреле, плодоносит в июне. Стебель — моноциклический, дважды-трижды разветвленный, прямостоячий или слабо отклоненный, неопушенный, густооблиственный, у ювенильных особей — простой. Листья очередные, сидячие, неопушенные, в очертании пятиугольные, ярко-зеленые, дважды или трижды-перисторазделенные на узколинейные или щетинковидные доли (Крыукова et al., 1980). В нижней части стебля имеются коричневые чешуи, в пазухах которых закладываются почки возобновления. Корневище восходящее, почти вертикальное, неразветвленное, короткое, черно-бурое (Golubev, 1962, 1967; Ziman, 1985).

A. vernalis — гемикриптофит, ксеромезофит, гелиофит, гликофит, степной энтроф (Golubev, 1996). Вид светолюбивый, теплолюбивый, не требовательный к количеству осадков, распространен в низинах и по склонам холмов, сопровождает степные и лесостепные растительные сообщества, особенно на известковых и каменистых склонах (Golubev, 1996; Крыукова et al., 1980). Основными местообитаниями являются степи с мезофильным разнотравьем и в меньшей степени типчаковые и ковыльные степи (Poshkurlat, 1970), а также остепненные луга по всему Крыму, в предгорьях и яйлах (Lux, Крыукова, 1973).

Основные наблюдения и фиксацию растительного материала проводили в ценопопуляции предгорного Крыма (окрестности с. Лозовое Симферопольского р-на). Фенологические наблюдения проводили по методике Г.Н. Зайцева (Zaitsev, 1978), для точного определения фенофаз у *A. vernalis* использовали методику Акош Мате (Mate, 1977). В исследованиях цветения и опыления использовали методики А.Н. Пономарева (Ponomarev, 1960), В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина (Golubev, Volokitin, 1986). Видовая принадлежность насекомых-опылителей была определена ведущим научным сотрудником лаборатории энтомологии и фитопатологии Никитского ботанического сада, д.б.н. А.А. Хаустовым. Изучение морфологической структуры генеративных органов цветка, а также наблюдения за ходом раскрытия пыльников и рыльца проводили на растениях в лабораторных условиях под микроскопом МБС-9. Морфологические описания составлены согласно терминологии А. А. Федорова и З.Т. Ар-

тюшенко (Fedorov, Artyushenko, 1975; Artyushenko, 1986). Анализ зрелой пыльцы проводили на временных препаратах, окрашенных ацетоорсеином, под микроскопом JenaVal 2 фирмы CarlZeiss (Germany) в десяти полях зрения. Для выяснения возможности завязывания семян у *A. vernalis* при самоопылении, а также проверки его способности к апомиксису проводили изоляцию 30 бутонов длиной 10–12 мм, часть бутонов кастрировали. Опыт с изоляцией и кастрацией цветков проводили в течение двух сезонов. Приготовление постоянных препаратов осуществляли по общепринятым методикам (Romeis, 1954; Pausheva, 1988). Препараты с толщиной срезов 10–12 мкм окрашивали метиловым зеленым и пиронином, а также гематоксилином по Гейденгайну с подкраской алциановым синим (Shevchenko et al., 1986; Shevchenko, Chebotar, 1992; Zhinkina, Voronova, 2000). Анализ постоянных препаратов проводили под микроскопом JenaVal 2 (CarlZeiss, Germany), рисунки выполняли с помощью рисовальных аппаратов РА-4 и РА-6, микрофотографии получены при использовании цифрового фотоаппарата Canon A-80.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Цветки *A. vernalis* крупные, 40–70 мм в диаметре, обоеполые, симметричные, актиноморфные, полные, верхушечные, одиночные, расположенные на верхушках побегов. Чашечка и венчик — опадающие. Чашечка подпестичная, имеет 5 свободных чашелистиков, расположенных горизонтально. Чашелистики обратнойцевидные, вдвое короче венчика, с наружной стороны они зеленовато-серые, негусто покрыты короткими волосками, с внутренней стороны голые, желто-зеленые. Венчик раздельнолепестной, имеет 16–18 лепестков (Marko, 2009). Лепестки ланцетовидные или удлинненно обратнойцевидные 20–30 мм длиной, цельные, с заостренной верхушкой и слабо выраженными зубцами по краю. Окраска лепестков золотисто-желтая, поверхность глянцева.

Андроцей *A. vernalis* представлен многочисленными желтыми тычинками, короче венчика. Стенка микроспорангия формируется по типу двудольных: эндотений и средние слои возникают из наружного париетального слоя, а в тапетум преобразуются клетки внутреннего париетального слоя. Мейоз в микроспороцитах, в основном, протекает нормально и синхронно внутри одного пыльника. Однако в некоторых пыльниках отмечены случаи нарушения хода мейоза, такие, как цитомиксис, выброс хромосом за пределы акроматинового веретена, отставание хромосом при их расхождении в анафазе I. Зрелые пыльцевые зерна двуклеточные, сферической формы, трехпоровые, изредка — четырехпоровые.

Гинецей полимерно-апокарпный с многочисленными (до 100) сидячими плодолистиками, спирально расположенными на коническом удлиненном цветоносе. Завязи опушенные, обратнойцевидные, желтые или светло-зеленые. В полураскрытом цветке все пыльники закрыты. Исследование показало, что пыльники одного цветка находятся на разных стадиях развития — в пыльниках периферических кругов проходит дифференцирующий митоз в микроспорах, приводящий к образованию пыльцевого зерна, а в пыльниках центральных кругов имеются лишь микроспоры. Женская генеративная сфера в это время готова к опылению и оплодотворению, что свидетельствует о наличии у изученного вида дигогамии в виде протогинии. Через сутки начинают вскрываться пыльники наружного круга тычинок. Многочисленные рыльца, скученные в центре цветка, окружены как бы венцом столь же многочисленных тычинок, примерно половина рылец выступает над пыльниками, предоставляя возможность их опыления пыльцой с других цветков.

Все цветки идентичны, в каждом из них андроцей и гинецей пространственно разделены, то есть в этот период в цветках *A. vernalis* наблюдается геркогамия (Marko, 2009). В течение 1–2 дней раскрываются все пыльники наружного круга (некоторые из них в пол-оборота закручиваются по спирали) и большая часть пыльников среднего круга тычинок, тычиночные нити принимают вертикальное положение (над пыльниками выступает уже 1/3 часть гинецея). Но, тем не менее, автогении препятствуют внутренние тычинки, пыльники которых в это время закрыты и смыкаются друг с другом цельным кругом, образуя во круг завязей своеобразный щит.

В завязи каждого плодолистика закладывается по одному семязачатку. Семязачаток анатропный, с коротким фуникулусом, крассинуцеллярный, битегмальный. Внутренний интегумент обычно двух-, нередко трехслойный, наружный интегумент более мощный — трех-, четырехслойный. Нуцеллус двуслойный, в латеральной зоне — трехслойный. Со стороны фуникулуса формируется фуникулярный obturator. Микропиле узкое, длинное, прямое, представлено только эндостомом. В процессе развития семязачатка возможны некоторые отклонения, например, недоразвитие интегументов, отсутствие оперкулула. Согласно нашим наблюдениям, у *A. vernalis* могут формироваться зародышевые мешки двух типов — Polygonum и Allium (Marko, 2005), что было также отмечено и у *Adonis chrisocyathys* (Bhandari, 1962, 1966).

Основной способ переноса пыльцы у *A. vernalis* — энтомофилия. Опылителем, активно посещающим цветки, является *Apis mellifera* L., причем пе-

ренос пыльцы насекомыми осуществлялся как на цветки, принадлежащие одному растению (гейтоногения), так и на цветки разных растений того же вида (ксеногения). По мнению Е.И. Демьяновой (Demjanova, 2000), у дигогамных растений перенос пыльцы на цветки этого же растения может рассматриваться как резервный способ опыления при несостоявшемся перекрестном опылении.

Следует отметить, что для *A. vernalis* свойственна протогиния, и женская генеративная сфера готова к оплодотворению раньше, чем созревает пыльца. Однако, у данного вида в конце цветения цветка возможны автогения (самоопыление) и дальнейшая автогамия. Кроме того, для *A. vernalis* характерно наличие на одном растении довольно большого количества цветков, находящихся на разных стадиях развития, что в определенной степени может способствовать гейтоногамии. По мнению Н.П. Старшовой (Starshova, 2000), протогиния у растений носит приспособительный характер и является более эффективным механизмом, препятствующим самоопылению, чем протандрия. В результате эффективного опыления и оплодотворения у *A. vernalis* образуются плоды — многоорешки. Эксперименты на наличие формирования апомиктических семян (кастрация тычинок) и изоляция цветков в естественных условиях произрастания дали отрицательный результат. В большинстве случаев завязи, а затем и формирующиеся плодики чернели и увядали. Лишь на одном растении в результате самоопыления образовалось 5 партенокарпических плодов (всего было опылено 106 плодолистиков).

Наблюдения показали, что в конце первой декады апреля (приводимые фенологические даты относятся к цветкам на побегах I порядка, для цветков на побегах второго порядка сроки сдвигаются в соответствии с ритмами их развития на 5–7 дней), вскоре после раскрытия цветка *A. vernalis*, в зародышевых мешках происходят процессы оплодотворения. В это время собственные пыльники в цветках еще не вскрыты, и оплодотворение осуществляется пыльцой других цветков. Иногда оплодотворение можно наблюдать перед раскрытием цветка в полураскрытых бутонах, длина которых составляет 17–18 мм, когда в них проникают насекомые и привносят пыльцу с других цветков. Для *A. vernalis* характерна порогамия (рис. 1). Пыльцевая трубка содержит ядро вегетативной клетки и два червеобразных спермия. Пройдя сквозь микропиле, она входит в зародышевый мешок через одну из синергид, в которую и изливает свое содержимое. При этом в синергиде происходит изменения ядра и цитоплазмы. Ядро синергиды сжимается, уменьшаясь в объеме, а впоследствии дегенерирует. В цитоплазме исчезает крупная вакуоль, цитоплазма становится гомогенной и хорошо окра-

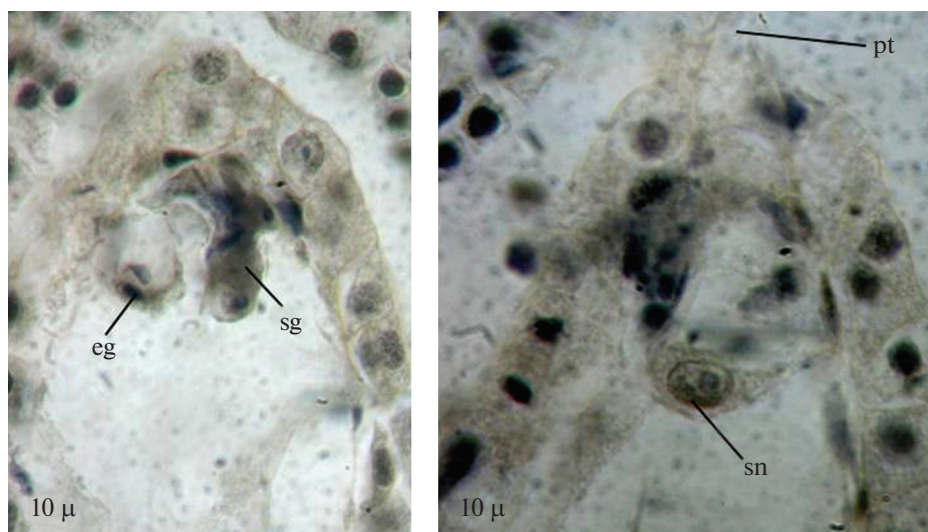


Рис. 1. Порогамия и сингамия у *Adonis vernalis* (pt — пыльцевая трубка, sn — сингамия, sg — синергида, eg — яйцеклетка).
Fig. 1. Porogamy and syngamy in *Adonis vernalis* (pt — pollen tube, sn — syngamy, sg — synergid, eg — egg-cell).

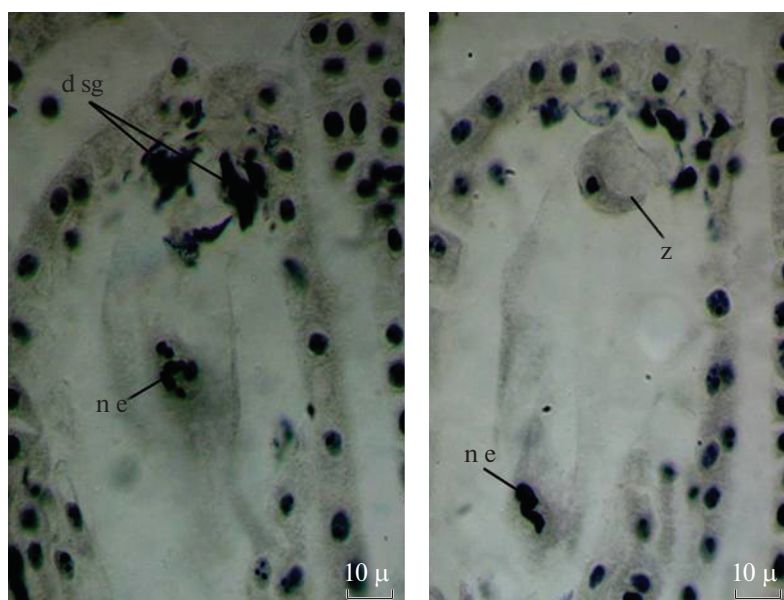


Рис. 2. Зародышевый мешок *Adonis vernalis* на стадии двуядерного эндосперма (два последовательных среза): d sg — де-генерирующая синергида, n e — ядро эндосперма, z — зигота.
Fig. 2. Embryo sac of *Adonis vernalis* at the stage of binuclear endosperm (two consecutive sections): d sg — degenerating synergid, n e — nucleus of the endosperm, z — zygote.

шивается гематоксилином по Гейденгайну. Впоследствии один спермий направляется к яйцеклетке, другой — к центральной клетке. Слияние гамет у *A. vernalis* осуществляется по премитотическому типу.

Слияние спермия с центральной клеткой (тройное слияние) происходит раньше, чем сингамия. Деление первичного ядра эндосперма также идет намного раньше деления ядра зиготы и не сопровождается цитокинезом, а образующиеся

дочерние ядра расходятся к противоположным полюсам и свободно располагаются в тяже цитоплазмы, что позволяет предположить у *A. vernalis* нуклеарный тип эндоспермогенеза (рис. 2). На стадии 4-ядерного эндосперма в формирующихся семенах *A. vernalis* еще можно наблюдать антиподы.

По нашим наблюдениям, зигота приступает к делению тогда, когда эндосперм представлен множеством ядер. Е.Л. Кордюм (Kordyum, 1961) у

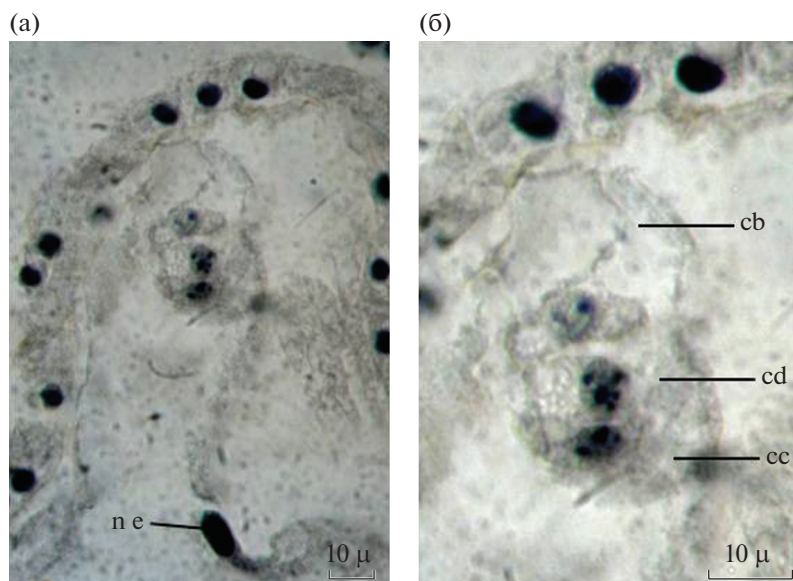


Рис. 3. Трехклеточный проэмбрио *Adonis vernalis*: а – микропиллярная часть зародышевого мешка; б – трехклеточный проэмбрио (обозначения в тексте).

Fig. 3. Three-celled proembryo of *Adonis vernalis*: a – micropylar part of the embryo sac; b – three-celled proembryo (see the text for notation).

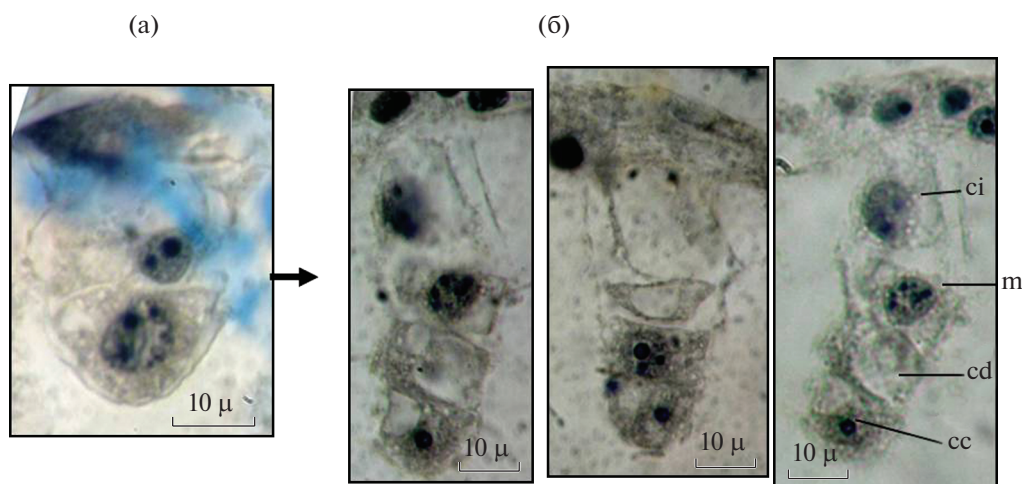


Рис. 4. Линейная тетрада проэмбрио (обозначения в тексте).

Fig. 4. Linear tetrad of embryo (see the text for notation).

некоторых представителей сем. Ranunculaceae, в том числе у *A. vernalis*, наблюдала деление зиготы при многоядерном эндосперме. Согласно данным N.N. Bhandari (1966), у однолетних видов рода *Adonis* деление зиготы происходит на стадии 64-ядерного эндосперма. После поперечного деления зиготы происходит поперечное деление апикальной клетки (*ca*) с образованием верхней (*cc*) и нижней (*cd*) клеток (рис. 3). Впоследствии поперечно делится базальная клетка (*cb*) с образованием нижней клетки (*ci*) и средней клетки (*m*), в результате чего формируется линейная тетрада проэмбрио (рис. 4). Стадию линейной тетра-

ды проэмбрио (рис. 4) мы наблюдали в конце апреля, когда в цветке *A. vernalis* опали чашечка и венчик.

Затем происходит первое вертикальное деление клеток проэмбрио. Обычно сначала вертикально делятся верхние (*cc*), а затем нижние (*cd*) производные апикальной клетки (рис. 4, 5). На этой стадии еще видны остатки дегенерирующих синергид (рис. 5).

После заложения первых вертикальных перегородок, в производных апикальной клетки (*cc* и *cd*), происходит второе вертикальное деление в

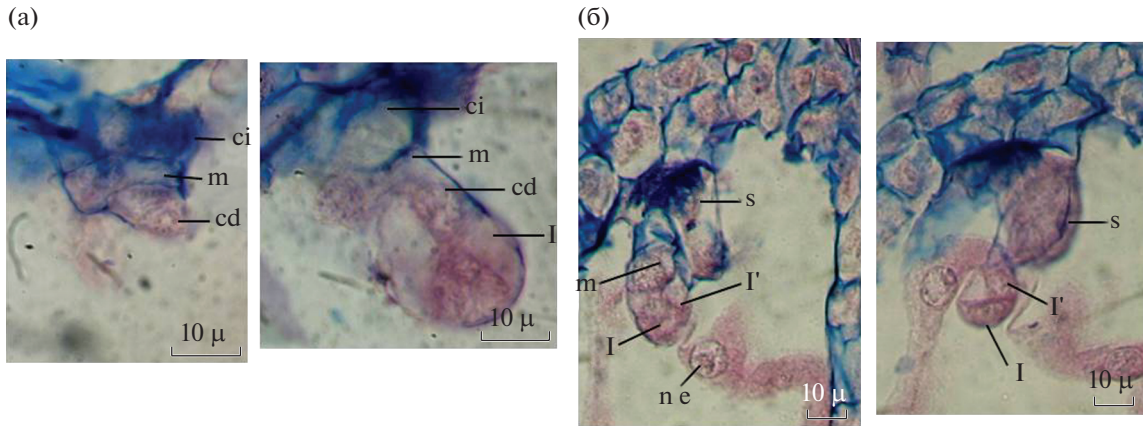


Рис. 5. Закладка вертикальных перегородок в проэмбрио *Adonis vernalis*: а, б – последовательные этапы (обозначения в тексте).

Fig. 5. Laying vertical partitions in proembryo of *Adonis vernalis*: а, б – sequential stages (see the text for notation).

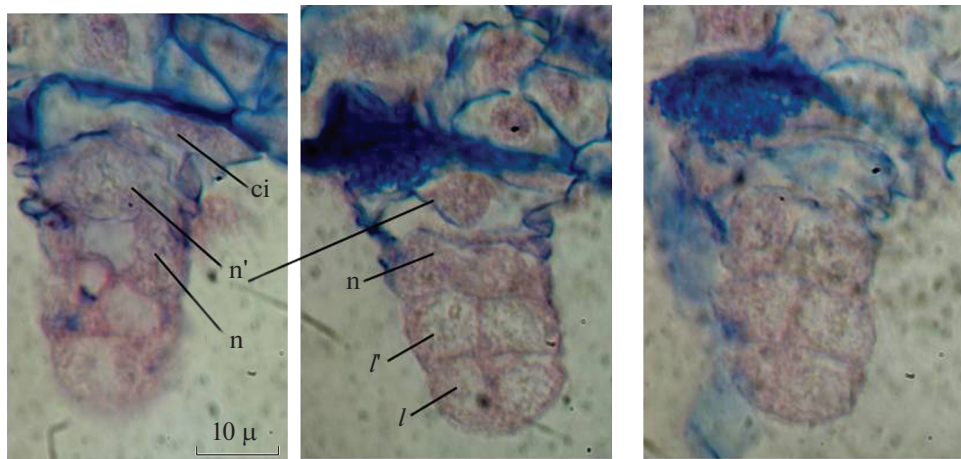


Рис. 6. Проэмбрио *Adonis vernalis* на стадии октантов (серия последовательных срезов).

Fig. 6. Proembryo of *Adonis vernalis* on the octant stage (series of consecutive sections).

плоскости, расположенной под прямым углом к плоскости первого вертикального деления (рис. 6). В результате этого деления в обоих ярусах производных апикальной клетки (*cc* и *cd*) образуется по 4 клетки. Таким образом, на апикальном конце проэмбрио образуются октанты: восемь клеток, которые располагаются в два яруса (этажа) – *I* и *I'* (рис. 6). Средняя клетка (*m*), делится поперечно, а затем продольно, продуцируя клетки *n* и *n'* (рис. 6). Поперечные деления производных базальной клетки (*ci* и *m*) приводят к образованию суспензора – *s*. Характер ориентации стенок и последовательность клеточных делений проэмбрио свидетельствуют о том, что эмбриогенез *A. vernalis* проходит по Solanad-типу (Johansen, 1950), поскольку для данного вида характерно образование линейной тетрады клеток проэмбрио и образование основных органов зародыша из произ-

водных клетки *ca*, а подвеска и гипофизиса – из производных клетки *cb*. Необходимо отметить, что на стадии октантов наблюдается переход эндосперма из ценоцитной стадии развития в клеточную. В пристенной цитоплазме между ядрами появляются клеточные перегородки (рис. 7).

Закладка клеточных перегородок в эндосперме происходит от периферии к центру (центростремительно) и сопровождается активными, преимущественно синхронными, делениями его ядер. В связи с этим периферические клетки эндосперма имеют правильную прямоугольную форму (рис. 8). Ко времени формирования глобулярного зародыша весь эндосперм становится клеточным (рис. 8).

Во второй декаде мая, незадолго до диссеминации (в плоде длиной 18–20 мм), в семенах формируется глобулярный зародыш, который имеет

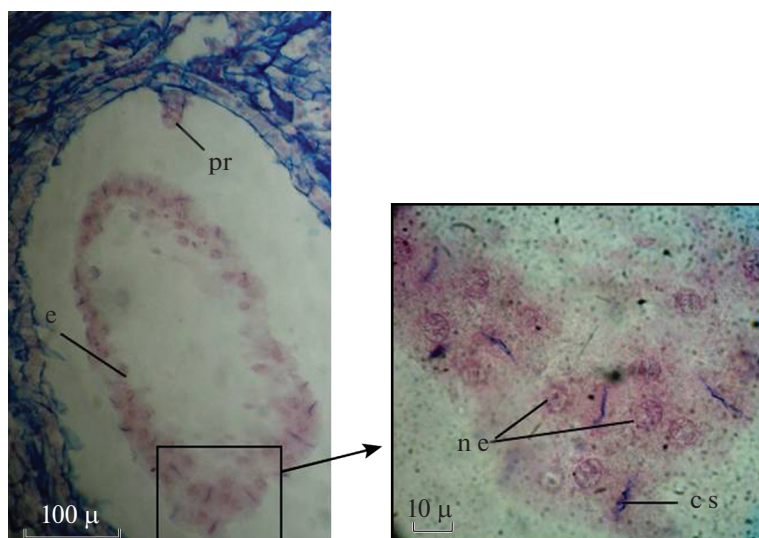


Рис. 7. Закладка клеточных перегородок в эндосперме *Adonis vernalis* (pr – проэмбрио, e – эндосперм, c s – клеточная перегородка, n e – ядра эндосперма).

Fig. 7. Laying cell septa in the *Adonis vernalis* endosperm (pr – proembryo, e – endosperm, c s – cell septa, n e – nucleus of the endosperm).

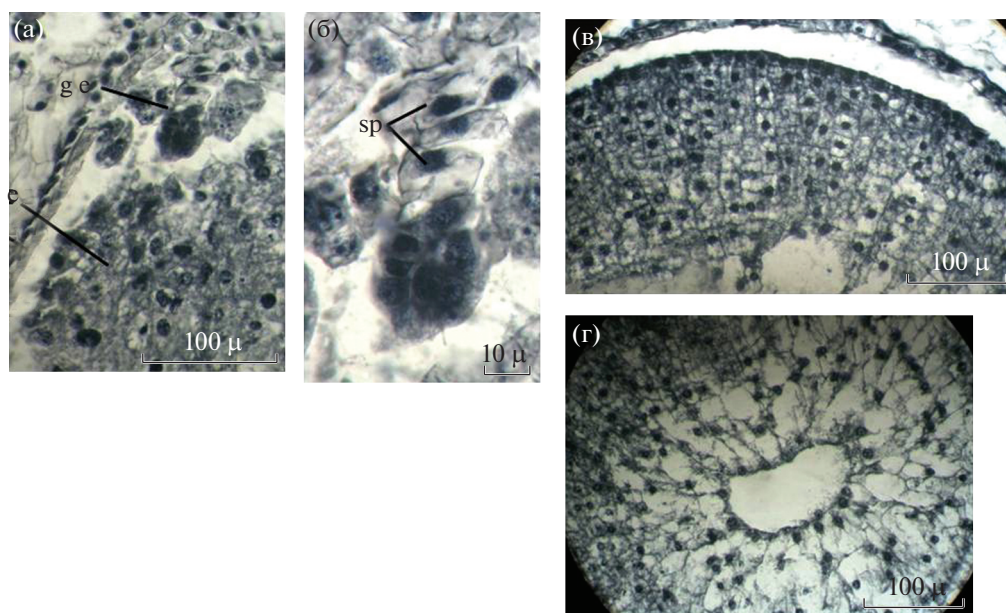


Рис. 8. Фрагменты семени *Adonis vernalis* на стадии глобулярного зародыша (а – микропиллярная зона; б – глобулярный зародыш; в – латеральная зона эндосперма; г – центральная зона эндосперма; g e – глобулярный зародыш, e – эндосперм, sp – суспензор).

Fig. 8. Fragments of *Adonis vernalis* seed at the stage of the globular embryo (a – micropilar zone; б – globular embryo; в – lateral endosperm zone; г – central endosperm zone; g e – globular embryo, e – endosperm, sp – suspensor).

эмбриодерму (протодерму), 3–4-клеточный суспензор и окружен слоем мощного эндосперма (рис. 8).

В целом, формирование семян *A. vernalis* происходит относительно быстро, в течение 24–30 дней. В сформированном семени *A. vernalis*, к моменту диссеминации, содержится обильный,

мощный эндосперм и мелкий, недифференцированный или слабо дифференцированный на органы, зародыш, достигающий к этому времени стадии сердечка. Отношение длины зародыша к длине эндосперма в семенах *A. vernalis* составляет 1 : 10 (10–15%). В лабораторных условиях свежесобранные семена *A. vernalis* не проросли. Анализ

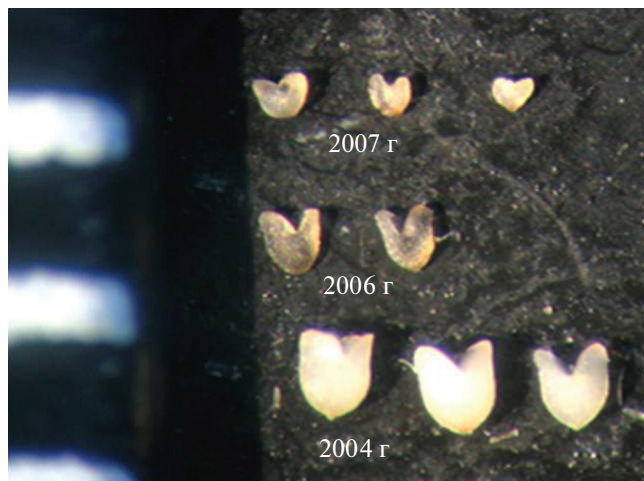


Рис. 9. Зародыши *Adonis vernalis* из опавших в 2004 г., 2006 г. и в 2007 г. семян (анализ проведен в 2007 г., хранились в лабораторных условиях при t 18–20°C и относительной влажности воздуха 45%).

Fig. 9. Embryos of *Adonis vernalis* from seeds fallen in 2004, 2006, and 2007 (seeds were analyzed in 2007, stored under laboratory conditions at t 18–20°C and relative humidity 45%).

структуры семян, хранившихся в лаборатории, показал, что доразвитие зародыша у *A. vernalis* проходит во внутрисеменной период на протяжении 3 лет при температуре 18–20°C (рис. 9). Эту особенность для видов *Adonis* секции *Consolligo* также отмечала З.Е. Шлангена (Shlangena, 1979). На 3-й год доразвития зародыш *A. vernalis* становится отчетливо дифференцированным, при этом сформированы две семядоли, апексы побега и корня с корневым чехликом (рис. 9).

По литературным данным, в условиях культуры всхожесть семян *A. vernalis* низкая и варьирует от 1–3.3% до 16% (Larin et al., 1952; Axerold, 1961; Mukovkina, 1974; Shlangena, 1979; Mukovkina et al., 1985; Melnik, Parubok, 2004), хотя имеются данные, когда всхожесть семян достигала 40–50% (Poshkurlat, 1969a, 1975a; Florya, Kretsu, 1981), 64% (Zhivotenko, 1997), 72% (Yudin, 1997, 2002), 80–83% (Gawlowska, 1958; Nikolaeva et al., 1985). При изучении возрастной структуры ценопопуляций *A. vernalis* нами было отмечено довольно низкое количество проростков, в среднем составляющее от 0.3 до 4.28 экз. на 1 м² при высоком числе генеративных особей (в пределах 10 растений), что свидетельствует о довольно низкой всхожести семян (Marko, Shevchenko, 2005).

В условиях предгорной зоны Крыма плодоношение у *A. vernalis* наступает в начале мая. Плод *A. vernalis* — многоорешек. Отдельные плодики — односемянные орешки, при созревании приобретающие сероватую или желтовато-зеленую окраску. Орешки обратнойцевидные, мелкие (3 × 5 мм), ячеисто-морщинистые, волосистые, на верхушке

с крючкообразно изогнутым носиком длиной около 1 мм. Плодики сидят на выпуклом коническом плодоложе, их количество на одном побеге *A. vernalis* может варьировать в пределах от 50 до 120. В среднем, один плод образует 25–30 морфологически нормальных семян. Уже в конце мая начинают осыпаться плодики с побегов I-го порядка. Вслед за ними в течение 7–10 суток они осыпаются с побегов II-го и III-го порядков (состояние репродуктивных органов определяли по Л. Д. Ефремовой (Efremova, 1971). Согласно литературным данным, *A. vernalis* является мирмекохором (Levina, 1967). Наши наблюдения подтверждают распространение семян муравьями у *A. vernalis*. Осыпание плодиков у *A. vernalis* происходит как раз в тот период (май–июнь), когда, согласно данным А.А. Захарова (Zakharov, 1991), муравьи выкармливают личинок и особенно активны в собирании пищи. Кроме того, *A. vernalis* характеризуется наличием прочных покровов плодиков и незначительных выростов тканей в базальной части околоплодника, возможно элайосом, поедаемых муравьями. На протяжении всего вегетационного периода на растениях *A. vernalis* (ценопопуляция в с. Лозовое) нами неоднократно наблюдались муравьи: *Camponotus aethiops* Lafr. и *Formica cunicularia* Lafr. По мнению Р. Е. Левиной (Levina, 1967), благодаря мирмекохории семена *A. vernalis* могут разноситься на расстояние до 10 м.

Наши исследования особенностей диссеминации *A. vernalis* также показали, что по способу распространения семян этот вид можно отнести и к механохорам. Зрелые плодики *A. vernalis*, осыпаясь с конического цветоложа, удерживаются крючочками плодов за тонко рассеченные листья и черешки, при сотрясении генеративных побегов плодики *A. vernalis* рассеиваются в радиусе 15–20 см от материнского растения. Крючочковые рыльца также, по-видимому, впоследствии являются приспособлением к диссеминации, в частности к эпизоохории. Реальная семенная продуктивность ценопопуляций *A. vernalis* в условиях предгорного Крыма составляет 36.9–40.9%.

С целью выяснения способности вида к самовоспроизведению и самоподдержанию ценопопуляций была изучена возрастная структура ценопопуляции *A. vernalis* в окрестностях с. Лозовое. В результате установлено, что эта ценопопуляция нормальная, дефинитивная, неполночленная (отсутствуют особи сенильной группы) с абсолютным максимумом на средневозрастных генеративных особях. Максимум на средневозрастных генеративных особях при семенном самоподдержании, по мнению некоторых исследователей (Zaugolnova et al., 1992), связан с наибольшей продолжительностью этого состояния и с наименьшей элиминацией в этой группе особей. Возрастные спектры левостороннего типа в ценопопуляции



Рис. 10. Дерновина *Adonis vernalis* (r b – почка возобновления).

Fig. 10. Turf of *Adonis vernalis* (r b – recovery bud).

A. vernalis динамичны по соотношению возрастных групп. Так, например, среднее количество проростков увеличивается с 0.33 на 1 м² в 2004 г. до 4.28 на 1 м² в 2005 г., соответственно, и ювенильных особей – с 2 до 4.52; иматурных – с 2 до 3. Число генеративных особей довольно стабильно: 9.33 на 1 м² в 2004 г. и 9.28 на 1 м² в 2005 г. (Marko, Shevchenko, 2005). Изменения могут быть вызваны неравномерным семенным размножением и элиминацией прегенеративных и генеративных особей. Относительно вегетативного размножения *A. vernalis* вопрос дискутируется. Так, А.П. Пошкурлат (Poshkurlat, 1969a, 1975a, 1975b), которая изучала возможности распространения, онтогенез и особенности строения вегетативных органов *A. vernalis* в течение ряда лет, утверждает, что этот вид способен размножаться только семенным путем. Другие исследователи говорят о возможности вегетативного размножения (Zhivotenko, 2000; Yudin, 2002). М.А. Цибанова (Cibanova, 1960) очень подробно описывает процессы развития, старения и распада дерновины *A. vernalis*, но как таковой вегетативный способ размножения не выделяет. Анализ литературных данных (Saidova, Lyubarsky, 2009) и наших иссле-

дований подземных побегов *A. vernalis* свидетельствует о том, что во время перехода растения в генеративное состояние наблюдается процесс ветвления корневищ, наиболее активный по периферии куста, и образование дерновины, из небольших, соединенных одно с другим корневищ (рис. 10). По мере старения куста дерновина разрушается на отдельные партикулы, способные к самостоятельному существованию живые части. По мнению А.П. Пошкурлат (Poshkurlat, 1969b, 1975b), обособившиеся стареющие партикулы не имеют омоложения и не могут служить исходным вегетативным материалом для развития новых особей, поэтому партикуляцию *A. vernalis* нельзя рассматривать как приспособление к вегетативному размножению. А.П. Пошкурлат (Poshkurlat, 1969b, 1975b) интерпретирует партикуляцию *A. vernalis* как чисто возрастное явление, не имеющее существенного биологического значения, и как один из признаков старческого распада растения. В.Н. Голубев (Golubev, 1967) считает, что биологический смысл партикуляции заключается в продолжении жизни клона и сохранении за видом определенной территории.

По нашему мнению, партикуляцию у *A. vernalis* можно отнести к вегетативному размножению в широком смысле слова, как увеличение числа особей данного вида посредством естественного отделения от материнского растения жизнеспособных частей (без учета степени их омоложения), способных к самостоятельному существованию и развитию. Аналогичное мнение было высказано Смирновой О.В. (Smirnova, 1974) относительно ряда травянистых растений. Кроме того, биологический смысл партикуляции мы видим и в увеличении количества генеративных побегов на единицу площади, а соответственно, и семян, что приведет, согласно терминологии Ю.А. Злобина (Zlobin, 1993), к увеличению репродуктивного давления популяции на ценоз.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализируя полученные результаты, можно заключить, что *Adonis vernalis* свойственно наличие полового процесса и отсутствие апомиксиса. Основной тип опыления – аллогения, перенос пыльцы осуществляется посредством энтомофилии, поэтому его успешность в значительной степени зависит от достаточного количества насекомых-опылителей в период цветения (первая-вторая декада апреля). Эндоспермо- и эмбриогенез проходят, в основном, без нарушений. Эндосперм нуклеарный, основные органы зародыша формируются из производных клетки *ca*, подвесок и гипофиз – из производных клетки *cb*, что соответствует Solanad-типу эмбриогенеза. Сформированное семя содержит мощный эндосперм и мелкий, недифференцированный или слабо диф-

ференцированный на органы зародыш, для которого характерно доразвитие во внутрисеменной период. Самоподдержание ценопопуляций *A. vernalis* осуществляется за счет семенного и вегетативного размножения в форме партикуляции, что в определенной степени и обуславливает его стратегию выживания. Для растений *A. vernalis* характерна значительная продолжительность жизни, которая и позволяет виду долгое время удерживать занимаемую территорию. Невыраженный сенильный период в анализированных ценопопуляциях свидетельствует об их относительной молодости. Причинами редкости вида *A. vernalis* наряду с отрицательным антропогенным воздействием (заготовка сырья для медицинской промышленности, оформление букетов в период цветения, распашка степей), вероятно, являются: критические показатели реальной семенной продуктивности (не превышает 40%); низкая всхожесть семян, наличие в семенах на стадии диссеминации недифференцированного зародыша, обуславливающего необходимость определенного периода и условий его доразвития; небольшое количество проростков в ценопопуляциях. Основными особенностями возобновления ценопопуляций *A. vernalis* в Крыму являются довольно слабое семенное размножение и медленное вегетативное разрастание корневища с последующей боковой партикуляцией, что способствует длительному удержанию видом территории, но не обеспечивает его значительное расселение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят свою искреннюю благодарность ведущему научному сотруднику лаборатории энтомологии и фитопатологии НБС-ННЦ, доктору биологических наук Александру Александровичу Хаустову за определение систематической принадлежности опылителя *Adonis vernalis* – *Apis mellifera* L. Работа выполнена в рамках темы № 0829-2019-0039 научных исследований ФГБУН “Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Adolf] Адольф Н.А. 1930. Многолетние виды рода *Adonis* Dill. (Подрод *Consiligo* DC) в СССР. – Труды по прикладн. ботан. генетике и селекции. 23 (1): 291–356.

[Artyushenko] Артюшенко З.Т. 1986. Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод. М. 392 с.

[Aherold] Аксерольд Д.М. 1961. Биологические особенности и приемы возделывания горичвета весеннего. – В кн.: Дикорастущие и интродуцируемые растения в Башкирии. Уфа. С. 74–86.

Bhandari N.N. 1962. Studies in the family Ranunculaceae. III. Development of the female gametophyte in *Adonis annua* L. – Phytomorphology. 12 (1): 70–74.

Bhandari N.N. 1966. Studies in the family Ranunculaceae. IX. Embryology of *Adonis* Dill ex Linn. – Phytomorphology. 16 (4): 578–587.

[Cibanova] Цибанова Н.А. 1960. К биологии горичвета (*Adonis vernalis* L.). – Труды Центр.-Черноземн. гос. заповедника им. В.В. Алехина. 4: 209–222.

[Demyanova] Демьянова Е.И. 2000. Аллогамия. – В кн.: Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 115–119.

[Efremova] Ефремова Л.Д. 1971. Состояние репродуктивных органов у *Adonis vernalis* L. на различных этапах генеративного развития. – Растит. ресурсы. 7 (2): 200–204.

[Fedorov] Федоров А.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений: Цветок. Л. 352 с.

[Florya, Kretsju] Флоря В.Н., Крещу Л.Г. 1981. Биологическая характеристика горичветов Молдавии при интродукции. – Растит. ресурсы. 17 (5): 381–385.

Gawlowska J. 1958. Ochrona naturalnych zasobów a możliwości uprawy młka wiosennego *Adonis vernalis* L. – Ochrona Przyrody. 25: 111–140.

[Golubev] Голубев В.Н. 1962. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. – Труды Центр. Чернозем. гос. заповедника им. В.В. Алехина: Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. 7: 318–359.

[Golubev] Голубев В.Н. 1967. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи. – Журнал общ. биологии. 28 (2): 239–243.

[Golubev] Голубев В.Н. 1996. Биологическая флора Крыма. 2-е изд. Ялта. 86 с.

Johansen D.A. 1950. Plant Embryology. – Chronica Botanica. Waltham MA. 305 p.

[Golubev, Volokitin] Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. 1986. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений: Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры. Ялта. 37 с.

[Kordum] Кордюм Е.Л. 1959. Сравнительно-эмбриологическое исследование семейства Лютиковых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. К. 15 с.

[Kordyum] Кордюм Е.Л. 1961. Сравнительно-эмбриологическое исследование семейства Лютиковых. – В кн.: Морфогенез растений. М. Ч. 2. С. 473–477.

[Kordyum] Кордюм Е.Л. 1978. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев. 220 с.

[Kryukova et al.] Крюкова И.В., Лукс Ю.А., Привалова Л.А. 1980. Заповедные растения Крыма: справочник. Симферополь. 96 с.

[Larin et al.] Ларин И.В., Агабабян Ш.М., Работнов Т.А., Любская А.Ф., Ларина В.К., Касименко М.А. 1952. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 2. М.–Л. 877 с.

[Levina] Левина Р.Е. 1967. Плоды. Морфология, экология, практическое значение. Саратов. 215 с.

[Lux, Kryukova] Лукс Ю.А., Крюкова И.В. 1973. Ценные, редкие и исчезающие растения флоры Крыма, подлежащие заповедной охране. – Бот журн. 58 (1): 97–106.

- [Marko] Марко Н.В. 2005. Женская генеративная сфера *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae). — Бюлл. Никит. бот. сада. 91: 82–86.
- [Marko] Марко Н.В. 2009. Особенности антропоэкологии *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae). — Природничий альманах. Біологічні науки. 13: 106–113.
- [Marko, Shevchenko] Марко Н.В., Шевченко С.В. 2005. О естественном возобновлении *Adonis vernalis* L. и *Paeonia tenuifolia* L. в Крыму. — Сб. науч. трудов Никит. бот. сада. 125: 88–98.
- [Mate] Мате Акош 1977. Индекс цветения и индекс репродуктивности *Adonis vernalis* L. — Растит. ресурсы. 13 (4): 686–692.
- [Melnik, Parubok] Мельник В.І., Парубок М.І. 2000. Проблеми охорони та раціонального використання горлиці весняної (*Adonis vernalis*). — Фітотерапія в Україні. 3–4: 58–60.
- [Melnik, Parubok] Мельник В.І., Парубок М.І. 2004. Горлиці весняної (*Adonis vernalis* L.) в Україні. Київ. 163 с.
- [Mukovkina] Муковкина З.П. 1974. К вопросу о всхожести семян горлицы весеннего. — В кн.: Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. Новосибирск. С. 212–214.
- [Mukovkina et al.] Муковкина З.П., Киричев А.Н., Карташова Л.М. 1985. Ранневесенние дикорастущие декоративные растения в Воронежском ботаническом саду. — Бюлл. Глав. бот. сада. 136: 29–32.
- [Nikolaeva et al.] Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. 1985. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. 347 с.
- [Parubok] Парубок М.І. 2002. Горлиці весняної (*Adonis vernalis* L.) в Україні (еколого-ценотичні особливості та охорона): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ. 24 с.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1988. Практикум по цитологии растений. М. 271 с.
- [Ponomarev] Пономарев А.Н. 1960. Изучение цветения и опыления растений. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. С. 9–19.
- [Poshkurlat] Пошкурлат А.П. 1969а. Семенное размножение весеннего горлицы (*Adonis vernalis* L.). — Научн. докл. высш. школы. Биол. Науки. 7: 54–59.
- [Poshkurlat] Пошкурлат А.П. 1969б. Развитие подземных органов виргинильных растений горлицы весеннего. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 74 (5): 118–128.
- [Poshkurlat] Пошкурлат А.П. 1970. Распространение горлицы весеннего и задача охраны его ресурсов. — Растит. ресурсы. 4 (2): 72–80.
- [Poshkurlat] Пошкурлат А.П. 1975а. Урожайность семян *Adonis vernalis* в географическом и возрастном аспекте. — Бот. журн. 60 (4): 578–582.
- [Poshkurlat] Пошкурлат А.П. 1975б. Большой жизненный цикл горлицы весеннего. — Растит. ресурсы. 11 (4): 483–492.
- [Red Book...] Красная книга Республики Крым. Растения водоросли и грибы. 2015. Симферополь. 480 с.
- [Red Book...] Красная книга города Севастополя. 2018. Калининград; Севастополь. 432 с.
- [Romeis] Ромейс Б. 1954. Микроскопическая техника. М. 718 с.
- [Saidova, Lyubarsky] Саидова Н.В., Любарский Е.Л. 2009. Диагнозы и ключи онтогенетических состояний *Adonis vernalis* L. на территории республики Татарстан. — Учен. записки Казанского гос. ун-та. Естественные науки. 151 (2): 224–230.
- [Shevchenko et al.] Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. 1986. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином. — Бюл. Никит. бот. сада. 66: 99–101.
- [Shevchenko, Chebotar] Шевченко С.В., Чеботарь А.А. 1992. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*). — Труды Никит. бот. сада. 113: 52–61.
- [Shevchenko et al.] Шевченко С.В., Кузьмина Т.Н., Марко Н.В., Ярославцева А.Д. 2010. Репродуктивная биология некоторых редких видов флоры Крыма. К. 392 с.
- [Shevchenko] Шевченко Т.Г. 1986. Размножение горлицы весеннего в природе и в культуре. — В кн.: Материалы научно-практич. конф. “Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране”. Ставрополь. С. 75–76.
- [Shlangena] Шлангена З.Е. 1979. Хромосомные числа некоторых видов рода *Adonis* L. СССР (Ranunculaceae). — Бот журн. 61 (11): 1603–1608.
- [Smirnova] Смирнова О.В. 1974. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяции. — В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. С. 168–195.
- [Starshova] Старшова Н.П. 2000. Популяционные аспекты детерминации пола. — Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 88–93.
- Vijayaraghavan M.R. 1970. Ranunculaceae. — Bulletin of the Indian National Science Academy. 41: 45–52.
- [Yudin] Юдин С.И. 1997. Особенности семенного размножения *Adonis vernalis* L. в культуре. — В кн.: Тези IV Міжнар. конф. з медичної ботаніки. Київ. С. 268–270.
- [Yudin] Юдин С.И. 2002. Біологічні особливості насінневого розмноження *Adonis vernalis* L. — Інтродукція рослин. 3–4: 63–67.
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1978. Фенология травянистых многолетников. М. 150 с.
- [Zakharov] Захаров А.А. 1991. Организация сообществ у муравьев. М. 272 с.
- [Zaugolnova et al.] Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В. 1992. Типы функционирования популяций редких видов растений. — Бюлл. МОИП: отд. биол. 97 (3): 80–91.

- [Zhinkina, Voronova] Жинкина Н.А., Воронова О.Н. 2000. К методике окраски эмбриологических препаратов. — Бот. журн. 85 (6): 168–170.
- [Zhivotenko] Животенко Л.Ф. 1997. Состояние ресурсов адониса весеннего в предгорном Крыму. — В кн.: Тезисы докл. IV Міжнародна конференція з медичної ботаніки. Київ. С. 90–91.
- [Zhivotenko] Животенко Л.Ф. 2000. Распространение *Adonis vernalis* L. в условиях антропогенных нагрузок в предгорном Крыму. — В кн.: Тез. докл. Міжнар. конф. Проблеми сучасної екології. Запоріжжя. С. 64.
- [Ziman] Зиман С.М. 1985. Морфология и филогения семейства Лютиковых. Киев. 248 с.
- [Zlobin] Злобин Ю.А. 1993. Популяционное и ценотическое регулирование репродукции у цветковых растений. — Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова РАН: Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. 8: 8–15.

EARLY STAGES OF ONTOGENESIS AND REPRODUCTION OF *ADONIS VERNALIS* (RANUNCULACEAE) IN THE CONDITIONS OF CRIMEA

S. V. Shevchenko^{a,#} and N. V. Marko^{a,##}

^a Nikita Botanical Garden – National Scientific Center RAS
Nikita, Yalta, Crimea, 298648, Russia

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

^{##}e-mail: nataly-marko@mail.ru

The work presents the results of a study of pollination, fertilization, endosperm formation and embryogenesis in a rare species of the Crimean flora *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae). The features of the processes of seed formation and dissemination are also described. It is shown that the main strategy for the survival of *A. vernalis* in Crimea is seed propagation and vegetative particulation. This species is characterized by the presence of the sexual process and the absence of apomixis. The main type of pollination is allogeny. The causes of the rarity of *A. vernalis* include negative anthropogenic impact, critical values of real seed productivity (up to 40%) and seed germination, as well as a small number of seedlings in cenopopulations, which, along with longevity of individuals, contributes to long-term retention of the territory, but does not provide it significant resettlement.

Keywords: *Adonis vernalis*, pollination, fertilization, endospermogenesis, embryogenesis, seed production

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are sincerely grateful to the leading researcher at the Laboratory of Entomology and Phytopathology of the NBG-NSC, Doctor of Biological Sciences Alexander Alexandrovich Haustov for determining the pollinator of *Adonis vernalis* – *Apis mellifera* L.

REFERENCES

- Adolf N.A. 1930. Perennial species of the genus *Adonis* Dill. (Subgenus *Consiligo* DS) in the USSR. — Transactions in Applied Botany Genetics and Breeding. 23 (1): 291–356 (In Russ.).
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.A. 1986. Atlas on the descriptive morphology of higher plants: Fruit. Moscow. 392 p. (In Russ.).
- Axerold D.M. 1961. Biological features and methods of cultivation of spring *Adonis*. — Wild-growing and introduced plants in Bashkiria: collection scientific works. Ufa. P. 74–86 (In Russ.).
- Bhandari N.N. 1962. Studies in the family Ranunculaceae. III. Development of the female gametophyte in *Adonis annua* L. — Phytomorphology. 12 (1): 70–74.
- Bhandari N.N. 1966. Studies in the family Ranunculaceae. IX. Embryology of *Adonis* Dill ex Linn. — Phytomorphology. 16 (4): 578–587.
- Demyanova E.I. 2000. Allogamy. — In: Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts. Vol. 3. St. Petersburg. P. 115–119 (In Russ.).
- Efremova L.D. 1971. The state of reproductive organs in *Adonis vernalis* L. at various stages of generative development. — Rastit. Resursy. 7 (2): 200–204 (In Russ.).
- Fedorov A.A., Artyushenko Z.T. 1975. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy: Tsvetok [Atlas on Descriptive Morphology of Higher Plants: Flower]. Leningrad. 352 p. (In Russ.).
- Florya V.N., Kretsu L.G. 1981. Biological characteristic of *Adonis* during introduction in Moldova. — Rastit. resursy. 17 (5): 381–385 (In Russ.).
- Gawlowska J. 1958. Ochrona naturalnych zasobow a mozliwosci uprawy mlka wiosennego *Adonis vernalis* L. — Ochrona Przyrody. 25: 111–140 (In Polish).
- Golubev V.N. 1962. Basis of biomorphology of herbaceous plants of the central forest-steppe. — Trudy Tsent. Chernozom. gos. zapovednika im. V.V. Alokhhina: Osnovy biomorfologii travyanistykh rasteniy tsentral'noy lesostepi. Transactions Center. 7: 318–359 (In Russ.).
- Golubev V.N. 1967. Foundation of biomorphology of herbaceous plants of the Central forest-steppe. — Zhurnal obshchey Biologii. 28 (2): 239–243 (In Russ.).
- Golubev V.N. 1996. Biological flora of the Crimea. 2nd ed. Yalta. 86 p. (In Russ.).

- Golubev V.N., Volokitin Y.S. 1986. Metodicheskiye rekomendatsii po izucheniyu antekologicheskikh osobennostey tsvetkovykh rasteniy: Funktsional'no-ekologicheskoye printsipy organizatsii reproductivnoy struktury. [Methodic recommendation for the study of antecological features of flowering plants: Functional and environmental principles of the organization of the reproductive structure]. Yalta. 37 p. (In Russ.).
- Johansen D.A. 1950. Plant Embryology. — *Chronica Botanica*. Waltham MA. 305 p.
- Kordyum E.L. 1959. Sravnitel'no-embriologicheskoye issledovaniye semeystva Lyutikovykh [Comparative-embryological study of the Lyutikov family]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Kiev. 15 p. (In Russ.).
- Kordyum E.L. 1961. Sravnitel'no-embriologicheskoye issledovaniye semeystva Lyutikovykh [Comparative-embryological study of the Lyutikov family]. — In: Morphogenesis of plants. Moscow. Part 2. P. 473–477 (In Russ.).
- Kordyum E.L. 1978. Evolutionary cytoembryology of angiosperms. Kiev. 220 p. (In Russ.).
- Kryukova I.V., Lux Yu.A., Privalova L.A. 1980. Zapovednyye rasteniya Kryma: spravochnik [Preserved plants of the Crimea: reference book]. Simferopol. 96 p. (In Russ.).
- Larin I.V., Agababyan Sh.M., Rabotnov T.A., Lyubskaya A.F., Larina V.K., Kasimenko M.A. 1952. Fodder plants for hayfields and pastures of the USSR. Vol. 2. Moscow–Leningrad. 877 p. (In Russ.).
- Levina R.Ye. 1967. Plody. Morfologiya, ekologiya, prakticheskoye znacheniyе [The fruits. Morphology, ecology, practical significance]. Saratov. 215 p. (In Russ.).
- Lux Yu.A., Kryukova I.V. 1973. Valuable, rare and endangered plants of the Crimean flora subject to protected conservation. — *Botanicheskii zhurnal*. 58 (1): 97–106 (In Russ.).
- Marko N.V. 2005. Female generative sphere *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae). — *Bull. Nikita. bot. Gardens*. 91: 82–86 (In Russ.).
- Marko N.V. 2009. Antecological peculiarities of *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae) — *Pryrodnychyy al'manakh. Biolohichni nauky*. 13: 106–113 (In Russ.).
- Marko N.V., Shevchenko S.V. 2005. About natural renewal of *Adonis vernalis* L. and *Paeonia tenuifolia* L. in the Crimea. — *Works Nikita. bot. Garden*. 125: 88–98 (In Russ.).
- Mate A. 1977. Flowering index and reproductive index *Adonis vernalis* L. — *Rastit. resursy*. 13 (4): 686–692 (In Russ.).
- Melnik V.I., Parubok M.I. 2000. Problemy okhorony ta ratsional'noho vykorystannya horytsvitu vesnyanoho [Problems of protecting and racial utilization Goritsvet springing (*Adonis vernalis*)]. — *Phototherapy in Ukraine*. 3–4: 58–60. (In Ukr.).
- Melnik V.I., Parubok M.I. 2004. Horytsvit vesnyanyy (*Adonis vernalis* L.) v Ukraini [Goritsvet springing (*Adonis vernalis* L.) in Ukraine]. Kiev. 163 p. (In Ukr.).
- Mukovkina Z.P. 1974. K voprosu o vskhozhnosti semyan goritsveta vesennego. [To the question of the germination of seeds of *Adonis vernalis*]. — In: Biological foundations of seed science and seed production of introducers. Novosibirsk. P. 212–214 (In Russ.).
- Mukovkina Z.P., Kirichev A.N., Kartashova L.M. 1985. Rannevesenniye dikorastushchiye dekorativnyye rasteniya v Voronezhskom botanicheskom sadu. [Early spring wild-growing ornamental plants in the Voronezh Botanical Garden]. — *Byull. Glav. botan. sada*. 136: 29–32 (In Russ.).
- Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N. 1985. Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan. [Handbook on germination of dormant seeds]. Leningrad. 347 p. (In Russ.).
- Parubok M.I. 2002. Horytsvit vesnyanyy (*Adonis vernalis* L.) v Ukraini (ekoloho-tsenotychni osoblyvosti ta okhorona) [Spring adonis (*Adonis vernalis* L.) in Ukraine (environmental and price characteristics and protection)]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Kiev. 24 p. (In Ukr.).
- Pausheva Z.P. 1988. Praktikum po tsitologii rastenii. [Practical work on Plant Cytology]. Moscow. 271 p. (In Russ.).
- Ponomarev A.N. 1960. Izucheniye tsveteniya i opyleniya rasteniy [The study of flowering and pollination of plants]. — In: *Polevaya geobotanika*. Vol. 2. P. 9–19 (In Russ.).
- Poshkurlat A.P. 1969a. Semennoye razmnozheniye vesennego goritsveta (*Adonis vernalis* L.) [Seed propagation of spring adonis (*Adonis vernalis* L.)]. — *Nauchn. dokl. vyssh. shkoly. Biol. Nauki*. 7: 54–59 (In Russ.).
- Poshkurlat A.P. 1969b. Razvitiye podzemnykh organov virginil'nykh rastenii goritsveta vesennego [The development of the underground organs of virginial plants of spring adonis]. — *Byul. MOIP. Otd. biol.* 74 (5): 118–128 (In Russ.).
- Poshkurlat A.P. 1970. Distribution of spring adonis and the task of protecting its resources. — *Rastit. resursy*. 4 (2): 72–80 (In Russ.).
- Poshkurlat A.P. 1975a. The yield of seeds of *Adonis vernalis* in a geographical and age aspect. — *Botanicheskii zhurnal*. 60 (4): 578–582 (In Russ.).
- Poshkurlat A.P. 1975b. The large life cycle of spring adonis. — *Rastit. resursy*. 11 (4): 483–492 (In Russ.).
- Red Book of the Republic of Crimea. Plants, algae and fungi. 2015. Simferopol. 480 p. (In Russ.).
- Red Book of the city of Sevastopol. 2018. Kaliningrad; Sevastopol. 432 p. (In Russ.).
- Romeis B. 1954. Microscopic technique. Moscow. 718 p. (In Russ.).
- Saidova N.V., Lyubarsky E.L. 2009. Diagnoses and keys of ontogenetic states of *Adonis vernalis* L. in the Republic of Tatarstan. — *Uchen. Zapiski Kazanskogo gos. un-ta. Yestestvennyye nauki*. 151 (2): 224–230 (In Russ.).
- Shevchenko S.V., Chebotaru A.A. 1992. Features of the olive european (*Olea europaea*). — *Trudy Nikit. botan. sada*. 113: 52–61 (In Russ.).
- Shevchenko S.V., Rugusov I.A., Efremova L.M. 1986. Method of painting of permanent preparations with methyl green and pyronin. — *Byul. Nikit. botan. sada*. 66: 99–101 (In Russ.).
- Shevchenko T.G. 1986. Razmnozheniye goritsveta vesennego v prirode i v kul'ture [Reproduction of spring adonis in nature and in culture]. — In: Materialy nauchno-praktich. konf. "Redkiye i ischezayushchiye vidy rastenii i zhivotnykh, floristicheskiye i faunisticheskiye

- kompleksy Severnogo Kavkaza nuzhdayushchiesya v okhrane". Stavropol'. P. 75–76 (In Russ.).
- Shlangena Z.E. 1979. Chromosomal numbers of some species of the genus *Adonis* L. USSR (Ranunculaceae). – *Botanicheskiy zhurnal*. 61 (11): 1603–1608 (In Russ.).
- Smirnova O.V. 1974. Osobennosti vegetativnogo razmnozheniya travyanistykh rastenii dubrav v svyazi s voprosom samopodderzhaniya populyatsii [Features of vegetative propagation of herbaceous plants of oak forests in connection with the issue of self-maintenance of the population]. – In: *Vozrastnoy sostav populyatsiy tsvetkovykh rasteniy v svyazi s ikh ontogenezom*. Moscow. P. 168–195 (In Russ.).
- Starshova N.P. 2000. Population aspects of sex determination – In: *Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts*. Vol. 3. St. Petersburg. P. 88–93 (In Russ.).
- The Red Book of the city of Sevastopol. 2018. Kaliningrad; Sevastopol. 432 p. (In Russ.).
- Tsibanova N.A. 1960. To the biology of *Adonis* (*Adonis vernalis* L.). – *Trudy Tsentr.-Chernozomn. gos. Zapovednika im. V.V. Alyokhina*. 4: 209–222 (In Russ.).
- Vijayaraghavan M.R. 1970. Ranunculaceae. – *Bulletin of the Indian National Science Academy*. 41: 45–52.
- Yudin S.I. 1997. Osobennosti semennogo razmnozheniya *Adonis vernalis* L. v kul'ture. [Features of seed propagation of *Adonis vernalis* L. in culture]. – In: *Tezy IV Mizhnar. konf. Z medychnoyibotaniky*. Kyiv. P. 268–270 (In Russ.).
- Yudin S.I. 2002. Biologichni osoblyvosti nasinnyevoho rozmnozheniya *Adonis vernalis* L. [Biological features of seed reproduction *Adonis vernalis* L.]. – *Introduktsiya roslyn*. 3–4: 63–67 (In Ukr.).
- Zaitsev G.N. 1978. Phenology of herbaceous perennials. Moscow. 150 p. (In Russ.).
- Zakharov A.A. 1991. Organizatsiya soobshchestv u murav'yev. [Organization of communities in ants]. Moscow. 272 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B. 1992. Types of functioning of populations of rare plant species. – *Byull. MOIP: otd. biol.* 97 (3): 80–91 (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Voronova O.N. 2000. To the technique of staining embryological preparations. – *Botanicheskiy zhurnal*. 85 (6): 168–170 (In Russ.).
- Zhivotenko L.F. 1997. The state of spring *Adonis* resources in the foothill Crimea. – In: *Tezysy dokl. IV Mizhnarodna konferentsiya z medychnoyi botaniky*. Kyiv. P. 90–91 (In Ukr.).
- Zhivotenko L.F. 2000. Distribution of *Adonis vernalis* L. under anthropogenic pressures in the foothill Crimea. – In: *Tezydokl. Mizhnar. konf. Problemy suchasnoyi ekolohiyi. Zaporizhzhya*. P. 64 (In Russ.).
- Ziman S.M. 1985. Morfologiya i filogeniya semeystva Lyutikovykh [Morphology and phylogeny of the Lyutikov family]. Kiev. 248 p. (In Russ.).
- Zlobin Yu.A. 1993. Population and cenotic regulation of reproduction in flowering plants. – *Trudy Bot. Inst. im. V.L. Komarova Ros. Acad. nauk: Problemy reproductivnoy biologii semennykh rasteniy*. 8: 8–15 (In Russ.).