

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИРАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У *EUPHORBIA MYRSINITES*
И *E. KOMAROVIANA* (EUPHORBIACEAE)© 2021 г. Г. Е. Титова^{1,*}, М. А. Ньюкалова¹¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

*e-mail: galina_titova@mail.ru

Поступила в редакцию 17.11.2020 г.

После доработки 18.01.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

В результате изучения процессов мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у *Euphorbia komaroviana* и *E. myrsinites* установлено, что оба вида имеют множественный археспорий, многоклеточный спорогенный комплекс и Polygonum-тип развития женского гаметофита. Выявлено большое сходство в реализации этих процессов: преобразование большинства спорогенных клеток в мегаспороциты, их вступление в мейоз и его завершение (с образованием множества тетрад или триад мегаспор); дальнейшее формирование обычно единственного зародышевого мешка; сходная организация яйцевого аппарата, центральной клетки; длительное сохранение антипод. Различия касаются, главным образом, поведения антипод (деления клеток у *E. myrsinites*, их отсутствие у *E. komaroviana*), а также способности семязачатка *E. komaroviana* к спорадическому формированию нескольких зародышевых мешков на базе многоклеточного спорогенного комплекса. Подтвержден вывод об отсутствии связи между числом клеток археспория и типом развития зародышевого мешка у видов *Euphorbia*. Внесено уточнение в предполагаемую зависимость между поведением антипод и типом развития зародышевого мешка у видов рода *Euphorbia*: длительность функционирования антипод может быть более связана не с типом развития женского гаметофита, а с большей активностью халазального гаустория эндосперма и массивностью структур халазальной части семязачатка. Подтверждено преобладание моноспорического Polygonum-типа развития в подроде *Esula* Pers. рода *Euphorbia* L., к которому относятся исследованные виды (*E. komaroviana* – секция *Holophyllum*, *E. myrsinites* – секция *Myrsiniteae*, выделенные в результате молекулярно-филогенетического анализа; Riina et al., 2013).

Ключевые слова: *Euphorbia*, подрод *Esula*, *Euphorbia komaroviana*, *E. myrsinites*, молекулярная филогения, семязачаток, археспорий, зародышевый мешок, антиподы

DOI: 10.31857/S0006813621050057

Подрод *Esula* Pers. – один из 4 подродов рода *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae), выделенных (наряду с подродами *Athymalus* Neck. ex Rchb. (= *Rhizanthium* (Boiss.) Wheeler), *Euphorbia* и *Chamaesyce* Raf.) на основании молекулярно-филогенетического анализа (Steinmann, Porter, 2002; Bruyns et al., 2006; Horn et al., 2012). Недавно система подрода *Esula* была существенно пересмотрена с использованием ядерных (ITS) и хлоропластных (ndhF) маркеров (Geltman et al., 2011; Geltman, 2013; Riina et al., 2013). На основании построения филогенетического древа выделены 21 секция, объем и признаки которых в ряде случаев существенно отличаются от принятых ранее (Prokhanov, 1949, 1964, и др.). Две из них – секции *Lathyris* Dumort. и *Lagasciae* Lázaro, образуют базальные клады, а остальные секции объединены в две крупные продвинутые клады: клада I – секции *Holophyllum* (Prokh.) Prokh. и *Helioscopia* Dumort., клада II –

секции *Myrsiniteae* (Boiss.) Lojac., *Pithyusa* (Raf.) Lázaro, *Tithymalus* (Gaertn.) Roep., *Paralias* Dumort., *Esula* (Pers.) Dumort. и др. (всего 17 секций). Новая молекулярно-филогенетическая система подрода *Esula* нуждается в проверке и осмыслении с использованием различных признаков, в том числе эмбриологических, которые, как известно, в силу их высокой консервативности широко используются при решении спорных вопросов систематики и филогении растений (Poddubnaya-Arnoldi, 1982; Johri et al., 1992; Tokuoka, Tobe, 1995, 2002; Kamelina, 2009, и др.).

Одним из важных эмбриологических признаков, традиционно используемых в систематике растений, является тип развития женского гаметофита (зародышевого мешка). Род *Euphorbia* (как и ряд других родов сем. Euphorbiaceae) относится к числу таксонов, характеризующихся зна-

чительным разнообразием этого признака – выявлено наличие моно-, би- и тетрапорических типов развития, причем это разнообразие свойственно, в первую очередь, его подроду *Esula* (Vinogradova, 2017). Предварительный анализ данных по распределению этого признака среди видов данного подрода показал, что тетрапорические типы (Peneae-, Fritillaria-, Plumbagella- и другие) отмечены у видов его наиболее крупной секции *Helioscopia*, а биспорический (Allium-тип) – в нескольких небольших секциях (*Lagascae*, *Patellares* (Prokh.) Frajman, *Aphyllis* Webb et Berthel.). Моноспорический Polygonum-тип (наиболее распространенный у видов данного подрода) встречается в пределах разных секций, в том числе (наряду с тетрапорическими типами) и в секции *Helioscopia* (см. также Vinogradova, 2017). Важно отметить, что секция *Helioscopia*, в которой концентрируются тетрапорические типы, относится к крупной продвинутой кладе I подрода *Esula*, а секции *Patellares* и *Aphyllis* с биспорическим типом – к его крупной продвинутой кладе II. Базальные клады проявляют гетерогенность: Polygonum-тип – в секции *Lathyris*, Allium-тип – в секции *Lagascae*. Для дальнейшего анализа тенденций в распределении признака “тип развития зародышевого мешка” среди видов подрода *Esula* рода *Euphorbia*, а также понимания направлений его эволюции в пределах данного подрода, необходимо вовлечение в исследование большего числа видов: из известных для него примерно 480 видов около 440 видов остаются не изученными в этом отношении. Особенно слабо изучены виды секций, лежащих в основании или близко к основанию его молекулярно-филогенетического древа. Среди видов базальных клад (*Lathyris*, *Lagascae*) развитие женского гаметофита изучено лишь у *Euphorbia lathyris* Dumort. (монотипная секция *Lathyris*) (Modilewski, 1910, 1911) и *E. lagascae* Spreng. (секция *Lagascae*, 3 вида) (D’Amato, 1946). Виды же секций клад I и II, расположенных наиболее близко к этим двум базальным кладам – секций *Holophyllum* и *Myrsiniteae* (27 и 16 видов, соответственно), являются практически не изученными.

Цель настоящей работы – выявление типа развития зародышевого мешка у *Euphorbia myrsinites* L. из секции *Myrsiniteae* и *E. komaroviana* из секции *Holophyllum* подрода *Esula* рода *Euphorbia* L., расположенных вблизи его базальных секций *Lathyris* и *Lagascae*, но контрастирующих по принадлежности к двум разным крупным продвинутым кладам (II и I, соответственно).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Euphorbia myrsinites (молочай миртолистный) и *E. komaroviana* (молочай Комарова) являются многолетними травами, у *E. myrsinites* с лежаю-

щими, обычно зимующими побегами и очередными суккулентными листьями, а у *E. komaroviana* с прямостоячими стеблями и очередными листьями мезофильной природы. Оба вида характеризуются наличием особых соцветий-циатиев и плодов-регма (характерных для всех видов рода *Euphorbia*). *E. myrsinites* встречается в Юго-Западной и Юго-Восточной Европе, Юго-Западной Азии (Турция, Иран), на Кавказе и в Крыму; цветет в апреле, повторно – в июне. *E. komaroviana* произрастает в горных лесах Дальнего Востока, в Манчжурии, также описан в районе Владивостока; цветет с середины апреля по вторую половину мая (Prokhanov, 1949; Radcliffe-Smith, Tutin, 1968; Geltman, 2016).

Материал по *Euphorbia myrsinites* и *E. komaroviana* (семязачатки и завязи на разных стадиях развития) собирали в условиях естественного произрастания (окр. Никитского Ботанического сада Национального научного центра РАН, г. Ялта, Крым и Ботанического сада-института ДВО РАН, г. Владивосток, Приморский край, соответственно), в апреле–начале мая 2015 г. Дополнительно, материал по *E. myrsinites* был также собран на территории Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН), в июне–июле 2016 и 2017 гг.

Собранный материал фиксировали в смеси FAA (70%-ный этанол : формалин : концентрированная уксусная кислота = 100 : 7 : 7). Постоянные препараты готовили по общепринятой цитозембриологической методике (Pausheva, 1980). Срезы толщиной 12 мкм получали на микротоме Microm HM 325 (Carl Zeiss, Germany) и окрашивали сафранином и алциановым синим; анализ препаратов и микрофото съемку осуществляли на микроскопе Axioplan2 с ПО AxioVision (Carl Zeiss, Germany).

Структуры базальной части нуцеллуса семязачатка описывали в соответствии с типизацией И.И. Шамрова (Shamrov, 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гинецей у *Euphorbia myrsinites* и *E. komaroviana* синкарпный, из 3 плодолистиков. Завязь трехгнездная, в каждом гнезде формируется по одному семязачатку. Примордии семязачатков закладываются на центрально-угловых плацентах почти одновременно с примордиями плодолистиков. Однако, в дальнейшем рост плодолистиков опережает рост семязачатков, а плацента подвергается интеркалярному росту с образованием колончатого выроста, верхушка которого разрастается с образованием трех плацентарных обтураторов. Вследствие интеркалярного роста плаценты семязачатки, исходно занимающие в плодолистиках пазушное положение, оказываются распо-

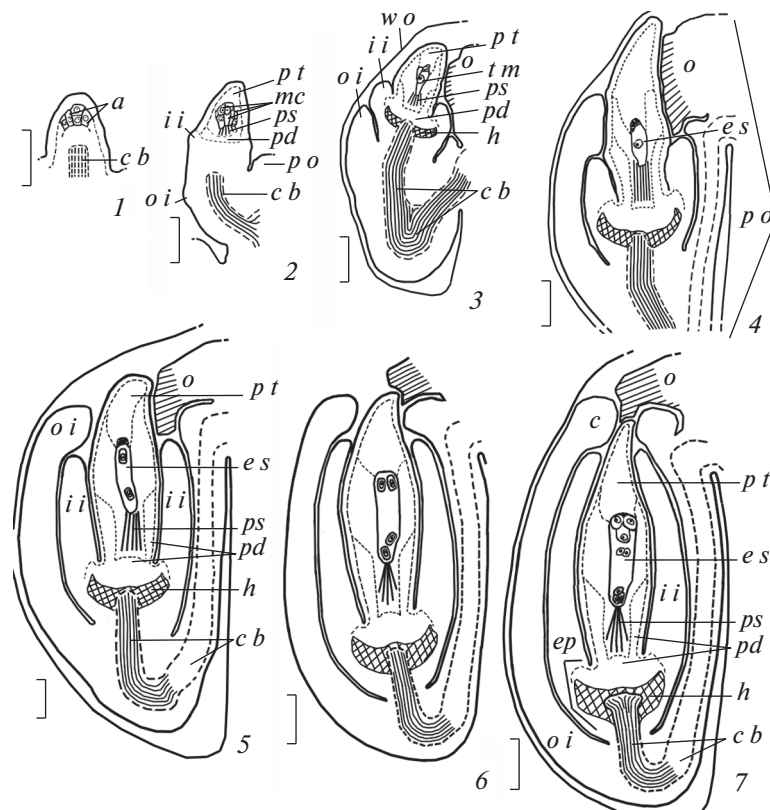


Рис. 1. Развитие семязчатка *Euphorbia myrsinites*, схематизировано.

1–7 – строение семязчатка на стадиях заложения археспория (1), формирования мегаспороцитов (2); тетрады мегаспор (3), функциональной мегаспоры (4), 2-ядерного (5), 4-ядерного (6) и сформированного зародышевого мешка (7); *a* – археспорий, *c* – карункула, *cb* – проводящий пучок, *ep* – эндопахихалаза, *es* – зародышевый мешок, *ii* – внутренний интегумент, *h* – гипостаза, *mc* – мегаспороциты, *o* – обтуратор, *oi* – наружный интегумент, *pd* – подиум, *ps* – постамент, *po* – плацентарный вырост, *pt* – париетальная ткань, *wo* – стенка завязи (объяснения в тексте). Масштабная линейка: 50 мкм.

Fig. 1. Ovule development in *Euphorbia myrsinites* (schematized).

1–7 – ovule structure at the stages of laying down archesporium (1), formation of megasporocytes (2), tetrads of megaspores (3), functional megaspore (4), 2-nucleate (5), 4-nucleate (6) and formed embryo sac (7); *a* – archesporium, *c* – caruncle, *cb* – conductive band, *ep* – endopachychalaza, *es* – embryo sac, *ii* – inner integument, *h* – hypostase, *mc* – megasporocytes, *o* – obturator, *oi* – outer integument, *pd* – podium, *ps* – postament, *po* – placenta outgrowth, *pt* – parietal tissue, *wo* – wall of ovary (see the text for explanations). Scale bars – 50 μ m.

женными на верхушке плацентарного выроста; при этом они несколько смещаются на боковую поверхность обтуратора, приобретая гемитропное положение – с расположением оси микропиле-халаза почти параллельно поверхности плаценты (рис. 1, 1–7).

Развитие семязчатка у *E. myrsinites* и *E. komaroviana* осуществляется в целом сходно; оно схематично проиллюстрировано нами на примере *E. myrsinites*. В ходе него происходит заложение и рост основных структур семязчатка – нуцеллуса, интегументов, халазы, гипостазы, рафе и фуникулуса. Сформированные семязчатки гемитропные, красинуцеллятные, битегмальные, с коротким фуникулусом; ось микропиле-халаза ориентирована под углом в 25° к плаценте и в области микропиле изогнута к обтуратору. Нуцеллус се-

мязчатка имеет отчетливую зональность строения, проявляющуюся в его дифференциации на структуры, свойственные семязчаткам красинуцеллятного типа – многослойную париетальную ткань и нуцеллярный колпачок, образующие в апикальной части нуцеллуса массивную клювовидную структуру, и хорошо выраженные постамент и подиум в его базальной части. Для семязчатка характерно нетипичное положение гипостазы и окончания массивного проводящего пучка рафе – внутри основания внутреннего интегумента (рис. 1, 1–7), что, очевидно, связано с формированием в нем эндопахихалазы – структуры, закладывающейся в семязчатке, но наиболее отчетливо выявляющейся лишь в ходе развития семени (подробнее, см. Titova et al., 2018a, 2019). Морфогенетический механизм возникно-

вения эндопахихалазы в семязачатке пока остается неясным и явится предметом отдельного исследования. Следует также отметить, что, несмотря на единую общую схему формирования, сформированные семязачатки *E. myrsinites* и *E. komaroviana* различаются по массивности структур, особенно базальной части – несколько меньшей у *E. myrsinites*, чем у *E. komaroviana* (см. Titova et al., 2019).

Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Euphorbia myrsinites*. На самых ранних этапах развития в субэпидермальном слое апекса примордия семязачатка *E. myrsinites* дифференцируется комплекс инициальных клеток, которые далее делятся периклинально, отделяя наружу будущие клетки археспория, а внутрь – клетки, производные которых в дальнейшем войдут в состав базальной части нуцеллуса и внутренних областей халазы и фуникулуса (рис. 1, 1; 2, 1). Клетки археспория расположены в один слой, причем 2 из них, по-видимому, лежат в центре примордия семязачатка, а остальные – по окружности. По мере роста примордия клетки археспория также подвергаются периклинальным делениям, с отделением слоя спорогенных и париетальных клеток (рис. 2, 2). Далее спорогенные клетки вновь делятся периклинально, с образованием массивного комплекса спорогенных клеток (рис. 2, 3), после чего происходит их постепенное преобразование в мегаспороциты (рис. 2, 4). Формирование спорогенного комплекса завершается на стадии инициации в семязачатке интегументов и начала дифференциации базальной зоны нуцеллуса на постамент и подиум. Спорогенный комплекс состоит из 16–18 клеток, лежащих в два слоя (4 клетки в 2 яруса в центре, остальные – в 2 яруса, по окружности), при этом деления париетальных клеток на этой стадии еще не наблюдаются (рис. 1, 2; 2, 5a, b).

Преобразование спорогенных клеток в мегаспороциты происходит неравномерно – наибольшему удлинению подвергаются, в первую очередь, клетки верхнего центрального яруса, занимающего в семязачатке осевое положение, а остальные отстают в развитии. При этом развивающиеся мегаспороциты уплощаются из-за уплощения нуцеллуса в его билатеральной плоскости (рис. 2, 4, 6a, b). Эти же клетки первыми вступают в мейоз, каждое из двух последовательных делений которого сопровождается заложением клеточных перегородок, с образованием сначала диады, а затем тетрады или триады мегаспор линейного или Т-образного типа, что свидетельствует о моноспорическом типе развития. Тетрады мегаспор, формирующиеся из верхних центральных мегаспороцитов, наблюдаются уже на стадии образования в семязачатках примордиев интегументов (рис. 1, 3; 2, 7a–8b), тогда как тетрады, формирующиеся из остальных мегаспоро-

цитов (иногда лишь диады) – на стадии частичного обрастания нуцеллуса интегументами (рис. 3, 1a–c). Характерно, что процесс мейоза сопряжен с активацией дальнейших делений клеток париетальной ткани и латеральной части нуцеллуса, толщина которых заметно увеличивается (число слоев клеток постамента и подиума почти не меняется). При этом в цитоплазме клеток париетальной ткани и мегаспороцитов появляются мелкие сферические включения (рис. 3, 1b, c).

После образования тетрад мегаспор начинается формирование зародышевого мешка, обычно единственного, возникающего на базе одной из тетрад мегаспор верхнего центрального яруса. Функциональной является халазальная мегаспора, которая подвергается удлинению (остальные мегаспоры дегенерируют). Ее ядро занимает центральное положение, а в цитоплазме формируются мелкие вакуоли, и сохраняется присутствие сферических включений (рис. 1, 4; 3, 1c, 2). После первого митотического деления образуется 2-ядерный зародышевый мешок, ядра которого расходятся к противоположным полюсам. Толщина париетальной ткани на этой стадии возрастает до 10–11 слоев клеток. Одновременно происходит рост числа слоев клеток постамента и подиума; внутренний интегумент достигает почти середины нуцеллуса, а наружный – обрастает внутренний. На этой стадии в нуцеллусе еще различимы остальные тетрады и диады мегаспор, остановившиеся в развитии и проявляющие начальные признаки лизиса (рис. 1, 5; 3, 3a–c).

Затем ядра зародышевого мешка на каждом полюсе претерпевают еще два митотических деления, после чего происходит процесс клеткообразования (рис. 1, 6, 7). Сформированный зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный: 3 клетки на микропиллярном полюсе (яйцевой аппарат), 3 – на халазальном (антиподальный аппарат) и расположенная между ними центральная клетка с двумя полярными ядрами. В ходе этих стадий развития число слоев париетальной ткани почти не увеличивается, однако существенно возрастает массивность постамента, подиума и латеральной части нуцеллуса; наружный интегумент полностью обрастает нуцеллус, при этом его апикальная часть расширяется с образованием карункулы, однако внутренний интегумент еще не достигает верхушки нуцеллуса. Эти тенденции сохраняются и в ходе созревания зародышевого мешка (рис. 4, 1a) и прогамной фазы, в процессе которой внутренний интегумент, однако, также обрастает верхушку нуцеллуса (рис. 4, 2a).

В ходе созревания зародышевого мешка его клетки постепенно приобретают характерные черты специализации. На ранних стадиях развития клетки яйцевого аппарата начинают увеличиваться в размерах и подвергаться вакуолизации, с

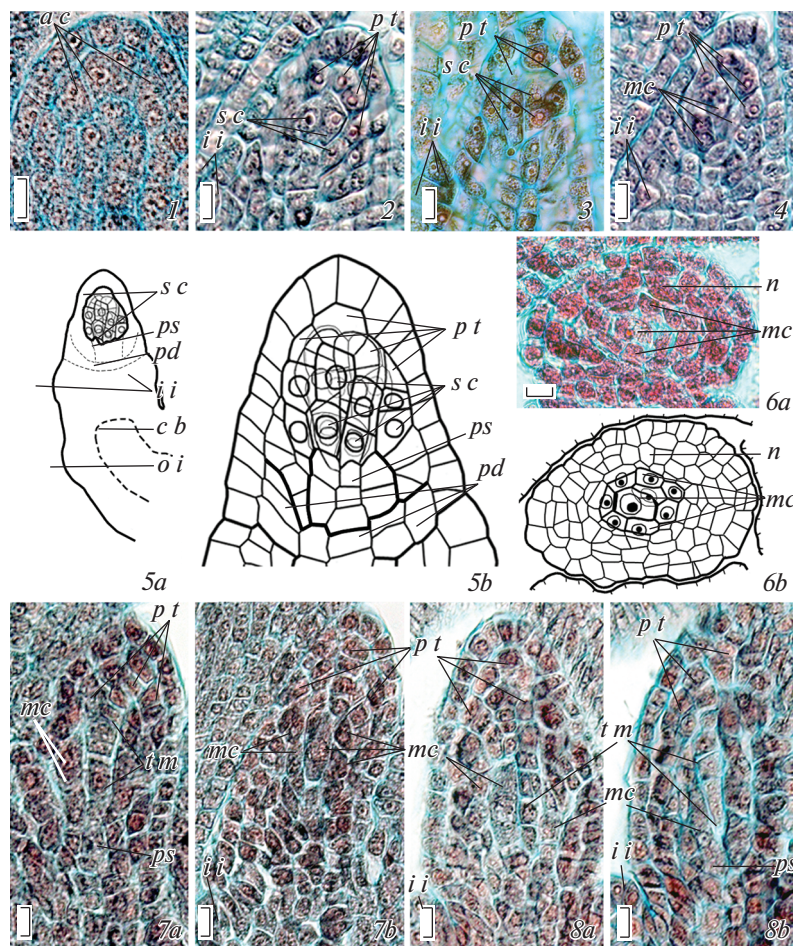


Рис. 2. Мегаспорогенез в семязачатке *Euphorbia myrsinites*.

1 – строение археспория, 2, 3 – спорогенных клеток (до и после их периклиальных делений, с образованием двух ярусов клеток), 4 – мегаспороцитов, 5a, b – семязачатка на стадии формирования многоклеточного спорогенного комплекса (5a – общий вид, схематизировано, 5b – спорогенный комплекс, объемная реконструкция), 6a, b – основной развивающийся мегаспороцит в окружении менее развитых мегаспороцитов, 7a, b, 8a, b – множественные мегаспороциты, вступающие в мейоз, и тетрады мегаспор (1–5b, 7a, b – продольные срезы семязачатка в дорсивентральной плоскости, 8a, b – в его билатеральной плоскости, 6a, b – поперечные срезы); a c – археспориальные клетки, c b – проводящий пучок, i i – внутренний интегумент, mc – мегаспороциты, n – нуцеллус, o i – наружный интегумент, pd – подиум, ps – постамент, p t – парietальная ткань, s c – спорогенные клетки, t m – тетрады мегаспор (объяснения в тексте). Масштабная линейка – 10 мкм.

Fig. 2. Megasporogenesis in the ovule of *Euphorbia myrsinites*.

The structure: 1 – of archesporium, 2, 3 – of sporogenous cells (before and after their periclinal divisions, with formation of two cell tiers), 4 – of megasporocytes, 5a, b – of ovule at the stage of many-celled sporogenous complex formation (5a – general view, schematized, 5b – sporogenous complex, 3D-reconstruction); 6a, b – main developing megasporocyte surrounded by less developed ones, 7a, b, 8a, b – multiple megasporocytes entering into meiosis and tetrads of megaspores (1–5b, 7a, b – longitudinal sections of ovule in dorsoventral plane, 8a, b – in bilateral plane, 6a, b – cross sections); a c – archesporial cells, c b – conductive band, i i – inner integument, mc – megasporocytes, n – nucellus, o i – outer integument, pd – podium, ps – postament, p t – parietal tissue, s c – sporogenous cells, t m – tetrads of megaspores (see the text for explanations). Scale bars – 10 μm.

приобретением ими характерной поляризации: расположение ядра в базальной, а вакуоли – в апикальной части синергид, а наоборот – расположение ядра в апикальной, а вакуоли – в базальной части яйцеклетки. Клетки яйцевого аппарата расположены типично: яйцеклетка имеет боковое положение, синергиды лежат одна под другой, прилегая основанием к его микропиллярному полюсу (при просмотре в профиль, на продоль-

ном тангенциальном срезе семязачатка). Антиподы имеют близкую взаимную топографию, но с некоторыми отличиями – боковое положение верхней клетки и осевое двух нижних, лежащих бок о бок и на большем удалении от верхней клетки (обратно Т-образное положение); при этом верхняя и одна из двух нижних клеток антипод находятся в контакте с центральной клеткой. В центральной клетке полярные ядра сближаются

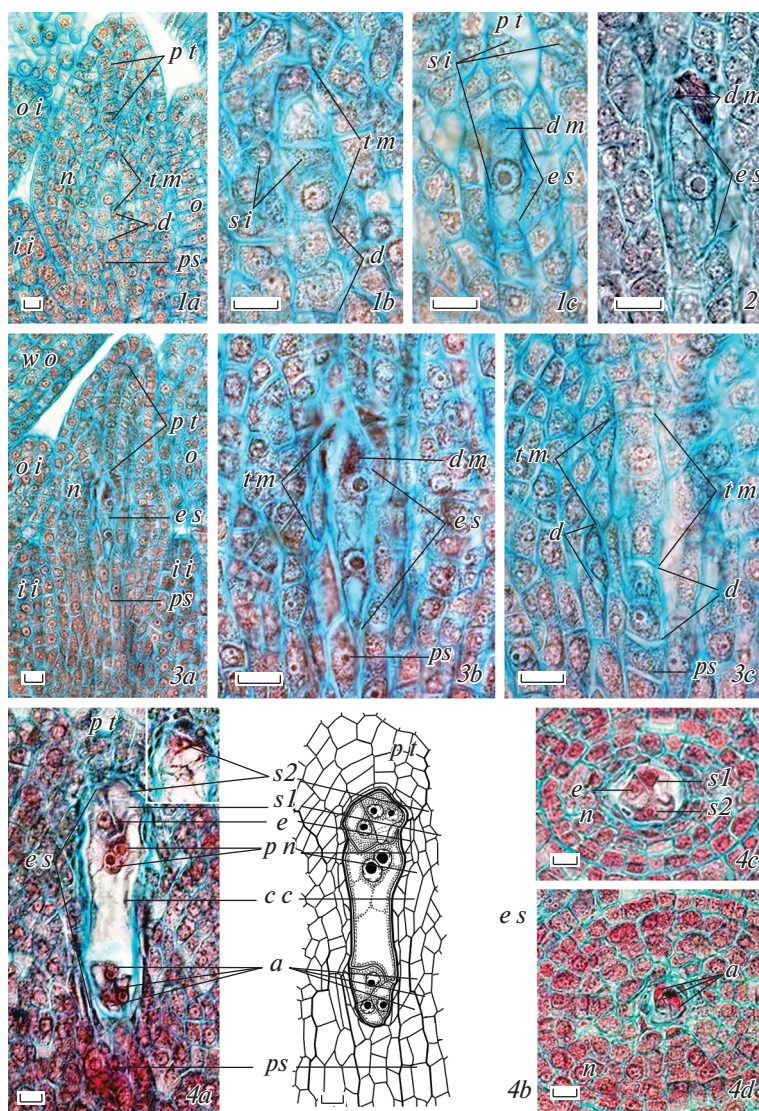


Рис. 3. Развитие зародышевого мешка у *Euphorbia myrsinites*.

1a – нуцеллус с тетрадами мегаспор по окончании мейоза, *1b, c* – тетрады с начальными (*1b*) и явными (*1c*) признаками дегенерации нефункциональных мегаспор, *2* – растущая функциональная мегаспора, *3a* – нуцеллус с 2-ядерным зародышевым мешком, *3b* – тот же зародышевый мешок в окружении дегенерирующих тетрад мегаспор, увеличено, *3c* – другие тетрады и диады мегаспор в разной степени дегенерации на следующем срезе (*1a–3c* – продольные срезы семязачатка в дорсивентральной плоскости), *4a–d* – строение сформированного зародышевого мешка на продольном срезе в билатеральной плоскости семязачатка (*4a, b*) и на поперечных срезах на уровне яйцевого аппарата (*4c*) и антипод (*4d*); *a* – антиподы, *cc* – центральная клетка, *d* – диада, *dm* – дегенерирующие мегаспоры, *e* – яйцеклетка, *es* – зародышевый мешок, *oi* – наружный интегумент, *pn* – полярные ядра, *sl, s2* – синергиды, *si* – сферические включения, остальные обозначения – см. рис. 1 (объяснения в тексте). Масштабная линейка, мкм: *1a, 3a* – 50, *1b* – 2, *3b–4d* – 10.

Fig. 3. Development of embryo sac in *Euphorbia myrsinites*.

1a – nucellus with tetrads of megaspores at the completion of the meiosis, *1b, c* – tetrads with first (*1b*) and clear (*1c*) signs of degeneration of non-functional megaspores, *2* – growing functional megaspore, *3a* – nucellus with 2-nucleate embryo sac, *3b* – the same embryo sac surrounded by degenerating tetrads of megaspores, enlarged, *3c* – other tetrads and dyads with different degree of degeneration on next section (*1a–3c* – longitudinal sections of ovule in dorsoventral plane), *4a–d* – the structure of formed embryo sac at the longitudinal section in ovule bilaterally (*4a, b*) and at cross sections at the level of egg apparatus (*4c*) and antipodals (*4d*); *a* – antipodals, *cc* – central cell, *d* – dyad, *dm* – degenerating megaspores, *e* – egg cell, *es* – embryo sac, *oi* – outer integument, *pn* – polar nuclei, *sl, s2* – synergids, *si* – spherical inclusions, for the other designations see Fig. 1 (see the text for explanations). Scale bars, μm : *1a, 3a* – 50, *1b* – 2, *3b–4d* – 10.

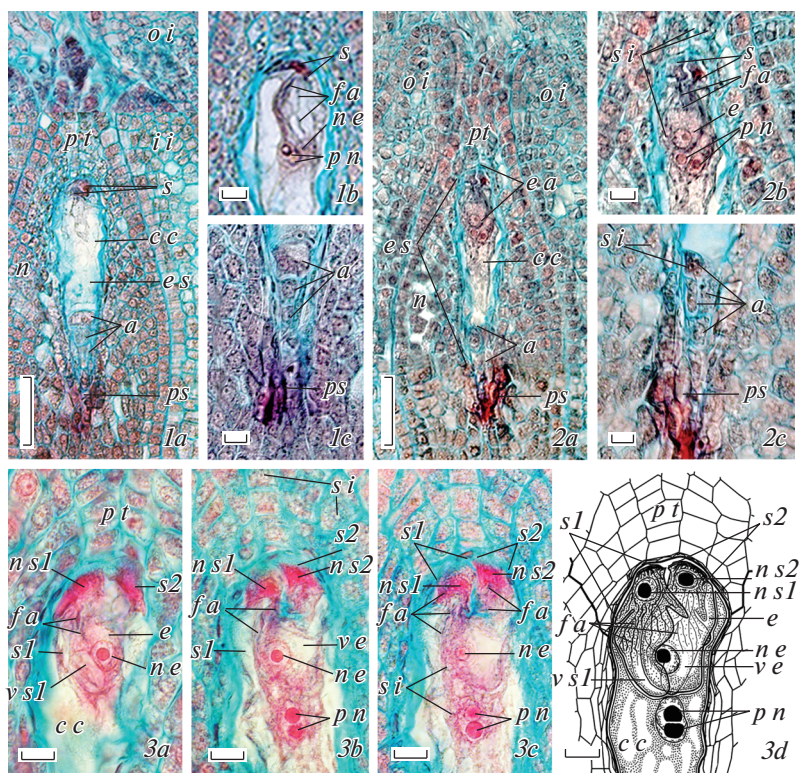


Рис. 4. Поздние стадии развития зародышевого мешка у *Euphorbia myrsinites*.

1a–2c – строение зрелого зародышевого мешка до (1a–c) и в ходе (2a–c) прогамной фазы: 1a, 2a – общий вид зародышевого мешка, 1b, 2b – его яйцевого и 1c, 2c – антиподального аппарата, 3a–d – яйцевого аппарата перед вхождением пыльцевых трубок в нуцеллус (3a–c – его последовательные срезы, 3d – объемная реконструкция), продольные срезы семязачатка в его дорсивентральной (1a–b) и билатеральной (2a–3d) плоскости; fa – нитчатый аппарат, ne – ядро яйцеклетки, nsl – ядро первой синергиды, ns2 – ядро второй синергиды, vsl – вакуоль первой синергиды, vs2 – вакуоль второй синергиды, ve – вакуоль яйцеклетки, остальные обозначения – см. рис. 1 и 2 (объяснения в тексте). Масштабная линейка, мкм: 1a, 2a – 50, 1b–c, 2b–3d – 10.

Fig. 4. Late stages of embryo sac development in *Euphorbia myrsinites*.

1a–2c – the structure of mature embryo sac before (1a–c) and during (2a–c) of progamous phase: 1a, 2a – general view of embryo sac, 1b, 2b – of its egg apparatus, and 1c, 2c – of antipodals, 3a–d – egg apparatus prior to entering of pollen tubes into the nucellus (3a–c – its sequential sections, 3d – 3D-reconstruction), longitudinal sections of ovule in its dorzoventral (1a–b) and bilateral (2a–3d) planes; fa – filiform apparatus, ne – nucleus of egg cell, nsl – nucleus of 1st synergid, ns2 – nucleus of 2nd synergid, vsl – vacuole of 1st synergid, vs2 – vacuole of 2nd synergid, ve – vacuole of egg cell, for the other designations see Figs. 1 and 2 (see the text for explanations). Scale bars, μm : 1a, 2a – 50, 1b–c, 2b–3d – 10.

возле яйцевого аппарата, при этом ее цитоплазма имеет сетчато-лучевую вакуолизацию (рис. 3, 4a, b). На поперечных срезах зародышевого мешка видно, что синергиды облегают яйцеклетку с двух сторон (рис. 3, 4c), тогда как в антиподах этого не наблюдается, вследствие отмеченной специфики их взаимоположения (рис. 3, 4d).

На стадии зрелого зародышевого мешка и в прогамной фазе его клетки приобретают окончательные черты специализации, связанные с подготовкой к оплодотворению (рис. 4, 1a, 2a). Клетки яйцевого аппарата становятся значительно крупнее. В яйцеклетке сильно увеличивается объем базальной вакуоли. Синергиды выравниваются по длине с яйцеклеткой, в их основании формируются хорошо развитые зубовидные выросты и нитчатый аппарат; в зауженной апикальной ча-

сти вакуоль приобретает овальную форму, причем выросты нитчатого аппарата проникают и в тонкий слой цитоплазмы, лежащий вокруг вакуоли. Для центральной клетки характерно сохранение положения полярных ядер (без слияния, в контакте друг с другом, вблизи яйцевого аппарата) и характера вакуолизации (рис. 4, 1b, 2b, 3a–d). Существенные изменения происходят и в антиподах. Верхняя антиподальная клетка становится заметно крупнее и вакуолизированнее двух остальных, более узких клеток антипод, нередко двуядерной. Следует также отметить, что на этой стадии развития нами наблюдался другой – линейный, вариант положения антипод, при котором лишь их верхняя, более крупная клетка граничит с центральной клеткой гаметофита (рис. 4, 1c). Это может указывать либо на возможность нали-

чия у *E. myrsinites* двух различных вариантов топографии антипод на стадии сформированного зародышевого мешка, либо на ее изменение в ходе развития (вследствие сужения халазального конца зародышевого мешка и его внедрения в постамент). В ходе прогамной фазы (при росте пыльцевых трубок в столбике) клетки антипод претерпевают еще более значительные изменения. Их нижние клетки подвергаются дополнительным делениям, тогда как верхняя клетка сохраняет свою форму и двуядерность (рис. 4, 2c). В результате, антиподальный аппарат у *E. myrsinites* становится 4–5-клеточным и функционирует в ходе оплодотворения, дегенерируя лишь на начальных этапах развития ценоцитного эндосперма (см. также Titova et al., 2019).

Следует также отметить, что в ходе развития зародышевого мешка (после стадии 2-ядерного ценоцита) клетки нуцеллуса в области прилегания к зародышевому мешку начинают подвергаться лизису, причем лизис затрагивает и остановившиеся в развитии дополнительные тетрады мегаспор. Особенно активно этот процесс осуществляется в латеральной области нуцеллуса, а также в клетках постамента (в области контакта с антиподами), что проявляется в интенсивном специфическом окрашивании сафранином как содержащего клеток постамента, так и их ослизняющихся стенок, вследствие чего они становятся утолщенными, что позволяет предположить в них наличие апопластного транспорта метаболитов. Лизис клеток париетальной ткани (в области прилегания к гаметофиту) становится активным несколько позднее — к стадии сформированного зародышевого мешка. Отмеченные изменения также сопровождаются продолжением накопления сферических включений — как в клетках самого гаметофита, так и в клетках нуцеллуса, особенно в его париетальной ткани (рис. 3, 4a; 4, 1b, c, 2b, c, 3c).

Таким образом, по совокупности признаков (моноспорический, биполярный, 3-митозный) тип развития зародышевого мешка у *E. myrsinites* следует отнести к Polygonum-типу развития, по классификации И.Д. Романова (Romanov, 1971). В то же время, развитие зародышевого мешка у данного вида характеризуется рядом специфических особенностей, в частности, увеличением числа клеток антипод в ходе его созревания и прогамной фазы, а также числа ядер в их отдельных клетках, вследствие чего зрелый зародышевый мешок становится 8–9-клеточным, 8–10-ядерным.

Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Euphorbia komaroviana*. Самая ранняя стадия развития, которую мы наблюдали у *E. komaroviana* — семязачаток на стадии окончания мейоза в мегаспороцитах и начала формирования зародышево-

го мешка. Семязачаток на этой стадии имеет примерно то же строение, что и у *E. myrsinites*. Его внутренний интегумент достигает уровня нижней трети нуцеллуса, а наружный интегумент обрастает внутренний интегумент; париетальная ткань 10–11-слойная; в подиуме и постаменте идут активные деления клеток (рис. 5, 1). В центре нуцеллуса уже присутствует 2-ядерный зародышевый мешок, а по бокам от него — многочисленные тетрады мегаспор, также лежащие в два яруса (рис. 5, 2a–c). Ядра в 2-ядерном зародышевом мешке расположены на его противоположных полюсах; выше него расположены дегенерирующие мегаспоры (рис. 5, 2b). Большинство тетрад мегаспор линейного типа и находятся в состоянии дегенерации, хотя в отдельных из них халазальные мегаспоры претерпевают развитие (рис. 5, 2a). Общее число тетрад мегаспор в семязачатке *E. komaroviana* на этой стадии развития было близким к таковому *E. myrsinites* (16–18), хотя характер их взаимного положения выяснять не удалось. Это свидетельствует о формировании в семязачатке данного вида на ранних стадиях развития множественного археспория, а также большого числа спорогенных клеток (спорогенного комплекса) и мегаспороцитов (как и у *E. myrsinites*).

Дальнейшее развитие зародышевого мешка у *E. komaroviana* также во многом сходно с таковым *E. myrsinites*, хотя имеются и некоторые отличия. Сформированный зародышевый мешок у этого вида также 7-клеточный 8-ядерный (яйцевой аппарат, центральная клетка с 2 полярными ядрами, 3 клетки-антиподы); его клетки имеют тот же характер специализации. Однако зародышевый мешок *E. komaroviana* является более длинным и узким, чем у *E. myrsinites*, а его антиподальный аппарат в процессе специализации не подвергается дополнительным делениям и остается 3-клеточным (рис. 5, 3a–d), причем наблюдалось два варианта топографии его клеток — линейная и Т-образная (рис. 5, 3c, d). Последний факт делает более предпочтительной версию о двух разных исходных вариантах топографии этих клеток и у *E. myrsinites*. В то же время, антиподы в зародышевом мешке *E. komaroviana*, как и у *E. myrsinites*, продолжают функционировать в ходе прогамной фазы и на первых этапах развития ценоцитного эндосперма (рис. 5, 4a–c), после чего подвергаются дегенерации. Еще одна особенность — способность отдельных семязачатков *E. komaroviana* к реализации развития нескольких гаметофитов. В частности, в некоторых сформированных семязачатках наблюдалось присутствие 3 зародышевых мешков — один полностью развитый, с функциональными клетками, второй — развитый, но с признаками дегенерации клеток, третий — недоразвитый, в стадии 4-ядерного ценоцита; при этом полностью развитый мешок находился в контакте и с париетальной тканью, и с постамен-

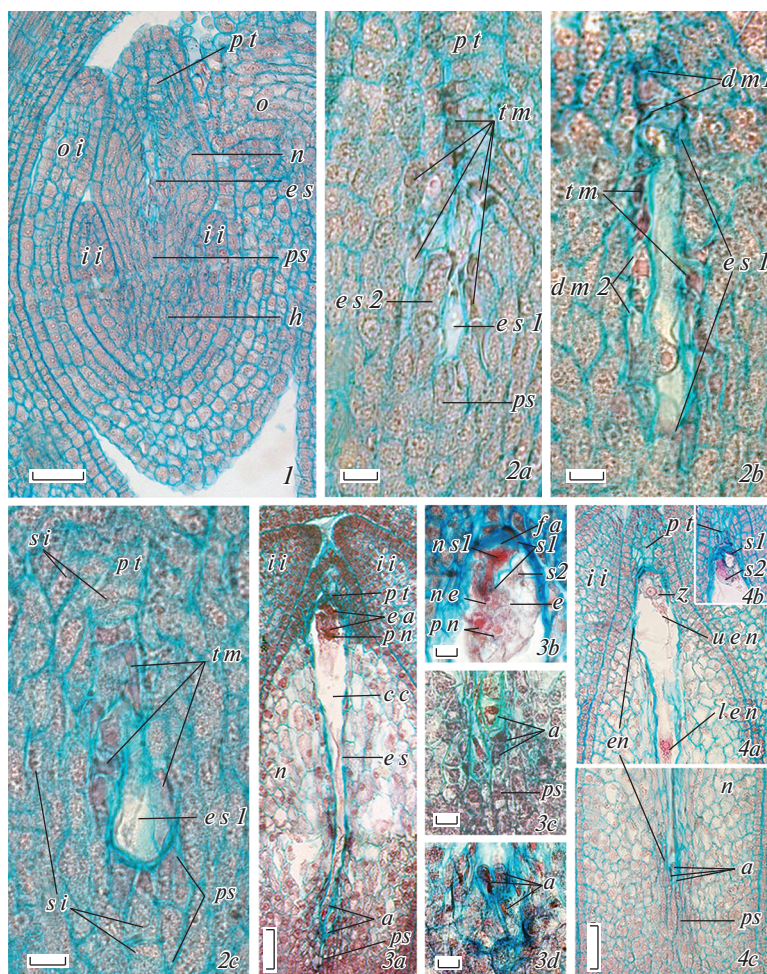


Рис. 5. Развитие зародышевого мешка у *Euphorbia komaroviana*.

1 – семязчаток на стадии 2-ядерного зародышевого мешка, 2a–c – последовательные срезы нуцеллуса с 2-ядерным зародышевым мешком и множественными тетрадами мегаспор (дегенерирующими или с развивающейся халазальной мегаспорой), 3a–d – зародышевый мешок в прогамной фазе (3a – общий вид, 3b – яйцевой аппарат и 3c, d – антиподы с линейным и Т-образным расположением), 4a, b – последовательные срезы микропиллярной части зародышевого мешка на стадии зиготы, 4c – его халазальная часть с сохраняющимися антиподами; en – эндосперм, es 1 – основной, 2-ядерный зародышевый мешок, es 1 – зародышевый мешок, развивающийся из дополнительной тетрады мегаспор, len – нижнее ядро эндосперма, uen – его верхнее ядро, z – зигота, остальные обозначения – см. рис. 1–3 (объяснения в тексте). Масштабная линейка, мкм: 1a, 3a, 4a–c – 50, 2a–c, 3b–d – 10.

Fig. 5. Development of embryo sac in *Euphorbia komaroviana*.

1 – ovule at the stage of 2-nucleate embryo sac, 2a–c – sequential sections of its nucellus with 2-nucleate embryo sac and multiple tetrads of megasporae, degenerating or with developing chalazal megaspore, 3a–d – embryo sac in progamous phase (3a – general view, 3b – egg apparatus, 3c, d – antipodals with linear and T-shaped arrangement), 4a, b – sequential sections of embryo sac micropylar part at the stage of zygote, 4c – its chalazal part with preserving antipodals; en – endosperm, es 1 – main 2-nucleate embryo sac, es 1 – embryo sac developing from megaspore of additional tetrad, len – lower nucleus of endosperm, uen – its upper nucleus, z – zygote, for the other designations see Figs. 1–3 (see the text for explanations). Scale bars, μm : 1a, 3a, 4a–c – 50, 2a–c, 3b–d – 10.

том нуцеллуса (рис. 6, 1a, b), второй (с признаками дегенерации) – лишь в контакте с париетальной тканью (рис. 6, 2), третий (4-ядерный) – лишь в контакте с постаментом (рис. 6, 3). Характерно, что эта особенность развития семязчатка коррелирует у *E. komaroviana* с достижением к моменту оплодотворения несколько большей массивности структур его халазальной части (по сравнению с *E. myrsinites*; см. Titova et al., 2019), а

также с некоторой спецификой структуры постаamenta. Клетки постаamenta, контактирующие с антиподами, не приобретают специфического окрашивания сафранином ни на одной из стадий развития зародышевого мешка(-ов), а для их цитоплазмы характерно накопление сферических включений (рис. 5, 2b, c; 6, 1b), что не свойственно постаменту *E. myrsinites*. Для остальных зон нуцеллуса характерны те же закономерности развития.

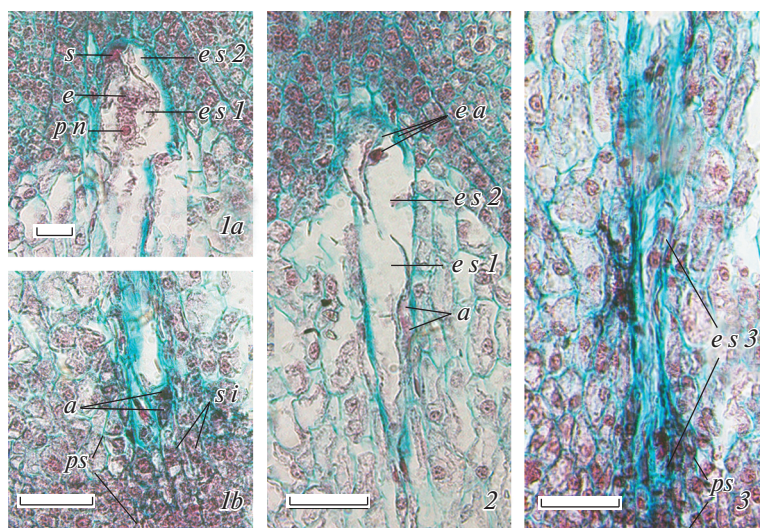


Рис. 6. Формирование нескольких зародышевых мешков в семязачатке *Euphorbia komaroviana*.

1a–3 – последовательные срезы нуцеллуса одного и того же сформированного семязачатка, иллюстрирующие развитие в нем 3 зародышевых мешков одновременно: 1a–b – полностью развитого (зрелого), 2 – развитого, но с дегенерирующими клетками и 3 – недоразвитого, 4-ядерного зародышевого мешка (1a – микропиллярная, 2b – халазальная часть полости развитого зародышевого мешка); es1 – полностью развитый зародышевый мешок, es2 – развитый зародышевый мешок, но с признаками дегенерации клеток, es3 – 4-ядерный зародышевый мешок, остальные обозначения – см. рис. 1–4 (объяснения в тексте). Масштабная линейка – 50 мкм.

Fig. 6. Formation of several embryo sacs in the ovule of *Euphorbia komaroviana*.

1a–3 – sequential sections of the nucellus from the same ovule to illustrate a simultaneous development of 3 embryo sacs: 1a–b – wholly developed (mature) embryo sac, 2 – developed embryo sac, but with degenerating cells, and 3 – undeveloped 4-nucleate embryo sac (1a – micropylar, 2b – chalazal part of fully developed embryo sac); es1 – wholly developed embryo sac, es2 – developed embryo sac, but with the signs of degeneration, es3 – 4-nucleate embryo sac, for the other designations see Figs. 1–4 (see the text for explanations). Scale bars – 50 μm.

Таким образом, развитие зародышевого мешка *E. komaroviana* (как и у *E. myrsinites*) соответствует моноспорическому Polygonum-типу. Однако вследствие отсутствия делений клеток антипод в ходе их специализации, зрелый зародышевый мешок данного вида является 7-клеточным 8-ядерным, хотя его антиподы также сохраняются до первых этапов развития эндосперма. Отдельным семязачаткам *E. komaroviana* свойственна способность к формированию нескольких зародышевых мешков, что коррелирует с определенной спецификой развития структур семязачатка.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечено выше, род *Euphorbia* относится к числу таксонов цветковых растений, характеризующихся значительным разнообразием типов развития зародышевого мешка, и издавна привлекает внимание эмбриологов в связи с проблемой классификации и эволюции женского гаметофита (Battaglia, 1947, 1989; Maheshwari, 1948, 1950; Romanov, 1971; Chaturvedi, Dalal, 2000; Pechenitsyn, 2002, и многие др.). У видов данного рода отмечено наличие как моноспорических, так и би- и тетрапорических типов развития зародышевого мешка. Среди моноспорических типов

выявлен Polygonum-тип, среди биспорических – Allium-тип, а среди тетрапорических – Peneaea-, Fritillaria-, Chrysanthemum cinerariaefolium-, Chrysanthemum parthenium- и Plumbagella-типы. Интересно, что все “отклоняющиеся” типы до сих пор описаны лишь у видов подрода *Esula* рода *Euphorbia*, выделенного на основании молекулярно-филогенетического анализа (Geltman, 2013, 2016; Riina et al., 2013). Согласно обобщениям Г.Ю. Виноградовой (Vinogradova, 2017), биспорический Allium (= Scilla)-тип обнаружен у *E. mauritanica* (Ventura, 1933), *E. characias*, *E. amygdaloides* (D’Amato, 1939) и *E. lagascae* (D’Amato, 1946), тетрапорические типы – у *E. procera*, *E. palustris* (Peneaea-тип; Modilewski, 1909; 1911), *E. dulcis* (Fritillaria-тип, Carano, 1925, 1926; Cesca, 1961; Kapil, 1961), *E. bivonae*, *E. acanthothamnus* (Chrysanthemum cinerariaefolium-тип; Cesca, 1966) и *E. epithymoides* (Chrysanthemum cinerariaefolium-, Chrysanthemum parthenium-, Plumbagella- и Fritillaria-типы одновременно; Cesca, 1969). Анализ распределения признака “тип развития зародышевого мешка” среди видов подрода *Esula* (по системе Riina et al., 2013), проведенный тем же автором (Vinogradova, 2017), показал, что тетрапорические типы сконцентрированы в его наиболее крупной секции *Helioscopia*, тогда как биспорические –

в небольших секциях: *Patellares* (*E. characias*, *E. amygdaloides*), *Aphyllis* (*E. mauritanica*) и *Lagascae* (*E. lagascae*) (табл. 1). У остальных изученных видов подрода *Esula* (по данным автора – 23 вида из 33 изученных в целом) выявлен *Polygonum*-тип.

Эти обобщения можно также дополнить несколькими положениями:

Во-первых, из 21 секции подрода *Esula* в отношении развития женского гаметофита изучены представители лишь 11 секций. Это – отдельные виды секций *Lathyris* и *Lagascae*, представляющих базальные клады его молекулярно-филогенетического древа, ряд видов секции *Helioscopia* из продвинутой клады I, а также секций *Pithyusa*, *Pachycladae*, *Exiguae*, *Paralias*, *Arvales*, *Patellares*, *Aphyllis* и *Esula* из продвинутой клады II (табл. 1).

Во-вторых, моноспорический *Polygonum*-тип развития женского гаметофита, свойственный большинству изученных видов подрода *Esula*, отмечен как в его базальной кладе *Lathyris* (*E. lathyris* – монотипная секция *Lathyris*), так и во многих секциях обеих продвинутых клад (I, II). Тетраспорические типы (наряду с моноспорическим) отмечены в продвинутой кладе I, включающей секции *Helioscopia* и *Holophyllum*, причем концентрация тетраспорических типов в секции *Helioscopia* подтверждается и недавними данными по *E. soongarica*, структура зрелого зародышевого мешка которого с высокой степенью вероятности позволяет говорить о наличии у этого вида также Ренае-типа развития женского гаметофита (Titova et al., 2018a). Биспорический же *Allium*-тип отмечен преимущественно у видов продвинутой клады II (секции *Patellares*, *Aphyllis*), хотя также и в базальной кладе *Lagascae* (с единственной секцией *Lagascae*), причем наличие моно- и тераспорических типов в секции *Lagascae* пока не установлено (табл. 1).

В третьих, выявленные тенденции в распределении признака “тип развития зародышевого мешка” среди крупных клад молекулярно-филогенетического древа подрода *Esula* представляют интерес, поскольку эти клады отражают две основные и разные линии его эволюции – мезофильную (клада I) и ксерофильную (клада II) линии (Geltman, 2013, 2016; Riina et al., 2013). Этот интерес усиливается и тенденциями в распределении этого признака в пределах более мелких клад, в частности, приуроченностью тетраспорических Ренае- (*E. procera*, *E. palustris*) и *Fritillaria*-типов (*E. epithymoides*, *E. dulcis*) развития зародышевого мешка к двум разным и более мелким кладам секции *Helioscopia* (Vinogradova, 2017). Однако эти тенденции нуждаются в проверке: данные по многим видам отсутствуют, а по ряду видов – нуждаются в уточнении (*Polygonum*- или *Allium*-тип у *E. spinosa*; Donati, 1913; Cesca, 1963). Особый интерес в этом отношении представляют виды

секций, расположенных вблизи основания молекулярно-филогенетического древа подрода *Esula*, но контрастирующих по принадлежности к его разным продвинутым кладам, и в частности, практически не изученных видов секций *Holophyllum* и *Myrsiniteae* (клады I и II, соответственно). Некоторые стадии развития зародышевого мешка были изучены у *E. myrsinites* из секции *Myrsiniteae* (Schweiger, 1905), но тип его развития не установлен.

Проведенное исследование показало, что *E. komaroviana* (секция *Holophyllum*) и *E. myrsinites* (секция *Myrsiniteae*) характеризуются наличием *Polygonum*-типа развития зародышевого мешка (моноспорического, биполярного, 3-митозного), причем оба вида обладают большим сходством в закономерностях его возникновения и развития.

Черты сходства проявляются:

- в заложении на ранних стадиях развития семязачатка множественного археспория, дальнейшем формировании из него массивного комплекса спорогенных клеток, образующихся путем периклинальных делений клеток исходно единственного слоя с организацией двух ярусов клеток (не менее 16 клеток в целом);

- в преобразовании большинства спорогенных клеток в мегаспороциты, их последующем вступлении в мейоз и его завершении, при этом *E. myrsinites* характеризуется асинхронным развитием мегаспороцитов: удлинению и вступлению в мейоз подвергаются, в первую очередь, осевые центральные мегаспороциты верхнего яруса (*E. komaroviana*, очевидно, свойственна та же закономерность);

- в образовании в результате мейоза множества линейных или Т-образных тетрад (триад) мегаспор, из которых, однако, дальнейшее развитие, как правило, претерпевает единственная тетрада мегаспор, функциональной из которых является халазальная мегаспора;

- в организации (по завершении 3 циклов митотических делений) 7-клеточного 8-ядерного сформированного зародышевого мешка;

- в общей организации клеток яйцевого аппарата и центральной клетки зрелого зародышевого мешка (расположение вакуоли в базальной части яйцеклетки, а ядра – в ее апикальной части, и, наоборот – вакуоли в апикальной части синергид, а ядра – в базальной части; наличие хорошо развитого нитчатого в синергидах; сближение полярных ядер центральной клетки возле яйцевого аппарата; два варианта расположения антипод).

В то же время, исследованные нами виды проявляли и определенные различия, главным образом, в развитии их антиподального аппарата. У *E. myrsinites* клетки антипод в процессе созревания зародышевого мешка подвергаются дополнительным делениям (с цитокинезом, реже без

Таблица 1. Степень изученности видов подрода *Euphorbia* по признаку “тип развития зародышевого мешка” и распределение этого признака в пределах его разных клад
Table 1. Level of knowledge of the character “type of embryo sac development” in the *Euphorbia* subgenus *Esula* species and its distribution within its different clades

Клада Clade	Секция Section	Число видов Number of species	Число изучен- ных видов Number of species studied	Виды с моноспори- ческим типом развития Species with monosporic type of development	Виды с биспо- рическим ти- пом развития Species with bisporic type of development	Виды с тетраспори- ческим типом развития The species with tetrasporic type of development	
<i>Lathyris</i>	<i>Lathyris</i> Dumort.	1	1	<i>E. lathyris</i> L. (Modilewski, 1910, 1911)			
<i>Lagascae</i>	<i>Lagascae</i> Lázaro	3	1		<i>E. lagascae</i> Spreng. (D'Amato, 1946)		
I	<i>Holophyllum</i> (Prokh.) Prokh.	27	0				
	<i>Helioscopia</i> Dumort.			<i>E. altissima</i> Boiss., <i>E. spinosa</i> L. (?) (Donati, 1913), <i>E. coralloides</i> L., <i>E. helioscopia</i> L. (Modilewski, 1910, 1911; Bhalla, 1941), <i>E. hyberna</i> L., <i>E. melitensis</i> Parl. (Cesca, 1963, 1967), <i>E. pilosa</i> L. (Singh, Jane, 1965), <i>E. pubescens</i> Vahl. (= <i>E. hirsuta</i> L.) (D'Amato, 1939), <i>E. platyphyllis</i> L. (Schurhoff, 1924), <i>E. peltata</i> Roxb. (= <i>E. stricta</i> L.) (Mukherjee, 1965)		<i>E. procera</i> M. Bieb., <i>E. palustris</i> L. (Modilewski, 1909; 1911; Vино- gradova, 2017), <i>E. dulcis</i> L. (Carano, 1925; Cesca, 1961; Kapil, 1961), <i>E. bivonae</i> Steud., <i>E. acan- thoanthos</i> Heldr. & Sart. ex Boiss. (Cesca, 1966), <i>E. epithymoides</i> L. (Cesca, 1969), <i>E. soongarica</i> Boiss. (?) (Titova et al., 2018)	
II	<i>Myrsiniteae</i> (Boiss.) Lojac.	16	0				
	<i>Pithyusa</i> (Raf.) Lázaro	53	3	<i>E. gerardiana</i> Jacq. (= <i>E. segueriana</i> Neck. (Modilewski, 1910, 1911), <i>E. falcata</i> L., <i>E. pithyusa</i> L. (D'Amato, 1939)			
	<i>Sclerocyathium</i> (Prokh.) Prokh.	9	0				
	<i>Calyptratae</i> Geltman	2	0				
	<i>Chylogala</i> (Fourr.) Prokh.	4	0				
	<i>Szovitsiae</i> Geltman	1	9				
	<i>Patellares</i> (Prokh.) Frajman	15	2		<i>E. characias</i> L., <i>E. amygdaloides</i> L. (D'Amato, 1939)		

Таблица 1. Окончание

Клада Clade	Секция Section	Число видов Number of species	Число изучен- ных видов Number of species studied	Виды с моноспори- ческим типом развития Species with monosporic type of development	Виды с биспо- рическим ти- пом развития Species with bisporic type of development	Виды с тетраспори- ческим типом развития The species with tetrasporic type of development
	<i>Herpetorrhizae</i> (Prokh.) Prokh.	12	0			
	<i>Guyoniana</i> Molero et Riina	1	0			
	<i>Pachycladae</i> (Boiss.) Tutin	2	2	<i>E. dendroides</i> L., <i>E. terracina</i> L. (D'Amato, 1946)	–	–
	<i>Biumbellatae</i> Molero et Riina	3	0			
	<i>Exiguae</i> (Geltman) Riina et Molero	5	2	<i>E. exigua</i> L. (D'Amato, 1946), <i>E. dracunculoides</i> Lam. (Mukherjee, 1961)		
	<i>Aphyllis</i> Webb et Berthel.	23	1		<i>E. mauritanica</i> L. (Ventura, 1933)	
	<i>Paralias</i> Dumort.	12	2	<i>E. paralias</i> L., <i>E. segetalis</i> L. (D'Amato, 1939, 1946)		
	<i>Tithymalus</i> (Gaertn.) Roep.	35	0			
	<i>Arvales</i> (Geltman) Geltman	6	1	<i>E. maddenii</i> Boiss. (Bhanwra, 1987)		
	<i>Esula</i> (Pers.) Dumort.	98	6	<i>E. salicifolia</i> Host., <i>E. cyparissias</i> L., <i>E. virgata</i> Waldst. et Kit., <i>E. lucida</i> Waldst. et Kit. (Modilewski, 1910, 1911; Vinogradova, 2017), <i>E. oreophila</i> Miquel. (= <i>E. rothiana</i> Spreng.) (Srivastava, 1952; Gopinath, Gopalkrishnan, 1949), <i>E. esula</i> L. (Carmichael, Selbo, 1990)		

цитокинеза), вследствие чего зрелый зародышевый мешок этого вида становится 8–9-клеточным, 8–10-ядерным. У *E. komaroviana* этого явления не наблюдается, его зрелый зародышевый мешок остается 7-клеточным, 8-ядерным. Следует, однако, отметить, что, несмотря на различия в структуре антиподального аппарата, для обоих видов характерна относительно длительная продолжительность его функционирования (вплоть до стадии зиготы и первых делений ядра первичной клетки эндосперма). Кроме того, у *E. komaroviana* спорадически наблюдалось формирование нескольких дополнительных зародышевых мешков, которые развивались из дополнительных тетрад мегаспор и находились в сформированном семязачатке на разных стадиях развития.

Сопоставление полученных результатов с литературными данными по развитию зародышевого мешка Polygonum-типа у других видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* показало, что последним также свойственно наличие линейных или Т-образных тетрад мегаспор, с функциональной халазальной мегаспорой (*E. virgata*, *E. lucida*, Modilewski, 1911; Vinogradova, 2017; *E. rothiana*, Srivastava, 1952; *E. pilosa*, Singh, Jain, 1965; *E. maddenii*, Bhanwra, 1987, и др.). Аналогичные типы тетрад мегаспор выявлены и у видов других подродов рода *Euphorbia* с этим типом зародышевого мешка (см. обзор Vinogradova, 2017). В то же время, множественный археспорий, с последующим образованием спорогенного комплекса, выявлен лишь у отдельных видов подрода *Esula* с Polygonum-типом зародышевого мешка: *E. pilosa* из секции *Helioscopia* (хотя и с небольшим числом клеток – 2–3; Singh, Jain, 1965), *E. dendroides* из секции *Pachycladae* и *E. exigua* из секции *Exigua* (D'Amato, 1946). У остальных таких видов отмечен 1-клеточный археспорий, иногда с 2 клетками (*E. lathyris*, *E. lucida*, Modilewski, 1910, 1911; *E. pithyusa*, D'Amato, 1939, и др., см. также обзор Vinogradova, 2017). Характерно, что множественный археспорий, а также многоклеточный спорогенный комплекс (до 5–6 клеток) был описан, главным образом, у видов с би- и тетрапорическими типами развития зародышевого мешка (*E. procera*, *E. palustris*, Modilewski, 1909, 1911; *E. dulcis*, Carano, 1925; *E. mauritanica*, Ventura, 1933). В связи с этим, некоторые ранние авторы (Modilewski, 1909, 1911; D'Amato, 1939) полагали, что он свойственен главным образом видам с этими типами гаметофита. Однако это предположение не нашло подтверждения ни в работе Виноградовой (Vinogradova, 2017), ни в нашем исследовании. В частности, у *E. virgata* из секции *Esula* с Polygonum-типом зародышевого мешка, археспорий которой был ранее охарактеризован как одноклеточный (изредка 2-клеточный; Modilewski, 1911), было обнаружено формирование 3–4 клеток археспория (на центральных срезах семязачатка) и до 12 клеток спорогенного комплекса, лежащих в два слоя (Vinogradova, 2017). При этом, по данным автора (Vinogradova, 2017), каждая из спорогенных клеток вступает в мейоз, хотя и асинхронно, и потенциально способна к образованию зародышевого мешка, но преимущественное развитие обычно получает единственная тетрада мегаспор, образуемая из верхнего слоя спорогенных клеток с центральным положением. Аналогичные наблюдения сделаны нами и по *E. komaroviana* и *E. myrsinites* из секций *Holophyllum* и *Myrsiniteae*, отличие состоит лишь в несколько большем числе клеток их спорогенного комплекса (до 16–18).

Не менее интересен и другой аспект развития зародышевого мешка у *E. komaroviana* и *E. myrsinites*, связанный с поведением их антиподального аппарата – его длительным функционированием у обоих видов и даже вторичным увеличением числа клеток у *E. myrsinites*. Согласно Виноградовой (Vinogradova, 2017), эфемерность антипод является типичным признаком большинства исследованных видов рода *Euphorbia* с моно- и биспорическими типами развития зародышевого мешка. Длительное функционирование антипод отмечено лишь у отдельных видов с моноспорическим Polygonum-типом развития гаметофита, а также у большинства видов с тетрапорическими типами развития, сконцентрированными в секции *Helioscopia* (Modilewski, 1910; Cesca, 1966, 1969), причем у видов с Penaea-типом (*E. procera*, *E. palustris*) антиподы представлены халазальной группой клеток зародышевого мешка. Однако, несмотря на важность этой информации, заключение о связи поведения антипод с типом зародышевого мешка у видов рода *Euphorbia*, по-видимому, является несколько преждевременным. Генезис антипод у многих видов не всегда прослежен полностью, а многие данные весьма противоречивы.

Так, для многих видов секции *Helioscopia* с Polygonum-типом развития гаметофита из кланды I подрода *Esula*, действительно, приводятся сведения об эфемерности антипод (*E. coralloides*, *E. helioscopia* – Modilewski, 1910, 1911; Bhalla, 1941; *E. pubescens* Vahl (= *E. hirsuta* L.) – D'Amato, 1939; *E. peltata* Roxb. (= *E. stricta* L.) – Mukherjee, 1965). В то же время, у *E. helioscopia*, судя по рисункам некоторых авторов, антиподы присутствуют в организованном зародышевом мешке и разрушаются лишь в ходе оплодотворения (Singh, 1969: рис. 1, 2); у *E. pubescens* на рисунке взрослого гаметофита антиподы также изображены без видимых признаков дегенерации (D'Amato, 1939)¹, у *E. oreophylla* Miquel. (приоритетное название

Так, для многих видов секции *Helioscopia* с Polygonum-типом развития гаметофита из кланды I подрода *Esula*, действительно, приводятся сведения об эфемерности антипод (*E. coralloides*, *E. helioscopia* – Modilewski, 1910, 1911; Bhalla, 1941; *E. pubescens* Vahl (= *E. hirsuta* L.) – D'Amato, 1939; *E. peltata* Roxb. (= *E. stricta* L.) – Mukherjee, 1965). В то же время, у *E. helioscopia*, судя по рисункам некоторых авторов, антиподы присутствуют в организованном зародышевом мешке и разрушаются лишь в ходе оплодотворения (Singh, 1969: рис. 1, 2); у *E. pubescens* на рисунке взрослого гаметофита антиподы также изображены без видимых признаков дегенерации (D'Amato, 1939)¹, у *E. oreophylla* Miquel. (приоритетное название

¹ Понятия “организованный” и “взрослый” зародышевый мешок даны в формулировке авторов (Singh, 1969; D'Amato, 1939, соответственно), но очевидно, следует понимать как “зрелый” зародышевый мешок.

E. rothiana Spreng.), по данным одних авторов, антиподы эфемерны (Gopinath, Gopalkrishnan, 1949), хотя по данным других, длительно сохраняются (Srivastava, 1952). Для *E. pilosa* указано лишь, что антиподы в зародышевом мешке вскоре дезинтегрируют, хотя время их дегенерации — до или после оплодотворения, не уточняется (Singh, Jain, 1965).

У большинства видов клады II (как с моноспорическим, так и биспорическими типами развития гаметофита) также отмечена эфемерность антипод: *E. dendroides*, *E. terracina*, *E. exigua*, *E. mauritanica*, *E. characias*, *E. amygdaloides* (Ventura, 1933; D'Amato, 1939, 1946), *E. dracunculoides* (Mukherjee, 1961), *E. esula* (Carmichael, Selbo, 1999), *E. virgata* (Modilewski, 1910; Vinogradova, 2017), и др. Исключение составляют *E. myrsinites* из секции *Myrsiniteae* и *E. falcata* из секции *Pithyusa* с моноспорическим Polygonum-типом гаметофита, у которых антиподы дегенерируют после оплодотворения. У *E. falcata* они сохраняются до стадии двухклеточного зародыша (D'Amato, 1939), а у *E. myrsinites* — до стадии зиготы, причем *E. myrsinites* свойственно их вторичное размножение (настоящее исследование), что впервые отмечено для видов *Euphorbia*. В то же время, у *E. pithyusa* var. *ovalifolia* из секции *Pithyusa* с тем же типом развития гаметофита, отмечена эфемерность антипод (D'Amato, 1939). Несколько противоречивы данные по *E. maddenii* из секции *Arvales*, расположенной почти на вершине филогенетического древа подрода *Esula*: его антиподы одновременно характеризуются и как эфемерные, и как дегенерирующие вскоре после оплодотворения (Bhanwra, 1987).

Данные по видам базальных секций *Lathyris* и *Lagascae* также свидетельствуют об их гетерогенности по признаку длительности функционирования антипод. У *E. lathyris* из секции *Lathyris* с Polygonum-типом развития женского гаметофита отмечена эфемерность антипод (Modilewski, 1910; Titova et al., 2018b), тогда как у *E. lagascae* из секции *Lagascae* с биспорическим Allium-типом развития — их сохранение до стадии зиготы и образования нескольких пар ядер в ценоцитном эндосперме (D'Amato, 1946).

В целом, однако, несмотря на имеющиеся противоречия, создается впечатление о большей продолжительности жизни антипод у видов клады I (особенно у видов секции *Helioscopia* с тетраспорическими типами развития гаметофита) и их преимущественной эфемерности у видов клады II, хотя это заключение также нуждается в проверке. Обращает на себя внимание и тот факт, что изученным видам базальных клад (*Lagascae*), а также расположенных близко к ней секций *Holophyllum* (клада I), *Myrsiniteae* и *Pithyusa* (клада II,

сестринские секции), независимо от типа развития женского гаметофита, свойственно длительное сохранение антипод — также как и многим видам секции *Helioscopia* (клада I). Этот факт позволяет полагать, что продолжительность функционирования антипод у видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* все же является признаком, имеющим определенную таксономическую приуроченность, но напрямую не связанным с типом развития их женского гаметофита, а вероятно более обусловленным другими факторами. Известно, что антиподы являются передаточными клетками, участвующими в транспорте метаболитов из структур базальной части нуцеллуса и халазы (гипостаза, проводящего пучка рафе/фуникулуса) в халазальную часть зародышевого мешка и передающими их в его центральную клетку — родоначальницу первичной клетки эндосперма. При этом антиподы часто участвуют не только в активном транспорте веществ (благодаря образованию протуберанцев клеточных стенок), но и в их переработке и синтезе (Zhukova, Batygina, 2002). Аналогичную функцию по мере деструкции антипод приобретает и халазальная часть эндосперма, которой также нередко свойственно образование гаусториев (Zhukova, 2006). У видов с долго сохраняющимися антиподами эндосперм не образует гаусториев, тогда как в случае эфемерных антипод халазальные гаустории эндосперма обычно формируются (Shamrov, 2008).

В этой связи необходимо отметить, что ранее нами было установлено, что видам подрода *Esula* рода *Euphorbia* свойственно формирование халазального гаустория эндосперма, выраженность которого различна у видов разных клад и коррелирует со степенью массивности структур их халазальной части семени (Titova et al., 2018a, 2019). Наиболее крупным гаусторием, с вращающимися в ткани нуцеллуса, обладают изученные виды базальной секции *Lathyris* и секций *Holophyllum* и *Helioscopia* из клады I, что сопряжено с большей массивностью структур халазальной части их семени (подиума, постаменты и гипостаза, входящей в состав эндопахихалазы). Изученным же видам клады II (секции *Myrsiniteae*, *Esula*) свойственно наличие менее развитого гаустория эндосперма (без вращающихся в ткани нуцеллуса), что коррелирует у этих видов с меньшей массивностью структур халазальной части семени. При этом среди видов этой клады наиболее крупный гаусторий (с большей изоляцией от остальной части эндосперма, хотя и без вращающихся в нуцеллус) и наибольшую массивность структур семени имела *E. myrsinites* из секции *Myrsiniteae*. Не исключено, что большая массивность структур семени у видов секций *Holophyllum*, *Helioscopia* и *Myrsiniteae* обуславливает как большую степень развития ха-

лазального гаустория эндосперма, так и более длительную активность их антипод, хотя генезис антипод у видов секции *Helioscopia* специально не исследовался. В эту зависимость, однако, не укладывается *E. lathyris* из базальной секции *Lathyris* с эфемерными антиподами, но с максимальной среди видов подрода *Esula* массивностью гаустория эндосперма и структур халазальной части семени. Нарушение этой корреляции у *E. lathyris* представляет особый интерес, поскольку он характеризуется рядом уникальных для подрода *Esula* и рода *Euphorbia* морфологических признаков (невскрывающиеся плоды с губчатым перикарпием, перекрестнопарные листья) и предположительно возник в результате интрогрессивной гибридизации (Geltman, 2016). Примечательно также, что антиподы у данного вида, хотя и дегенерируют к моменту оплодотворения, представлены очень крупными, активными клетками на стадии созревания зародышевого мешка (Modilewski, 1911).

С большей массивностью структур халазальной части семени у видов секций *Lathyris*, *Holophyllum* и *Helioscopia* может быть связана и другая особенность развития — способность их семязачатков к одновременному формированию нескольких зародышевых мешков, хотя и не всегда завершающих развитие. Такая способность была обнаружена нами у *E. komaroviana* из секции *Holophyllum* (настоящая работа), а также у ряда других видов клады I из секции *Helioscopia* (*E. pilosa* — Singh, Jain, 1965; *E. palustris*, *E. soongarica* — Titova et al., 2015, 2018a) и *E. lathyris* из секции *Lathyris* (Titova et al., 2018b, 2019). У некоторых видов клады II (*E. dendroides*, секция *Pachycladae* — D'Amato, 1946) в сформированном семязачатке также отмечалось присутствие дополнительных тетрад мегаспор, но без признаков дальнейшего развития. Нельзя, однако, исключать и возможность развития дополнительных зародышевых мешков у *E. myrsinites* из этой же клады (вследствие значительной массивности халазы), что может быть обнаружено при исследовании большего количества семязачатков.

Характерно, что почти во всех отмеченных выше случаях полностью развитые дополнительные зародышевые мешки находились в контакте и с париетальной тканью, и с постаментом нуцеллуса, а недоразвитые зародышевые мешки (чаще на стадии 4-ядерного ценоцита) — в отрыве от париетальной ткани, но в контакте с постаментом. Этот факт не только подтверждает известную важную роль париетальной ткани и базальной части нуцеллуса в снабжении метаболитами развивающихся зародышевых мешков, но и косвенно указывает на соотношение апикального и базального транспорта веществ в ходе их развития. Так,

у *E. virgata* развитие зародышевого мешка Polygonum-типа сопровождается, в первую очередь, деструкцией латеральной и базальной части нуцеллуса (включая прилегающие дополнительные тетрады мегаспор) и лишь затем, начиная со стадии 4-ядерного ценоцита — париетальной ткани (Vinogradova, 2017), что свидетельствует о преимущественно базальном транспорте метаболитов до этой стадии развития. Сходные морфогенетические корреляции отмечены нами и у *E. myrsinites* и *E. komaroviana* с тем же типом развития гаметофита (единственное исключение составляют небольшие различия в числе слоев этих структур и менее интенсивная деструкция париетальной ткани к стадии зрелого зародышевого мешка). При этом для клеток париетальной ткани обоих этих видов характерно накопление особых сферических включений, очевидно, представляющих собой резерв метаболитов, используемых гаметофитом на поздних стадиях развития. Вследствие развития основного зародышевого мешка, образующегося на базе верхнего центрального яруса мегаспороцитов, остальные зародышевые мешки (тетрады мегаспор), в первую очередь, нижнего яруса, удаляются от париетальной ткани, что, по видимому, препятствует поступлению в них необходимых для развития метаболитов (или снижению их количества), и соответственно, завершению их формирования. В этой связи, примечательно, что один из почти полностью развитых зародышевых мешков, но с признаками дегенерации клеток, наблюдаемый нами в семязачатке *E. komaroviana*, находился в контакте лишь с париетальной тканью. Поэтому, к числу факторов, определяющих реализацию потенциалов к развитию дополнительных зародышевых мешков у видов секций *Lathyris*, *Holophyllum* и *Helioscopia* (резерв репродукции, по Batygina, 2014), вероятно, можно отнести не только массивность структур семязачатка, но и необходимость их контакта как с париетальной тканью, так и постаментом. Перспективным подходом — как в этом направлении, так и в дальнейшей разработке вопросов об эволюции археспория и женского гаметофита в пределах подрода *Esula* рода *Euphorbia*, на наш взгляд, является продолжение комплексного сравнительного анализа морфогенетических корреляций в развитии зародышевого мешка и окружающих структур методами световой, флуоресцентной и трансмиссионной электронной микроскопии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование процессов мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у *Euphorbia komaroviana* и *E. myrsinites* из секций *Holophyllum* и *Myrsiniteae* подрода *Esula* рода *Euphorbia*, выделенного в результате молекулярно-фи-

логенетического анализа (Geltman, 2013, 2016; Riina et al., 2013), позволило дополнить эмбриологическую характеристику этого подрода, а также наметить предварительные тенденции в распределении признаков в его системе. Так, нами установлено, что оба изученных вида из секций *Holophyllum* и *Myrsiniteae* подрода *Esula*, лежащих вблизи основания молекулярно-филогенетического древа (рядом с базальными секциями *Lathyris* и *Lagascae*), но контрастирующих по принадлежности к двум разным крупным продвинутым кладам (I, II), обладают моноспорическим Polygonum-типом развития зародышевого мешка. Эти данные подтвердили сведения о преобладании этого типа развития гаметофита в подрode *Esula* (Vinogradova, 2017). Его наличие у видов базальной клады *Lathyris* и у большинства изученных видов секций *Holophyllum*, *Myrsiniteae* и *Pithyusa*, лежащих вблизи этой клады, вероятно, также позволяет считать данный тип исходным в подрode *Esula*. Предполагаемые тенденции в приуроченности тетраспорических типов развития к кладе I, а биспорических — к кладе II, пока не нашли подтверждения, однако изучено недостаточное число видов.

Выявлено большое сходство в прохождении процессов мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка Polygonum-типа у *E. komaroviana* и *E. myrsinites*: формирование множественного археспория и многоклеточного спорогенного комплекса; преобразование большинства спорогенных клеток в мегаспороциты, их вступление в мейоз и его завершение с образованием множества линейных или Т-образных тетрад или триад мегаспор; дальнейшее формирование, как правило, единственного зародышевого мешка на базе халазальной мегаспоры одной из тетрад мегаспор; организация 7-клеточного 8-ядерного сформированного зародышевого мешка; сходство в организации его яйцевого аппарата, центральной клетки и длительном сохранении антипод (до стадии зиготы). Различия касаются, главным образом, поведения антипод (деления их клеток и ядер в ходе созревания зародышевого мешка у *E. myrsinites*, приводящие к его 8–9-клеточному, 8–10-ядерному состоянию; их отсутствие у *E. komaroviana*, вследствие чего его зрелый гаметофит остается 7-клеточным 8-ядерным), а также способности *E. komaroviana* к одновременному формированию в семязачатке нескольких зародышевых мешков, возникающих на базе многоклеточного спорогенного комплекса. При этом способность видов рода *Euphorbia* (и его подрода *Esula*) к вторичному размножению клеток антипод показана впервые. Выявленные закономерности, в совокупности с анализом имеющихся литературных данных по этим процессам у

других видов рода *Euphorbia* (на примере подрода *Esula*), позволили нам подтвердить выводы некоторых предыдущих авторов в отношении взаимосвязей между определенными характеристиками развития их зародышевого мешка Polygonum-типа, а также внести в них ряд уточнений.

В частности, нами подтвержден вывод об отсутствии зависимости между числом клеток археспория и типом развития зародышевого мешка у видов *Euphorbia* (Vinogradova, 2017) — в противоположность точке зрения ряда ранних авторов о наличии такой зависимости (развитие зародышевого мешка по моноспорическому типу у видов с одноклеточным археспорием и по тетраспорическому — с многоклеточным археспорием; Modilewski, 1909, 1911; D'Amato, 1939). Кроме того, в результате анализа морфогенетических корреляций в развитии зародышевого мешка и окружающих структур нуцеллуса у этих видов нами внесено уточнение в предполагаемую некоторыми авторами (Vinogradova, 2017) зависимость между типом развития зародышевого мешка у видов рода *Euphorbia* и поведением его антипод (их эфемерность при моно- и биспорическом типах, и относительно длительное сохранение при тетраспорических типах). Так, длительность функционирования антипод у видов подрода *Esula* может быть более связана не с типом развития их гаметофита, а с большей активностью халазального гаустория их эндосперма и массивностью структур халазальной части семязачатка. Это предположение основано на большей приуроченности этих признаков к видам базальных клад подрода *Esula* и клады I, а также данных о функциях антипод — передаточных клеток, участвующих в транспорте метаболитов в халазальную часть развивающегося зародышевого мешка и нередко передающих эти функции после оплодотворения халазальному гаусторию эндосперма (Zhukova, Batygina, 2000; Zhukova, 2006). Однако, эта гипотеза нуждается в проверке с вовлечением в анализ большего числа видов и с применением специальных методов исследования. Большая массивность структур халазальной части семязачатка может обуславливать и реализацию потенциалов к развитию дополнительных зародышевых мешков на базе многоклеточного спорогенного комплекса, отмеченных нами у *E. komaroviana*, а также *E. lathyris* из базальной клады *Lathyris* и многих видов клады I (Singh, Jain, 1965; Titova et al., 2015, 2018a, b, 2019), что также нуждается в проверке.

В целом результаты проведенного анализа закономерностей процессов мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* ставят под сомнение высказывание некоторых авторов о неперспективности использования этих признаков для сравнения ви-

дов различных подсемейств и внутри подсемейств сем. Euphorbiaceae, а также об общности признака “эфемерность антипод” у всех видов этого семейства (Токуока, Тобе, 1995, 2002). Об этом, в частности, свидетельствуют данные о приуроченности ряда тетрапорических типов развития зародышевого мешка к некоторым мелким, но определенным кладам секции *Helioscopia* подрода *Esula* рода *Euphorbia*, а также данные о длительности функционирования антипод у ряда видов этой секции (Vinogradova, 2017) и наши данные, особенно по *E. myrsinites*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Г.Ю. Виноградовой, научному сотруднику лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН, и И.И. Шамрову, ведущему научному сотруднику лаборатории анатомии и морфологии растений БИН РАН – за консультации по вопросам развития зародышевого мешка, а также С.В. Шевченко (Никитский ботанический сад РАН) и Е.В. Болтенкову (Ботанический сад-институт ДВО РАН) – за содействие в сборе материала по *E. myrsinites* и *E. komaroviana*.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Battaglia E. 1947. Divisione eterotipica in cellule somatiche di *Sambucus ebulus* L. – Nuivi Giorn. Bot. Ital. 54: 724–733.
- Battaglia E. 1989. The evolution of the female gametophyte of angiosperms: an interpretative key. – Annali di Botanica 47: 7–144.
- [Batygina] Батыгина Т.Б. 2014. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб. 764 с.
- Bhalla V. 1941. Life history of *Euphorbia helioscopia* L. – Abstr. of the Proc. 28th Indian Sci. Congr. III. 161 p.
- Bhanwra P.K. 1987. Embryology of *Euphorbia maddenii* and *Euphorbia nivulia*. – Curr. Sci. 56 (20): 1062–1064.
- Bruyans P.V., Maraya R.J., Hedderston T. 2006. A new subgeneric classification for *Euphorbia* (Euphorbiaceae) in southern Africa based on ITS and psbA-trnH sequence data. – Taxon. 55 (2): 397–420. <https://doi.org/10.2307/25065587>
- Carano E. 1925. Sul particolare sviluppo del gametofito femminile di *Euphorbia dulcis* L. – Rendic. della R. Accad. Nazionale dei Lincei. Ser. 6. 1 (11): 633–635.
- Carano E. 1926. Ulteriori osservazioni su *Euphorbia dulcis* L. in rapporto col suo comportamento apomittico. – Ann. Bot. Roma. 17: 50–79.
- Carmichael J.S., Selbo S.M. 1999. Ovule, embryo sac and endosperm development in leafy spurge (*Euphorbia esula*). – Can. J. Bot. 77 (4): 599–610.
- Cesca G. 1961. Ricerche cariologiche ed embriologiche sulle Euphorbiaceae. I. Su alcuni biotipi di *Euphorbia dulcis* L. della Toscana. – Caryologia. 14 (1): 79–96.
- Cesca G. 1963. Ricerche cariologiche ed embriologiche sulle Euphorbiaceae: *Euphorbia spinosa* L. ed *Euphorbia hyberna* L. – Giorn. Bot. Ital. 70 (5–6): 542–543.
- Cesca G. 1966. Cytological and embryological studies in the genus *Euphorbia*. – Giorn. Bot. Ital. 73 (4–6): 276–279.
- Cesca G. 1967. Ricerche citologiche ed embriologiche nel genere *Euphorbia*: *E. melitensis* Parl. – Giom. Bot. Ital. 101: 288–289.
- Cesca G. 1969. Cytological and embryological studies in the genus *Euphorbia*: *Euphorbia epithymoides* L. – Proc. Nat. Inst. Sci. India. 35 (2): 139–152.
- Chaturvedi A., Dalal L.P. 2000. Embryology of *Euphorbia milii* des moul with probable phylogeny of the embryo sacs in Euphorbiaceae. – J. Indian Bot. Soc. 79 (1–4): 143–147.
- D’Amato F. 1939. Ricerche embriologiche e cariologiche sul genere *Euphorbia*. – N.G.B.I. n. s. 46: 470–509.
- D’Amato F. 1946. Osservazioni critiche su alcuni metodi d’impiego della reazione nucleate in citologia, vegetale. – N.G.B.I. n. s. 53: 657–668.
- Donati G. 1913. Ricerche embriologiche sulle Euphorbiaceae. – Annali di Botanica. 11: 395–399.
- [Geltman] Гельтман Д.В. 2013. Молочай (*Euphorbia* L., Euphorbiaceae) Восточной Европы и Кавказа в зеркале новой системы рода. – Turczaninowia. 16 (2): 30–40.
- [Geltman] Гельтман Д.В. 2016. Подрод *Esula* рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae): система, филогения, географический анализ: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 348 с.
- Geltman D.V., Berry P.E., Riina R., Peirsson J. 2011. Typification and synonymy of the species of *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) native to the United States and Canada. – J. Bot. Res. Inst. Texas. 5 (1): 143–151.
- Gopinath D.M., Gopalkrishnan K.S. 1949. The ovule and the development of the female gametophyte in *Homonium retusa* Muell. and *Euphorbia oreophila* Miquel. – Am. Midl. Nat. 41 (3): 759–764.
- Horn J.W., van Ee B.W., Morawetz J.J., Riina R., Steinmann V.W., Berry P.E., Wurdack K.J. 2012. Phylogenetics and the evolution of major structural characters in the giant genus *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae). – Mol. Phylogen. Evol. 63 (2): 305–326. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.12.022>
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. – Springer. Berlin. 1221 p.

- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Т. 1. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- Kapil R.N. 1961. Some embryological aspects of *Euphorbia dulcis* L. — Phytomorphology. 11 (1): 24–36.
- Maheshwari P. 1948. The angiosperm embryo sac. — Bot. Rev. 14: 1–56.
- Maheshwari P. 1950. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. — McGraw-Hill. Inc., New York. 453 p.
- Modilewski J. 1909. Zur Embryobildung von *Euphorbia procera*. — Ber. dtsh. bot. Ges. 27: 21–26.
- Modilewski J. 1910. Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. — Ber. Deutsch Bot. Gesells. 28: 413–418.
- Modilewski J. 1911. Die anomale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia palustris*. — Ber. Deutsch. Bot. Gesells. 29: 430–436.
- Mukherjee P.K. 1961. Embryology of two Euphorbiaceae. — Proc. Nat. Acad. Sci. India. (B). 53: 217–229.
- Mukherjee P.K. 1965. Contribution to the embryology of *Euphorbia peltata* Roxb. — Proc. Nat. Acad. Sci. India. (B). 35: 327–337.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. М. 255 с.
- Pechenitsyn V.P. 2002. Evolution of Types of Embryo Sac Development. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield. NH. Science Publishers. P. 190–200.
- [Poddubnaya-Arnoldi] Поддубная-Арнольди В.А. 1982. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М. 351 с.
- [Prokhanov] Проханов Я.И. 1949. Род молочай — *Euphorbia* L. — Флора СССР. 14: 304–495.
- [Prokhanov] Проханов Я.И. 1964. Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения. — Новости сист. высш. раст. 1: 226–237.
- Radcliffe-Smith A., Tutin T.G. 1968. *Euphorbia* L. — Flora Europaea. Cambridge. 2: 213–226.
- Riina R., Peirson J.A., Geltman D.V., Molero J., Frajman B., Pahlevani A., Barres L., Morawetz J.J., Salmaki Y., Zarre S., Kryukov A., Bruyns P.V., Berry P.E. 2013. A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurge, *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae). — Taxon. 62 (2): 316–342. <https://doi.org/10.12705/622.3>
- [Romanov] Романов И.Д. 1971. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. — В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев. С. 72–112.
- Schweiger J. 1905. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen. — Flora. 94: 339–382.
- Schurhoff P.N. 1924. Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales. — Jahrb. Wiss. Bot. 63: 707–759.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 350 с.
- Singh R.P. 1969. Structure and development of seeds in *Euphorbia helioscopia*. — Bot. Mag. Tokyo. 82 (973): 287–293.
- Singh R.P., Jain J.L. 1965. Development of female gametophyte in *Euphorbia pilosa* L. — Curr. Sci. 34 (21): 611–612.
- Steinmann V.W., Porter J.M. 2002. Phylogenetic relationships in Euphorbiaceae (Euphorbiaceae) based on ITS and *ndhF* sequence data. — Ann. Miss. Bot. Gard. 89 (4): 453–490. <https://doi.org/10.2307/3298591>
- Srivastava R.K. 1952. Contribution to the embryology of Indian Euphorbiaceae. — Ann. Bot. London. 16 (64): 505–511.
- [Titova et al.] Титова Г.Е., Яковлева О.В., Жинкина Н.А. 2015. Развитие семени у *Euphorbia palustris* (Euphorbiaceae). — Бот. журн. 100 (3): 226–248. <https://doi.org/10.1134/S0006813615030035>
- [Titova et al.] Титова Г.Е., Яковлева О.В., Жинкина Н.А., Гельтман Д.В. 2018а. Развитие семени у некоторых видов секций *Helioscopia* и *Esula* подрода *Esula* рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae). — Бот. журн. 103 (11): 1355–1389. <https://doi.org/10.7868/S0006813618110017>
- [Titova et al.] Титова Г.Е., Нюкалова М.А., Жинкина Н.А. 2018b. К репродуктивной биологии *Euphorbia lathyris* L. (Euphorbiaceae): развитие семени. — Вестник ТвГУ. Серия “Экология и биология”. 3: 35–52.
- [Titova et al.] Титова Г.Е., Яковлева О.В., Жинкина Н.А., Нюкалова М.А., Гельтман Д.В. 2019. Развитие семени у некоторых видов секций *Lathyrus*, *Holophyllum* и *Myrsiniteae* подрода *Esula* рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae) — Бот. журн. 104 (4): 528–568. <https://doi.org/10.1134/S0006813619040112>
- Tokuoka T., Tobe H. 1995. Embryology and systematics of Euphorbiaceae sens. lat.; a review and perspective. — J. Plant Res. 108 (1): 97–106. <https://doi.org/10.1007/BF02344312>
- Tokuoka T., Tobe H. 2002. Ovules and seeds in subfamily Euphorbioideae (Euphorbiaceae); structure and systematic implications. — J. Plant Res. 115 (5): 361–374. <https://doi.org/10.1007/s10265-002-0047-5>
- Ventura M. 1933. Sviluppo del gametofito femminile di *Euphorbia mauritanica* L. — Ann. Bot. Roma. 20: 267–273.
- [Vinogradova] Виноградова Г.Ю. 2017. Морфогенез женских репродуктивных структур у видов *Euphorbia* (Euphorbiaceae), различающихся по типу развития зародышевого мешка. — Бот. журн. 102 (8): 1060–1093. <https://doi.org/10.1134/S0006813617080026>
- Zhukova G.Ya., Batygina T.B. 2002. Antipodal cells. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield. NH. Science Publishers. P. 160–162.
- Zhukova G.Ya. 2006. Endosperm. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concept. Vol. 2. Seed. Enfield. NH. Science Publishers. P. 111–115.

EMBRYO SAC DEVELOPMENT IN *EUPHORBIA MYRSINITES* AND *E. KOMAROVIANA* (EUPHORBIACEAE)

G. E. Titova^{a,#} and M. A. Nyukalova^a

^a Komarov Botanical Institute RAS Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

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

Megasporogenesis and embryo sac development in *Euphorbia komaroviana* and *E. myrsinites* from the sections *Holophyllum* and *Myrsiniteae* of *Euphorbia* subgen. *Esula* have been investigated. These sections represent two large advanced clades separated in the subgenus *Esula* on the base of molecular-phylogenetic analysis – clade I (section *Holophyllum*) and clade II (section *Myrsiniteae*), and are situated near the base of its tree (Riina et al., 2013). In present study it was established that both species (not previously studied in this respect) have multiple archesporium, many-celled sporogenous complex and Polygonum-type of embryo sac development, manifesting a great similarity in the patterns of realization of this process: transformation of the sporogenous cells majority into the megasporocytes, their entering into the meiosis and its completion with the formation of multiple linear or T-shaped tetrads or triads of megaspores; subsequent development of a single embryo sac (as a rule) from the chalazal megaspore of one of tetrads; common organization of its egg apparatus (typical polarization of egg cell and synergids, presence of filiform apparatus in synergids, etc.), central cell (contact of polar nuclei near egg apparatus); long preserving of antipodals (till the zygote stage). The differences mainly concern the antipodals behaviour (divisions of their cells and nuclei during the maturation of embryo sac in *E. myrsinites* and the absence of this process in *E. komaroviana*), and also the ability of *E. komaroviana* ovule to sporadic formation of several embryo sacs on the base of many-celled sporogenous complex.

As a result of the comparison of received data with literature the conclusion about the absence of the relationship between the number of archesporium cells and the type of embryo sac development in the species of *Euphorbia* (Vinogradova, 2017) is supported (contrary to the point of view of some early authors – Modilewski, 1909, 1911; D'Amato, 1939). Also, the correction was made into the assumed by some authors (Vinogradova, 2017) relationship between the antipodals behaviour and the type of embryo sac development in *Euphorbia* species: different longevity of antipodals functioning may be more related with a different activity of the chalazal endospermal haustorium and the massiveness of the seed chalazal part structures, revealed earlier in the species of some species of *Euphorbia* subgen. *Esula* (Titova et al., 2018a, 2019).

As a result of the analysis of distribution of the character “type of embryo sac development” within the *Euphorbia* subgen. *Esula* (characterized by significant diversity of this character – Vinogradova, 2017), the predominance of monosporic Polygonum-type of development among its species was supported, including the species of basal clade *Lathyris* and the species of sections lying near this clade (*Holophyllum* – clade I, *Myrsiniteae* and *Pithyusa* – clade II). The preliminary conclusion about the primacy of this type of female gametophyte in the subgenus *Esula* was made. The assumed trends towards the confinement of the tetrasporic types in general to the clade I (Penaea-, Fritillaria- and other types – section *Helioscopia*), and bisporic ones – to the clade II (Allium-type – sections *Patellares*, *Aphyllis*) have not yet been confirmed, but, to present time, an insufficient number of species have been studied.

Keywords: *Euphorbia*, subgenus *Esula*, *Euphorbia komaroviana*, *Euphorbia myrsinites*, molecular phylogeny, ovule, archesporium, embryo sac, antipodals

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are very grateful: to Dr. G.Yu. Vinogradova, the Science Researcher of the Laboratory of Embryology and Reproductive Biology of Komarov Botanical Institute RAS, and Dr. I.I. Shamrov, the Leading Researcher of the Laboratory of Plant Morphology and Anatomy of the same Institute – for their valuable advice and comments on the ovule and seed development, and to Dr. S.V. Shevchenko (Nikitsky Botanical Gardens RAS) and Dr. E.V. Bolt-enkov (Botanical Garden-Institute of Far Eastern Branch of RAS) – for their assistance in collecting the material on *E. myrsinites* and *E. komaroviana*.

The work was carried out in the framework of the institutional research project of Komarov Botanical Institute RAS “Polyvariency of morphogenetical programs of plants re-

productive structures development, natural and artificial models of their realization” (N AAAA-A18-118051590112-8).

REFERENCES

- Battaglia E. 1947. Divisione eterotipica in cellule somatiche di *Sambucus ebulus* L. – Nuovi Giorn. Bot. Ital. 54: 724–733.
- Battaglia E. 1989. The evolution of the female gametophyte of angiosperms: an interpretative key. – Annali di Botanica. 47: 7–144.
- Batygina T.B. 2014. Developmental biology of plants. Symphony of life. St. Petersburg. 764 p.
- Bhalla V. 1941. Life history of *Euphorbia helioscopia* L. – Abstr. Proc. 28th Indian Sci. Congr. III. 161 p.
- Bhanwra P.K. 1987. Embryology of *Euphorbia maddenii* and *Euphorbia nivulia*. – Curr. Sci. 56 (20): 1062–1064.

- Bruyns P.V., Mapaya R.J., Hedderson T. 2006. A new subgeneric classification for *Euphorbia* (Euphorbiaceae) in southern Africa based on ITS and psbA-trnH sequence data. — *Taxon*. 55 (2): 397–420.
<https://doi.org/10.2307/25065587>
- Carano E. 1925. Sul particolare sviluppo del gametofito femminile di *Euphorbia dulcis* L. — *Rendic. della R. Accad. Nazionale dei Lincei. Ser. 6. 1* (11): 633–635.
- Carano E. 1926. Ulteriori osservazioni su *Euphorbia dulcis* L. in rapporto col suo comportamento apomittico. — *Ann. Bot. Roma*. 17: 50–79.
- Carmichael J.S., Selbo S.M. 1999. Ovule, embryo sac and endosperm development in leafy spurge (*Euphorbia esula*). — *Can. J. Bot.* 77 (4): 599–610.
- Cesca G. 1961. Ricerche cariologiche ed embriologiche sulle Euphorbiaceae. I. Su alcuni biotipi di *Euphorbia dulcis* L. della Toscana. — *Caryologia*. 14 (1): 79–96.
- Cesca G. 1963. Ricerche cariologiche ed embriologiche sulle Euphorbiaceae: *Euphorbia spinosa* L. ed *Euphorbia hiberna* L. — *Giorn. Bot. Ital.* 70 (5–6): 542–543.
- Cesca G. 1966. Cytological and embryological studies in the genus *Euphorbia*. — *Giorn. Bot. Ital.* 73 (4–6): 276–279.
- Cesca G. 1967. Ricerche citologiche ed embriologiche nel genere *Euphorbia*: *E. melitensis* Parl. — *Giorn. Bot. Ital.* 101: 288–289.
- Cesca G. 1969. Cytological and embryological studies in the genus *Euphorbia*: *Euphorbia epithymoides* L. — *Proc. Nat. Inst. Sci. India*. 35 (2): 139–152.
- Chaturvedi A., Dalal L.P. 2000. Embryology of *Euphorbia milii* des moul with probable phylogeny of the embryo sacs in Euphorbiaceae. — *J. Indian Bot. Soc.* 79 (1–4): 143–147.
- D'Amato F. 1939. Ricerche embriologiche e cariologiche sul genere *Euphorbia*. — *N.G.B.I. n. s.* 46: 470–509.
- D'Amato F. 1946. Osservazioni critiche su alcuni metodi d'impiego della reazione nucleate in citologia, vegetale. — *N.G.B.I. n. s.* 53: 657–668.
- Donati G. 1913. Ricerche embriologiche sulle *Euphorbiaceae*. — *Annali di Botanica*. 11: 395–399.
- Geltman D.V. 2013. Spurge (*Euphorbia* L., Euphorbiaceae) of East Europe and the Caucasus in the mirror of new system of the genus. — *Turczaninowia*. 16 (2): 30–40. (In Russ.).
- Geltman D.V. 2016. Podrod *Esula* roda *Euphorbia* (Euphorbiaceae): sistema, filogeniya, geograficheskii analiz [Subgenus *Esula* of genus *Euphorbia* (Euphorbiaceae): system, phylogeny, geographic analysis]: Diss. ... *Doct. Sci. Moscow*. 348 p. (In Russ.).
- Geltman D.V., Berry P.E., Riina R., Peirsson J. 2011. Typification and synonymy of the species of *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) native to the United States and Canada. — *J. Bot. Res. Inst. Texas*. 5 (1): 143–151.
- Gopinath D.M., Gopalkrishnan K.S. 1949. The ovule and the development of the female gametophyte in *Homonium retusa* Muell. and *Euphorbia oreophila* Miquel. — *Am. Midl. Nat.* 41 (3): 759–764.
- Horn J.W., van Ee B.W., Morawetz J.J., Riina R., Steinmann V.W., Berry P. E., Wurdack K. J. 2012. Phylogenetics and the evolution of major structural characters in the giant genus *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae). — *Mol. Phylogen. Evol.* 63 (2): 305–326.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.12.022>
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. — Springer. Berlin. 1221 p.
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Kapil R.N. 1961. Some embryological aspects of *Euphorbia dulcis* L. — *Phytomorphology*. 11 (1): 24–36.
- Maheshwari P. 1948. The angiosperm embryo sac. — *Bot. Rev.* 14: 1–56.
- Maheshwari P. 1950. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. — New York. 453 p.
- Modilewski J. 1909. Zur Embryobildung von *Euphorbia procera*. — *Ber. dtsh. bot. Ges.* 27: 21–26.
- Modilewski J. 1910. Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. — *Ber. Deutsch Bot. Gesells.* 28: 413–418.
- Modilewski J. 1911. Die anomale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia palustris*. — *Ber. Deutsch. Bot. Gesells.* 29: 430–436.
- Mukherjee P.K. 1961. Embryology of two Euphorbiaceae. — *Proc. Nat. Acad. Sci. India. (B)*. 53: 217–229.
- Mukherjee P.K. 1965. Contribution to the embryology of *Euphorbia peltata* Roxb. — *Proc. Nat. Acad. Sci. India. (B)*. 35: 327–337.
- Pausheva Z.P. 1980. Praktikum po tsitologii rastenii [Manuals for plant cytology]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Pechenitsyn V.P. 2002. Evolution of Types of Embryo Sac Development. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield. NH. P. 190–200.
- Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1982. Kharakteristika semeistv porytosemennykh rastenii po tsytoembriologicheskim priznakam [Characteristic of Angiosperms families by the cytoembryological features]. Moscow. 351 p. (In Russ.).
- Prokhanov Ya.I. 1949. *Euphorbia* L. — In: Flora URSS. Vol. 14. P. 304–495 (In Russ.).
- Prokhanov Ya.I. 1964. Konspekt sistemy molochaev SSSR. Dobavleniya i izmeneniya [Synopsis of *Euphorbia* system of the USSR. Adding and editing]. — *Novosti sistematiki vyshich rastenii*. 1: 226–237 (In Russ.).
- Radcliffe-Smith A., Tutin T.G. 1968. *Euphorbia* L. — *Flora Europaea*. Cambridge. 2: 213–226.
- Riina R., Peirson J.A., Geltman D.V., Molero J., Frajman B., Pahlevani A., Barres L., Morawetz J.J., Salmaki Y., Zarre S., Kryukov A., Bruyns P.V., Berry P.E. 2013. A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurge, *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae). — *Taxon*. 62 (2): 316–342.
<https://doi.org/10.12705/622.3>
- Romanov I.D. 1971. The types of embryo sac development of angiosperms. — In: Problems of embryology. Kiev. P. 72–112 (In Russ.).
- Schweiger J. 1905. Beiträge zur Kenntnis der Samententwicklung der Euphorbiaceen. — *Flora*. 94: 339–382.
- Schurhoff P.N. 1924. Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales. — *Jahrb. Wiss. Bot.* 63: 707–759.

- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, function, origin. Moscow. 350 p. (In Russ.).
- Singh R.P. 1969. Structure and development of seeds in *Euphorbia helioscopia*. – Bot. Mag. Tokyo. 82 (973): 287–293.
- Singh R.P., Jain J.L. 1965. Development of female gametophyte in *Euphorbia pilosa* L. – Curr. Sci. 34 (21): 611–612.
- Steinmann V.W., Porter J.M. 2002. Phylogenetic relationships in *Euphorbieae* (Euphorbiaceae) based on ITS and *ndhF* sequence data. – Ann. Miss. Bot. Gard. 89 (4): 453–490. <https://doi.org/10.2307/3298591>
- Srivastava R.K. 1952. Contribution to embryology of Indian Euphorbiaceae. – Ann. Bot. London. 16 (64): 505–511.
- Titova G.E., Yakovleva O.V., Zhinkina N.A. 2015. Seed development in *Euphorbia palustris* (Euphorbiaceae). – Bot. zhurn. 100 (3): 226–248 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813615030035>
- Titova G.E., Yakovleva O.V., Zhinkina N.A., Geltman D.V. 2018a. Seed development in some species of *Helioscopia* and *Esula* sections, subgenus *Esula* of the genus *Euphorbia* (Euphorbiaceae). – Bot. zhurn. 103 (11): 1355–1389 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0006813618110017>
- Titova G.E., Nyukalova M.A., Zhinkina N.A. 2018b. To the reproductive biology of *Euphorbia lathyris* L. (Euphorbiaceae): seed development. – Vestnik Tverskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seria Ecology and biology. 3: 35–52 (In Russ.).
- Titova G.E., Yakovleva O.V., Zhinkina N.A., Nyukalova M.A., Geltman D.V. 2019. Seed development in some species of the sections *Lathyris*, *Holophyllum* и *Myrsiniteae*, subgenus of the genus *Esula* рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae). – Bot. zhurn. 104 (4): 528–568 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619040112>
- Tokuoka T., Tobe H. 1995. Embryology and systematics of Euphorbiaceae sens. lat.; a review and perspective. – J. Plant Res. 108 (1): 97–106. <https://doi.org/10.1007/BF02344312>
- Tokuoka T., Tobe H. 2002. Ovules and seeds in subfamily Euphorbioideae (Euphorbiaceae); structure and systematic implications. – J. Plant Res. 115 (5): 361–374. <https://doi.org/10.1007/s10265-002-0047-5>
- Ventura M. 1933. Sviluppo del gametofito femminile di *Euphorbia mauritanica* L. – Ann. Bot. Roma. 20: 267–273.
- Vinogradova G.Yu. 2017. Morphogenesis of the female reproductive structures in *Euphorbia* (Euphorbiaceae) species different by the embryo sac development type. – Bot. zhurn. 102 (8): 1060–1093 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813617080026>
- Zhukova G.Ya., Batygina T.B. 2002. Antipodal cells. – In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield. NH. P. 160–162.
- Zhukova G.Ya. 2006. Endosperm. – In: Embryology of flowering plants. Terminology and concept. Vol. 2. Seed. Enfield. NH. P. 111–115.