

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПЫЛЬНИКА У *CODONOPSIS CLEMATIDEA* (SAMRANULACEAE)

© 2022 г. Н. А. Жинкина¹, Е. Е. Евдокимова^{1,*}, И. И. Шамров^{1,2}

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

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

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

Поступила в редакцию 03.08.2021 г.

После доработки 20.09.2021 г.

Принята к публикации 21.09.2021 г.

Сравнительный анализ строения пыльников *Codonopsis clematidea* и других видов сем. Samranulaceae выявил общие черты в их организации. Стенка микроспорангия формируется по типу двудольных и состоит из эпидермы, 1–3-слойного эндотелия, среднего слоя и клеточного тапетума. Формирование тетраэдральных тетрад микроспор происходит по симультанному типу, зрелые пыльцевые зерна – 2-клеточные.

Особенностью строения цветка *C. clematidea* является наличие двух типов пыльника. В пыльнике 1-го типа, как у большинства цветковых растений, гнезда в теках объединены. Но септы в теках не разрушаются и стамиум не формируется. В пыльнике 2-го типа имеются плацентоиды, гнезда в теках не объединяются и септы не образуются. Механизмы вскрывания пыльников сходны с таковыми при вскрывании плодов-коробочек. Исходя из этого, впервые предложено различать несколько способов вскрывания пыльников. У большинства цветковых растений перегородки в теках разрушаются, и пыльники вскрываются септицидно в области стамиума. В пыльниках *Codonopsis* вскрывание может быть либо локулицидным (1-й тип пыльника), либо асептицидным, но с образованием стамиума, который максимально приближен к связнику, и формированием фиброзных утолщений в клетках плацентоидов (2-й тип пыльника). Второй способ, вероятно, представляет собой один из первичных способов вскрывания, когда микроспорангии в теках не были еще объединенными и отсутствовали септы.

Обсуждается разнообразие плацентоидов, их положение в пыльнике и строение.

Ключевые слова: *Codonopsis clematidea*, Samranulaceae, строение пыльника, плацентоид, вскрывание пыльника

DOI: 10.31857/S0006813621120115

Семейство Samranulaceae по результатам молекулярно-генетических исследований включается в порядок Asterales (Shipunov, 2003; APG, 2016; Rodina, Oleinik, 2018; Geltman, 2019). Его система изучается на основании комплекса признаков, в том числе молекулярных данных (Kolakovskiy, 1983; Eddie et al., 2003; Lundberg, Bremer, 2003). Биология развития представителей этого семейства находится в центре внимания многих исследователей. Изучаются биоморфологические (Shulkina, 1983; Boronnikova, 2009; Victorov, Kurganova, 2017), анатомические (Zhinkina, 2010), эмбриологические (Korobova, Zhinkina, 1987; Zhinkina, Shamrov, 1997; Miroschnichenko, 2014, 2019a; Shevchenko, 2020) особенности. Однако эмбрио-

логически виды сем. Samranulaceae изучены еще не достаточно. Среди этих признаков особое место занимают структуры пыльника. Растения семейства резко разделяются на 2 группы: пыльники обычного строения (*Azorina vidalii* (H.C. Watson) Feer, *Gadellia lactiflora* (M. Bieb.) Shulkina – Zhinkina, Shamrov, 1997; *Adenophora taurica* (Sukacz.) Juz. – Shevchenko, Krainyuk, 2019), как у многих цветковых растений, и пыльники, на внутренней стороне гнезда которых со стороны связника формируется дугообразная структура плацентоид (*Ostrowskia magnifica* Regel – Kamelina, Zhinkina, 1989; Zhinkina, 1995; *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A.DC. – Zhinkina, Evdokimova, 2020; Shevchenko, 2020). Оказалось, что наличие

плацентоидов характерно для растений, которые относятся к реликтовым (Kamelin et al., 1999). Среди них есть некоторые виды *Campanula* (*C. sibirica* L., *C. talievii* Juz., *C. taurica* Juz. – Miroshnichenko, 2019b).

Исходя из приведенных выше фактов, целью исследования стало изучение строения пыльника одного из видов *Codonopsis* – *C. Clematidea* (Schrenk ex Fisch. et C.A. Mey.) C.V. Clarke (кодонopsis, или колокольник ломоносовидный), относящегося к многолетним травянистым растениям. В природе он встречается в горах Западного и Северного Тянь-Шаня, а также на Дальнем востоке. Растения этого вида интродуцированы в Ботаническом саду Петра Великого Санкт-Петербурга. *C. clematidea* может использоваться как декоративное растение. Понимание особенностей его строения и размножения крайне важно как для введения этого растения в культуру, так и для сохранения в местах естественного произрастания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Генеративные побеги *Codonopsis clematidea* с цветками и бутонами на разных стадиях развития взяты с растений, произрастающих на территории альпийских горок Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Материал собирали в конце июня – начале июля в 2018 и 2020 гг. Исследование проводили в течение 3 лет.

Постоянные препараты для исследования готовили по общепринятой методике (Prozina, 1960). Материал фиксировали в смеси FAA (40% р-р формалина, ледяная уксусная кислота, 70% р-р этилового спирта в соотношении 7 : 7 : 100). После проводки через серии этилового спирта, смесей спирта и хлороформа и чистого хлороформа материал заливали в парафин. Срезы толщиной 12 мкм получали на микротоме Microm 325 (фирмы Carl Zeiss), а затем окрашивали гематоксилином по Эрлиху, с подкраской алциановым синим, а также сафранином. Препараты исследовали и фотографировали на микроскопе Axioplan-2 mot (Zeiss), с использованием камеры AxioCam MRc 5 (Zeiss) и программы AxioVision 4.8 (Zeiss). Строение пыльцевых зерен изучено с помощью сканирующего электронного микроскопа Jeol JSM-6390 LA в Центре коллективного пользования БИН РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Цветок, тычинка. У *Codonopsis clematidea* цветки колокольчатой формы, белые, с оттенком синего или голубого (рис. 1, а). Цветки – 5-членные и тетрациклические. Двойной околоцветник со-

стоит из 5 чашелистиков и 5 лепестков (рис. 1, б). Андроей из 5 тычинок. Завязь нижняя, синкарпный гинецей из 3–5 плодолистиков (рис. 1, с, д).

Тычинка состоит из короткой тычиночной нити и пыльника, который у *C. clematidea* является 4-гнездным, или тетраспорангиатным. У изученного вида выявлены 2 типа цветков, пыльники которых имеют различное строение. 1-й тип – пыльники, присущие большинству цветковых растений, гнезда в теках которых образуют общую перегородку, или септу. Пыльники прямые, полностью срастаются с тычиночной нитью только в верхней части тычинки. В базипетальном направлении срастание становится асимметричным и со стороны абаксиальных микроспорангиев образуется ребро (см. рис. 4, с, d). В пыльниках 2-го типа возникают плацентоиды, которые простираются почти по всей длине микроспорангиев, за исключением их полюсов. Вследствие этого пыльники в апикальной и базальной частях тычинки оказываются изогнутыми. Гнезда в теках не объединяются и существуют обособленными на всем протяжении. Связник, являющийся продолжением тычиночной нити, располагается в таких пыльниках лишь в центре и его границы находятся между абаксиальными и адаксиальными микроспорангиями, при этом значительная часть микроспорангиев оказывается свободной от объединения. В пыльниках первого типа септы в теках не разрушаются и стомиум не образуется. В пыльниках второго типа септы не формируются. Проводящая система тычиночной нити и связника напоминает стелу стебля, образованную большим (10–12) числом коллатеральных пучков. В пыльниках 1-го типа стела имеет форму кольца, а в пыльниках 2-го типа – в виде овала. Предварительный анализ распределения типов пыльника показал, что в исследованном материале доминируют цветки 2-го типа. Внутри одного цветка отмечается только один тип пыльника (рис. 2, с, d).

Микроспорангий. Для формирования тетрад гаплоидных микроспор и пыльцевых зерен особое значение имеет стенка микроспорангия. В ходе развития изменения в ее строении происходят сопряженно с процессами микроспорогенеза и микрогаметогенеза. Выделены 3 стадии формирования стенки микроспорангия (Shamrov, 2015), которые совпадают с премейотическим, мейотическим и постмейотическим периодами в развитии пыльника (Kamelina, 1981a).

В литературе дискутируется вопрос о том, как формируются слои стенки микроспорангия. Обычно считают, что с дистальной стороны (противоположной связнику) ее слои возникают за счет деятельности клеток археспория, которые дифференцируются в субэпидермальном слое каждого микроспорангия. С боков и внутренней

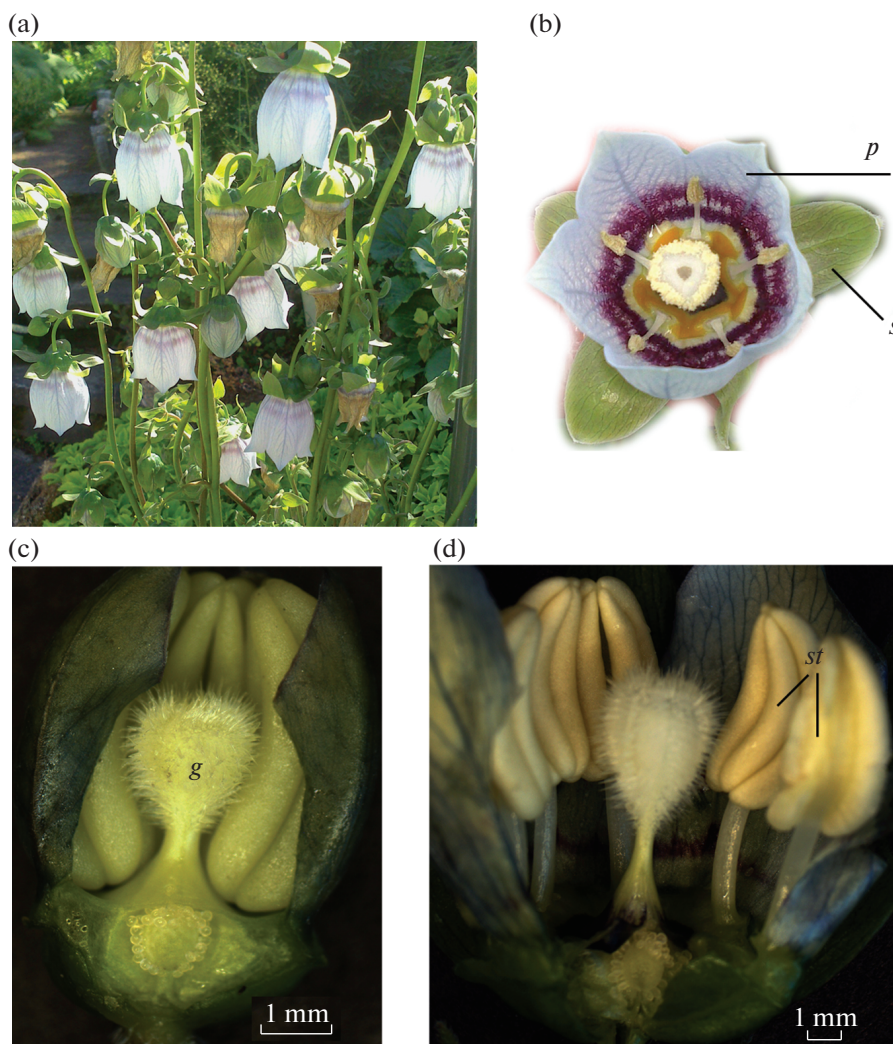


Рис. 1. Общий вид цветущего растения и строение цветка у *Codonopsis clematidea*.

a – цветущее растение; b – цветок; c, d – андроцей и гинецей цветка, пыльники изогнуты на полюсах и содержат плацентоиды (пыльники 2-го типа). g – гинецей, p – лепесток, s – чашелистик, st – тычинка. Масштабные линейки – 1 мм.

Fig. 1. General view of a flowering plant and the flower structure in *Codonopsis clematidea*.

a – flowering plant; b – flower; c, d – androecium and gynoecium, anthers are curved at the poles and contain placentoids (anthers of the 2nd type). g – gynoecium, p – petal, s – sepal, st – stamen. Scale bars – 1 mm.

стороны слои образуются из клеток меристемы связника (Davis, 1966). Мы поддерживаем исследования, проведенные И.И. Шамровым с соавторами (Shamrov et al., 2019, 2020), которые показали, что при формировании микроспорангия у покрытосеменных растений в субэпидермальном слое сначала дифференцируется группа инициальных клеток, которые образуют как стенки микроспорангия, так и сам археспорий. У *C. clematidea* после периклиального деления центральной субэпидермальной клетки наружу отделяется археспориальная клетка, а внутрь – клетка, из которой формируется проксимальная часть стенки микроспорангия (рис. 2, а). В даль-

нейшем под эпидермой формируются тяжи археспориальных клеток, располагающиеся в гнезде в виде дуги. Клетки археспория отличаются плотной цитоплазмой и крупными ядрами. Проксимальные клетки, сестринские археспориальным клеткам, дифференцируются в клетки внутреннего тапетума (рис. 2, а). Латеральные субэпидермальные инициальные клетки за счет делений образуют латеральные части стенки микроспорангия. В результате периклиальных делений археспориальных клеток возникают наружный (париетальные клетки) и внутренний (спорогенные клетки) слои. Клетки париетального слоя делятся также периклиально. Клетки внутреннего

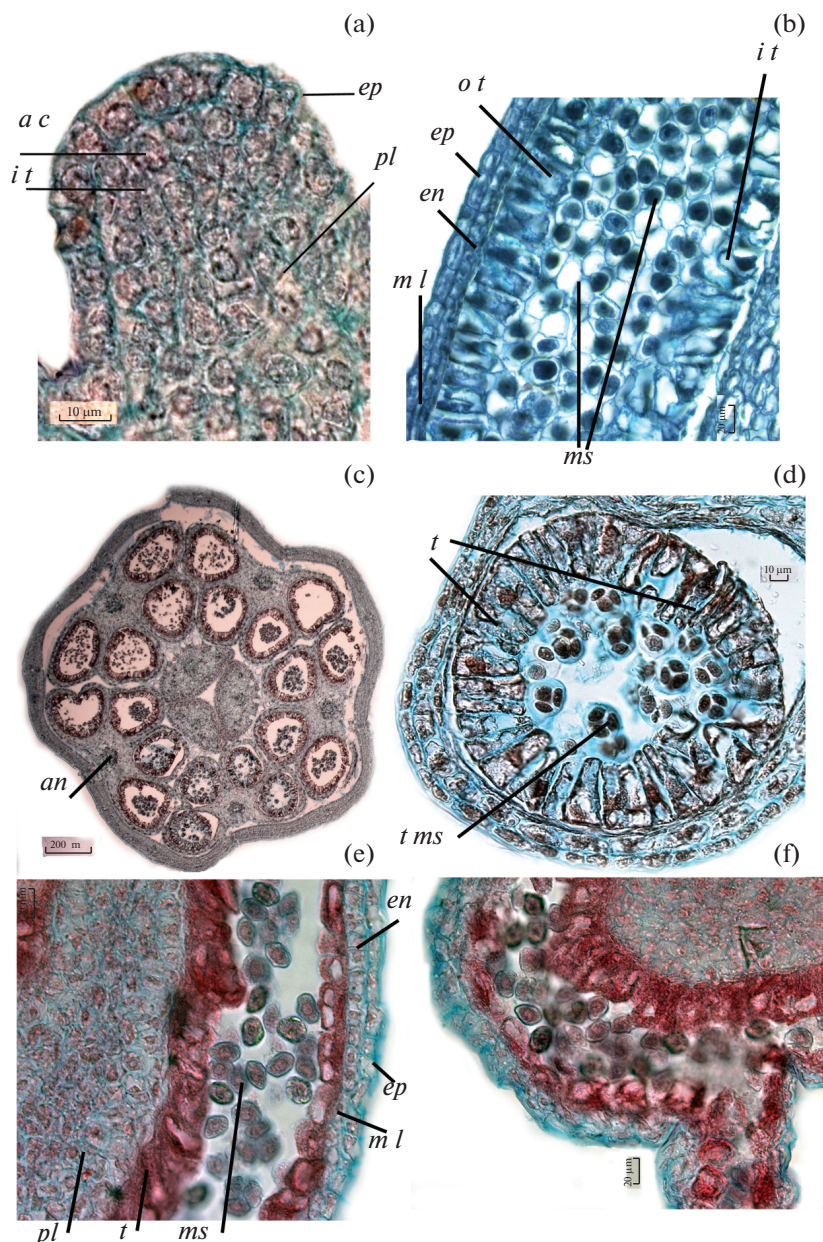


Рис. 2. Строение пыльника (c) и формирование стенки микроспорангия (a, b, d–f) у *Codonopsis clematidea*.

a, e, f – пыльник с плацентоидом; b–d – пыльник без плацентоида; a, c, d – поперечные срезы, b, e, f – продольные срезы. *ac* – археспориальная клетка, *an* – пыльник, *en* – эндотеций, *ep* – эпидерма, *it* – внутренний тапетум, *ms* – микроспора, *ml* – средний слой, *ot* – наружный тапетум, *pl* – плацентоид, *t* – тапетум, *tms* – тетрада микроспор. Масштабные линейки, мкм: a, d–f – 10, b – 20, c – 200.

Fig. 2. Anther structure (c) and microsporangium wall formation (a, b, d–f) in *Codonopsis clematidea*.

a, e, f – anther with placentoid; b–d – anther without placentoid; a, c, d – cross sections, b, e, f – longitudinal sections. *ac* – archesporial cell, *an* – anther, *en* – endothecium, *ep* – epidermis, *it* – inner tapetum, *ms* – microspore, *ml* – middle layer, *ot* – outer tapetum, *pl* – placentoid, *t* – tapetum, *tms* – tetrad of microspores. Scale bars, μm: a, d–f – 10, b – 20, c – 200.

париетального слоя дифференцируются в тапетум, а наружного – делятся многократно и образуют средний слой и эндотеций – однослойный (пыльники 1-го типа) (рис. 2, b) либо 2–3-слойный (пыльники 2-го типа) (рис. 4, e, f). Формирование стенки гнезда пыльника происходит цен-

тробежно (по типу двудольных, согласно Davis, 1966).

У *C. clematidea* клетки эндотеция сначала почти не отличаются от клеток эпидермы. Они продолговатые, вытянуты вдоль поверхности микроспорангия. Клетки среднего слоя узкие и некруп-

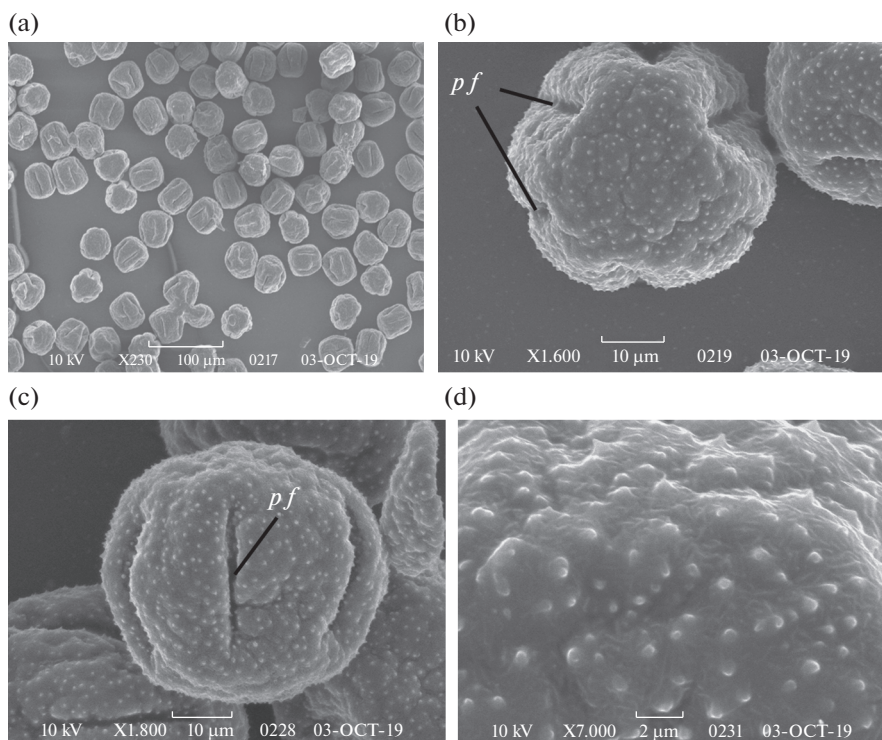


Рис. 3. Морфология пыльцевых зерен (а–с) и характер их поверхности (d) у *Codonopsis clematidea*. *pf* – борозда пыльцевого зерна. Масштабные линейки, мкм: а – 100, б, с – 10, d – 2.

Fig. 3. Morphology of pollen grains (a–c) and the nature of their surface (d) in *Codonopsis clematidea*. *pf* – pollen furrow. Scale bars, μm : a – 100, b, c – 10, d – 2.

ные и разрушаются к стадии тетрад микроспор (рис. 2, d). Тапетум клеточный. Его клетки крупные, таблитчатой формы и одноядерные. Они расположены в один ряд в пыльниках обоих типов (рис. 2, e–f). Тапетальные клетки со стороны связника в пыльниках с плацентоидами вытянутой формы и значительно крупнее клеток с наружной стороны, при этом они более вакуолизованные.

Клетки спорогенной ткани и формирующиеся микроспороциты отличаются от соседних клеток тапетума удлинённой формой, крупными размерами ядер и более плотной цитоплазмой. У *C. clematidea* эти клетки расположены в несколько рядов (рис. 2, b). Микроспороциты вступают в мейоз и после симультанного образования перегородок между возникшими ядрами формируются тетраэдральные тетрады микроспор (рис. 2, d). В гнездах пыльника распад тетрад на отдельные микроспоры происходит асинхронно. Процесс микроспорогенеза сопровождается отложением каллозы в периплазматическом пространстве между плазмалеммой и клеточной оболочкой каждого микроспороцита. Микроспоры в тетрадах также со всех сторон окружены каллозой. К моменту формирования тетрад клетки эндотеция, оставаясь еще вакуолизованными, увели-

чиваются в размерах. Клетки тапетума также вытягиваются и в них продолжают процессы вакуолизации.

После исчезновения каллозных оболочек происходит распад тетрад и обособление самостоятельных микроспор. Деление ядра микроспоры приводит к образованию пыльцевого зерна. К моменту деления образуется центральная вакуоль, а ядро оказывается в пристенном положении. В результате неравного деления возникают две клетки: маленькая генеративная и большая вегетативная. Генеративная клетка сначала располагается около оболочки пыльцевого зерна. Постепенно она оказывается внутри цитоплазмы вегетативной клетки и может совершать в ней движения.

Зрелые пыльцевые зерна густоплазменные, сфероидальной формы, двухклеточные. На поверхности пыльцевых зерен заметны крупные меридиональные борозды, а также многочисленные шипики конической формы (рис. 3, a–d).

В период образования пыльцевых зерен изменяется строение клеток слоев стенки микроспорангия. Клетки эпидермы продолжают увеличиваться в продольном направлении, в них разрушается протопласт, а на утолщенных наружных тангентальных стенках откладывается кутикула.

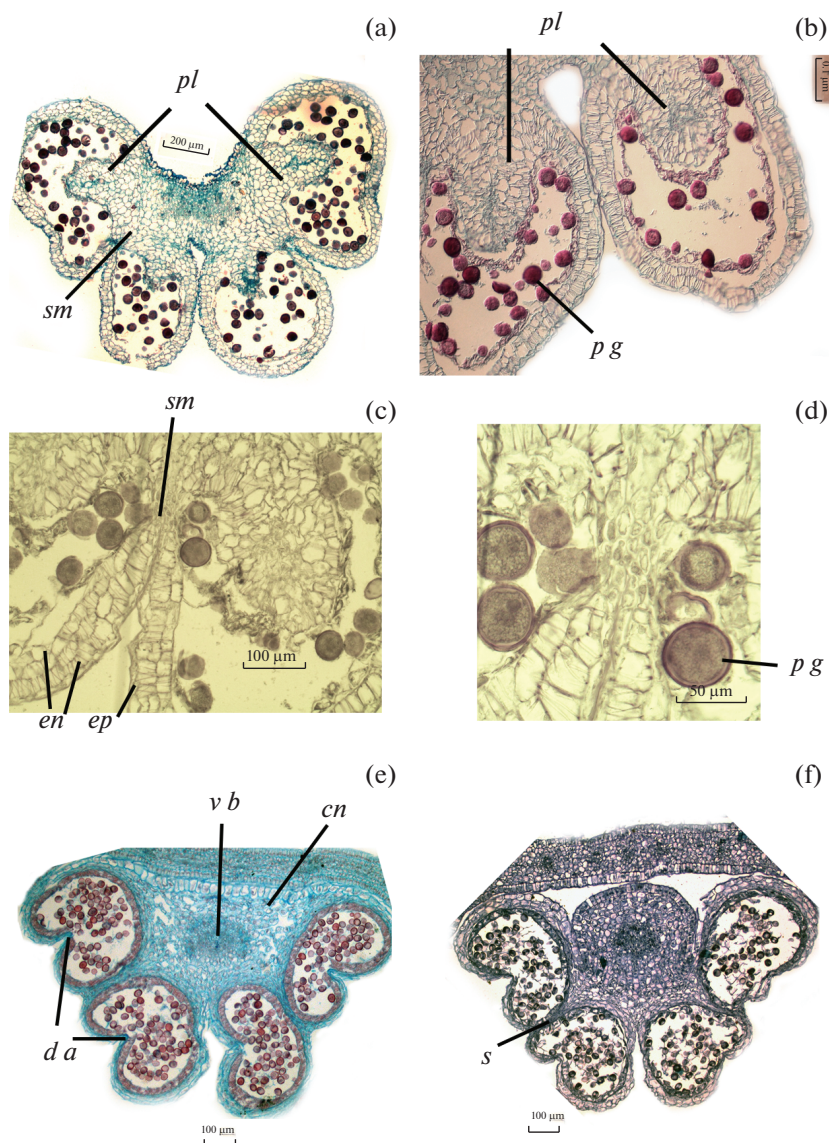


Рис. 4. Строение зрелого пыльника (a, b, e, d) и мест его вскрытия (c, d, e, f) у *Codonopsis clematidea*.

a–d – пыльник с плацентоидом; e, f – пыльник без плацентоида (поперечные срезы). *cn* – связник, *da* – область вскрытия, *en* – эндотеций, *ep* – эпидерма, *pg* – пыльцевое зерно, *s* – перегородка, *sm* – стомиум, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: a – 20, b – 10, c, e, f – 100, d – 50.

Fig. 4. Mature anther structure (a, b, e, d) and area of its dehiscence (c, d, e, f) in *Codonopsis clematidea*.

a–d – anther with placentoid; e, f – anther without placentoid (cross sections). *cn* – connective, *da* – dehiscence area, *en* – endothecium, *ep* – epidermis, *pg* – pollen grain, *s* – septum, *sm* – stomium, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : a – 20, b – 10, c, e, f – 100, d – 50.

Клетки эндотеция достигают наибольшего развития к моменту высыпания пыльцы из пыльников. Они рано теряют содержимое и их стенки остаются тонкими в пыльниках 1-го типа. Однако их стенки сильно утолщаются в клетках 2–3-слойного эндотеция в пыльниках 2-го типа. От внутренних стенок их клеток отходит большое количество фиброзных поясков (рис. 4, e, f).

Вскрытие пыльника. Известно, что главной функцией тапетальной ткани является снабже-

ние микроспорозитов и формирующихся микроспор питательными веществами, среди которых важную роль играют полисахариды, ферменты, гормоны, накапливающиеся внутри полости микроспорангия. Клетки тапетума также секретируют фермент каллазу для растворения каллозных оболочек тетрад микроспор, образуют спорополленин экзины и орбикул (телец Убиша), которые обычно располагаются на внутренней мембране клеток и контактируют с развивающимися пыльцевыми зёрнами (Pacini, 2010).

Кроме того, в тапетуме синтезируются вещества, ингибирующие процессы специализации клеток эндотелия в течение всего микроспорогенеза. После завершения синтеза спорополленина ингибирующее действие заканчивается, и тапетум начинает разрушаться, что обычно соответствует стадии вакуолизованных микроспор. В норме более длительное существование тапетума, заканчивающееся в период формирования пыльцевых зерен, приводит к более позднему возникновению фиброзных утолщений в эндотелии (Chauhan, 2006).

У *C. clematidea* клетки тапетума перед вскрыванием пыльника еще сохраняются. Это коррелирует с отсутствием фиброзных утолщений в клетках эндотелия пыльников 1-го типа. Тем не менее, пыльники вскрываются. Мы уже отмечали, что в пыльниках первого типа септы в теках не разрушаются и стомиум не формируется. Поэтому продольное вскрывание происходит не в области септы. В пыльниках второго типа нет септ. Клетки тапетума разрушаются на стадии одиночных микроспор. После этого начинается формирование фиброзных утолщений в клетках эндотелия. Последние возникают также почти во всех клетках плацентоидов (рис. 4, а, б).

Пыльники *C. clematidea* вскрываются еще в закрытом бутоне, и этот процесс осуществляется за счет разных структур. Несмотря на то, что в пыльниках второго типа нет септ, их вскрывание ближе всего к вскрыванию типичного пыльника. Мы уже отмечали, что микроспорангии в теках у них не объединяются, сохраняя индивидуальную организацию. Важно отметить, что они обращены продольной осью перпендикулярно к связнику, а не параллельно, как в типичном пыльнике. Тем не менее, в них создается стомиум, который максимально приближен к связнику. Клетки эпидермы и эндотелия в области стомиума уменьшаются в размерах (иногда эпидерма становится 2-слойной) и срастаются с мелкими тонкостенными клетками многослойной ткани выроста связника. Число слоев клеток эндотелия сокращается от 2–3 до одного слоя, и в них отсутствуют фиброзные утолщения. Перед вскрыванием гнезд происходит обезвоживание клеток эндотелия и их сжатие подобно пружине в результате укорачивания фиброзных утолщений. За счет этого уменьшаются размеры клеток эндотелия и мелкие тонкостенные клетки в области стомиума разрываются, при этом вся стенка микроспорангия раскрывается наружу. В пыльниках 1-го типа в стенке каждого микроспорангия в средней его части с наружной стороны происходит прогибание слоев, имитирующих стомиум. Края выемки формируют крупные клетки эпидермы и эндотелия, наружные тангентальные стенки которых приобретают утолщения. Однако в центре выем-

ки остаются небольшие и тонкостенные клетки. После сжатия клеток эпидермы и эндотелия происходит разрыв мелких клеток, и осуществляется вскрывание гнезд.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ признаков мужской генеративной сферы *Codonopsis clematidea* и других видов сем. Campanulaceae выявил общие черты в их организации. Стенка микроспорангия формируется по типу двудольных (Davis, 1966), или в соответствии с типовой вариацией центробежного типа (Shamrov et al., 2020). Число ее слоев может различаться у разных видов. Обычно 1-слойный, эндотелий 1–2-слойный у *Azorina vidalii* (Zhinkina, Shamrov, 1997) и 2-слойный у *Ostrowskia magnifica* (Kamelina, Zhinkina, 1989). Число средних слоев различается от одного у большинства изученных видов до 1–2 слоев у *A. vidalii*, 2–3 – *Gadellia lactiflora* (Zhinkina, Shamrov, 1997), 3 – *Platycodon grandiflorus* (Shevchenko, 2020). Тапетум у всех исследованных видов клеточный, однослойный. Со стороны плацентоида клетки тапетума часто более вытянутые, а у *O. magnifica* имеют папиллообразную форму (Kamelina, Zhinkina, 1989). Клетки тапетума содержат разное число ядер: одно у *C. clematidea*, 2 у *A. vidalii* и 2–4 у *G. lactiflora*, *O. magnifica*, *P. grandiflorus* (Kamelina, Zhinkina, 1989; Zhinkina, Shamrov, 1997; Zhinkina, Evdokimova, 2020). Формирование тетрад микроспор у всех исследованных видов происходит по симультанному типу, тетрады микроспор тетраэдральные (Korobova, Zhinkina, 1987; Kamelina, 2009).

Как было уже отмечено, у некоторых представителей сем. Campanulaceae в пыльниках обнаружены плацентоиды (списки видов и литературных источников приведены в начале статьи). Термином “плацентоиды” А. Еames (1961) обозначал вырост стерильной ткани в спорогенную. Они могут представлять собой большие участки паренхимы связника на внутренней стороне спорангия, сильно напоминающие плаценты плодolistиков, на которых образуются семязачатки. Возможная функция таких структур, как считал автор, – разделение спорангиев на начальных этапах становления пыльников.

Проведенное нами исследование показало, что у *Codonopsis clematidea* образуются пыльники как с плацентоидами (2-й тип, доминирует), так и без них (1-й тип). В пыльниках 1-го типа, как у большинства цветковых растений, гнезда в теках образуют общую перегородку, или септу. Септы в теках не разрушаются, стомиум не формируется и вскрывание происходит не в области септы. В пыльниках 2-го типа гнезда в теках не объединяются и обособлены на всем протяжении. Септы

не образуются, однако фиброзные утолщения формируются, причем и почти во всех клетках плацентиоидов. Механизмы вскрывания пыльников очень сходны с таковыми при вскрывании плодов. В синкарпных и лизикарпных коробочках вскрывание осуществляется створками и может быть септицидным (по септам) и локулицидным (по главной жилке каждого плодолостика). В местах вскрывания локулицидной коробочки в эпидермальном слое формируются выемки, клетки которых, за исключением центральных, имеют специфические обратно U-образные утолщения, при этом самыми мощными оказываются наружные тангентальные стенки. В центре выемки имеются небольшие клетки с тонкими оболочками. Эти и нижележащие субэпидермальные клетки септ или дорзального проводящего пучка разрываются при вскрывании. Исходя из этого, впервые предложено различать несколько способов вскрывания пыльников. Один из них встречается в пыльниках большинства цветковых растений — септицидный. Следует отметить, что механизмы вскрывания тек пыльника до сих пор не изучены. Обычно отмечают, что продольное вскрывание тек происходит створками. В области вскрывания образуется стомиум. Сначала дегенерируют клетки септ, а затем стомиума. У табака, например, также сильно разрушается связник (Scott et al., 2004). По мнению некоторых авторов (Rieu et al., 2003), к моменту вскрывания в пыльниках увеличивается содержание этилена. Особый случай описан у *Chrysanthemum morifolium* Ramat. (Asteraceae) (Fei et al., 2016). У одного культивара со вскрывающимися пыльниками (Qx-097) эндотелий с фиброзными утолщениями, а у другого культивара (Qx-007) пыльники не вскрываются, так как в эндотелии не формируются фиброзные утолщения. Кроме того, у последнего сохраняются полностью септа в теке и стомиум, происходит увеличение размеров клеток пыльника, выявляется сильная гидратация и высокое содержание ионов K^+ и Ca^{2+} , тогда как у первого культивара размеры клеток в пыльнике сохраняются, наблюдается обезвоживание, потеря содержимого клеток и снижение указанных ионов. Как свидетельствует анализ литературных данных, в ходе созревания типичного пыльника септы между микроспорангиями тек разрушаются, а с наружной стороны в области вскрывания в клетках эндотелия перестают формироваться фиброзные утолщения. Последние вместе с клетками эпидермы и комплексом мелких тонкостенных клеток между ними создают стомиум. Со стороны связника после разрушения септы остаются небольшие выросты, а стомиум смещен на наружную часть пыльника.

Проведенное нами исследование показало, что в пыльниках 1-го типа в стенке каждого мик-

роспорангия в средней его части с наружной стороны происходит прогибание слоев, имитирующих стомиум. Края выемки формируют крупные клетки эпидермы и эндотелия, наружные тангентальные стенки которых приобретают утолщения. Однако в центре выемки остаются небольшие и тонкостенные клетки. После сжатия клеток эпидермы и эндотелия происходит разрыв мелких клеток, и осуществляется вскрывание гнезд. Несмотря на то, что в пыльниках второго типа нет септ, их вскрывание ближе к вскрыванию типичных пыльников. В пыльниках с плацентиоидами создается стомиум, который максимально приближен к связнику. Клетки эпидермы и эндотелия в области стомиума уменьшаются в размерах и срастаются с мелкими тонкостенными клетками многослойной ткани выроста связника. Число слоев клеток эндотелия сокращается от 2–3 до одного слоя, и в них отсутствуют фиброзные утолщения. Перед вскрыванием гнезд происходит обезвоживание клеток эндотелия и их сжатие подобно пружине в результате укорачивания фиброзных утолщений. За счет этого уменьшаются размеры клеток эндотелия и мелкие тонкостенные клетки в области стомиума разрываются, при этом вся стенка микроспорангия раскрывается наружу.

Таким образом, в пыльниках *Codonopsis* вскрывание может быть либо локулицидным (1-й тип пыльника), либо асептицидным, но с образованием стомиума, который максимально приближен к связнику, и формированием фиброзных утолщений в клетках плацентиоида (2-й тип пыльника). Второй способ, вероятно, представляет собой один из первичных способов вскрывания, когда микроспорангии в теках не были еще объединены и отсутствовали септы. Его наличие, вероятно, характерно для пыльников с плацентиоидами *O. magnifica*, исходя из иллюстраций, приведенных в статье О.П. Камелиной и Н.А. Жинкиной (Kamelina, Zhinkina, 1989) (рис. 5, а, б). Подобное строение пыльника обнаружено у *Paeonia lactiflora* Pall. (Paeoniaceae). Однако плацентиоиды у этого вида не образуются. Перегородки в теках также не образуются. Слои стенки смежных микроспорангиев заворачиваются и срастаются с клетками связника. В области стомиума эпидермальные слои смежных микроспорангиев лишь сомкнуты. Стомиум приближен к связнику и образован мелкими тонкостенными клетками, при этом в клетках эндотелия отсутствуют фиброзные утолщения, тогда как за пределами стомиума они формируются (Shamrov, неопубл.) (рис. 6, а–д). Вероятно, такое строение имеет пыльник *Daphniphyllum macropodum* Miq. (Daphniphyllaceae), в котором стомиум подходит вплотную к связнику (Kamelina, 1981b).

Формирование плацентоидов выявлено также в семействах *Bignoniaceae* (Freiberg, 1987), *Lamiaceae* (Kamelina, Dzevatovsky, 1987), *Scrophulariaceae* (Nikiticheva, 1987), *Valerianaceae* (Kamelina, Zhukova, 1987). Процесс вскрывания пыльников с плацентоидом в них не описан. Однако, в работе по сем. *Valerianaceae* указывается, что к моменту вскрывания гнезда пыльника сохраняют индивидуальность, т.е. можно предположить, что происходит асептальное вскрывание, как у некоторых изученных видов сем. *Sampranulaceae*. В сем. *Lamiaceae* плацентоиды образуются в каждом микроспорангии со стороны общей перегородки в теках. Исходя из анализа иллюстраций, вскрывание пыльника типичное, септицидное. В области стомиума в клетках эндотеция отсутствуют фиброзные утолщения, а вскрывание, вероятно, осуществляется за счет разрыва мелких тонкостенных клеток, располагающихся между клетками эпидермы и эндотеция (Kamelina, Dzevatovsky, 1987). По-видимому, также происходит вскрывание пыльников у видов сем. *Scrophulariaceae* (Nikiticheva, 1987). Однако, плацентоиды, появляющиеся как выросты ткани связника внутрь каждого гнезда, в ходе развития смещаются на септу каждой теки. В результате этого септа становится массивной на всем протяжении, за исключением области стомиума. Возможно, плацентоиды принимали участие в разделении спорангиев на начальных этапах становления пыльников, как считал Eames (1961). Однако у современных цветковых растений с помощью плацентоидов перегородки в гнездах пыльника не образуются, и их клетки никогда не контактируют с клетками стенки микроспорангия.

К плацентоидам относят перегородки, или трабекулы в пыльнике видов семейств *Gentianaaceae* и *Menyanthaceae*. Существуют 2 точки зрения на их формирование: 1) трабекулы возникают в результате стерилизации некоторых клеток спорогенного комплекса, 2) трабекулы представляют собой клетки тапетума, разрастающиеся внутрь гнезд пыльника. Одним из авторов настоящей статьи подтверждается тапетальное происхождение трабекул (Shamrov, 1986, 1988). У *Gentiana lutea* L. и *Swertia iberica* Fisch. ex Boiss. в стенке формирующегося микроспорангия сначала формируется тапетум с внутренней стороны, а затем с латеральных сторон и из париетального слоя, возникшего в результате периклиналильных делений археспориальных клеток. Особенностью развития пыльника этих видов является дугообразное расположение спорогенных клеток, при этом внутренний тапетум оказывается внутри дуги и подходит близко к наружному тапетуму. Это приводит к их смыканию и образованию в дальнейшем септированности гнезд. Формально плацентоиды не образуются. Под археспориальными и

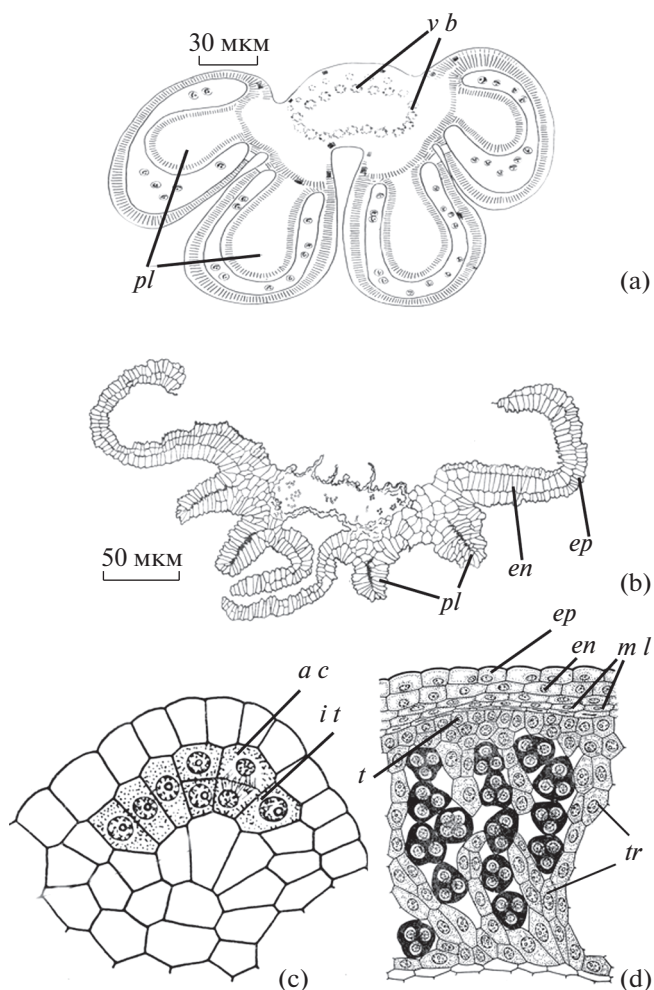


Рис. 5. Строение пыльника у *Ostrowskia magnifica* (a, b) и *Gentiana lutea* (c, d).

a – пыльник перед вскрыванием, b – вскрывшийся пыльник с плацентоидами (по: Kamelina, Zhinkina, 1989); c – дугообразное расположение археспориальной ткани, отделение клеток внутреннего тапетума, d – трабекулы в гнезде пыльника на стадии тетрад микроспор (по: Shamrov, 1986). a c – археспориальная клетка, en – эндотеций, ep – эпидерма, i t – внутренний тапетум, m l – средний слой, pl – плацентоид, t – тапетум, tr – трабекула, v b – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: a, c, d – 30, b – 50.

Fig. 5. Anther structure in *Ostrowskia magnifica* (a, b) and *Gentiana lutea* (c, d).

a – anther before dehiscence, b – opened anther with placentoids (after Kamelina, Zhinkina, 1989); c – arcuate arrangement of archesporial tissue, separation of cells of the inner tapetum, d – trabeculae in the anther locule at the stage of microspore tetrads (after Shamrov, 1986). a c – archesporial cell, en – endothecium, ep – epidermis, i t – inner tapetum, m l – middle layer, pl – placentoid, t – tapetum, tr – trabecula, v b – vascular bundle. Scale bars, μm: a, c, d – 30, b – 50.

спорогенными клетками, располагающимися дугообразно, возникает выпячивание со стороны связника, но оно образовано многоклеточной тканью внутреннего тапетума. Возникшие трабе-

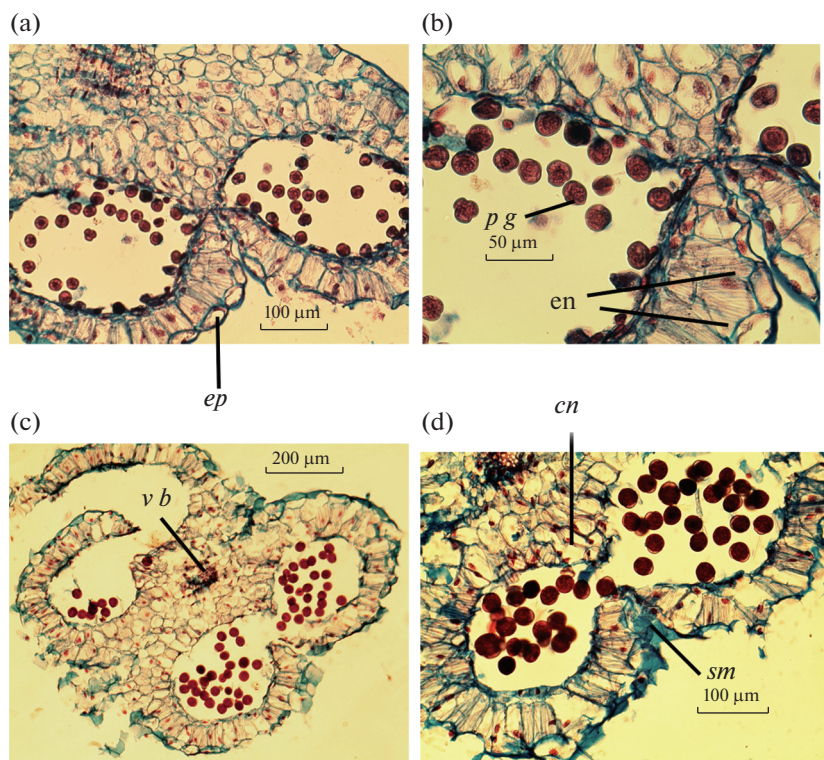


Рис. 6. Строение зрелого пыльника и области его вскрывания у *Paeonia lactiflora*.

cn – связник, *en* – эндотеций, *ep* – эпидерма, *pg* – пыльцевое зерно, *sm* – стомиум, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: а, d – 100, b – 50, с – 200.

Fig. 6. Mature anther structure and area of its dehiscence in *Paeonia lactiflora*.

cn – connective, *en* – endothecium, *ep* – epidermis, *pg* – pollen grain, *sm* – stomium, *vb* – vascular bundle. Scale bars, µm: a, d – 100, b – 50, c – 200.

кулы проходят радиально через полость гнезда и разделяют единую спорогенную ткань на комплексы клеток (рис. 5, с, d). В ходе развития клетки трабекул и тапетума начинают разрушаться, сохраняясь до стадии 2-клеточных пыльцевых зерен (зрелая пыльца у этих видов – 3-клеточная). Первыми разрушаются клетки внутреннего тапетума, затем трабекулы и последними клетки латерального и наружного тапетума. Вскрывание пыльников в области стомиума септальное, а не локулярное. Анализ литературы позволяет предположить формирование септ в пыльниках *Berberis vulgaris* L. (Berberidaceae) (Budell, 1964), некоторых видов семейств Balsaminaceae и Onagraceae (Venkateswarlu, Lakshminarayana, 1957; Steffen, Landmann, 1958; Narayana, 1963).

Как уже было отмечено, система сем. Campanulaceae изучается на основании комплекса признаков, в том числе молекулярных данных. На основании карпологических исследований, а также особенностей жизненных форм и экологии прорастания сем. Campanulaceae (без учета семейств Cyphiaceae, Lobeliaceae, Pentaphragmotaceae, Sphenocleaceae) разделено на 4 подсемейства:

Prismatocarpoideae, Canarinoideae (по 1 трибе), Wahlenbergioideae и Campanuloideae (по 9 триб). Из растений с плацентоидом в пыльнике выделяется эндемик *Ostrowskia magnifica*, образующий в подсем. Wahlenbergioideae монотипную трибу Ostrowskieae (Kolakovsky, 1987). Еще К. Schönland (1889–1894), используя положение свободных частей чашелистиков в верхней части завязи и способ скрывания плода-коробочки, различал в семействе 3 подтрибы, одна из которых (Platycodiinae) содержала *Platycodon grandiflorus*, а другая (Wahlenberginae) – виды *Codonopsis*. В дальнейшем молекулярные исследования, базирующиеся на ITS-последовательностях нуклеарной рибосомальной ДНК подтвердили, что эти подтрибы находятся очень близко в основании филогенетической системы семейства, образуя группы валенбергиодных и платикононоидных таксонов, при этом виды *Codonopsis* занимают либо промежуточное положение между этими кладами (*Codonopsis dicentrifolia* (C.V. Clarke) W. W. Sm., *C. lanceolata* (Siebold et Zucc.) Benth. et Hook. F. Ex Trautv., *C. tangshen* Oliv. вместе с *Platycodon grandiflorus*), либо тяготеют к базальной части платикононоид-

ных, а не валенбергиодных таксонов (*C. pilosa* Chipp, *C. modesta* Nannf., *C. nervosa* (Chipp) Nannf.) (Eddie et al., 2003). Особняком стоят виды *Campanula* (*C. sibirica*, *C. talievii*, *C. taurica*), для которых также были описаны плацентоиды (Miroshnichenko, 2019b). Виды *Campanula* относятся к кладам верхней части филогенетической системы — Campanulaceae s.str. — и Rapunculus-клады группы кампанулоидных таксонов (Eddie et al., 2003). Это позволяет предположить, что изученные эндемичные растения являются не видами рода *Campanula*, а относятся к особому роду, находящемуся вблизи *Platycodon* и *Codonopsis*. Следует отметить, что род *Ostrowskia* в указанной системе семейства не анализируется. В усовершенствованном варианте системы семейства, предложенного А.А. Колаковским (Kolakovsky, 1995), к подсем. Wahlenbergioideae относится не только этот род, образуя монотипную трибу Ostrowskieae, но и *Platycodon* и *Codonopsis* в составе трибы Wahlenbergieae.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Codonopsis clematidea характеризуется общей организацией пыльника, присущей большинству изученных видов сем. Campanulaceae. Это касается типа формирования стенки микроспорангия, способа образования и строения тетрад микроспор и пыльцевых зерен. В отличие от других представителей семейства, у *C. clematidea* обнаружены два особых типа пыльника, различающиеся по строению и способу вскрывания. В пыльниках первого типа септы в теках не разрушаются, стомиум не формируется, и вскрывание не септицидное, как у большинства цветковых растений, а локулицидное. В пыльниках второго типа нет септ (микроспорангии в теках сохраняют индивидуальную организацию и формируются плацентоиды), но образуется стомиум, который максимально приближен к связнику, при этом плацентоиды сохраняются, и в их клетках образуются фиброзные утолщения. Вскрывание является асептицидным и представляет собой один из первичных способов, который был обнаружен не только у *Codonopsis clematidea*, *Ostrowskia magnifica* из колокольчиковых, но и *Paeonia lactiflora*. Анализ систем сем. Campanulaceae, созданных на основании комплекса признаков, в том числе молекулярных данных, свидетельствует о том, что виды колокольчиковых с плацентоидами в пыльниках образуют, по-видимому, древнюю родственную группу растений, о чем также свидетельствует образование большого числа проводящих пучков в тычиночной нити и связнике.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. 2016. — Bot. J. Linn. Soc. 181 (1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- [Boronnikova] Боронникова С.В. 2009. Молекулярно-генетический анализ генофондов редких и исчезающих видов растений Пермского края: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Уфа. 45 с.
- Budell B. 1964. Untersuchungen der Antherenentwicklung einiger Blütenpflanzen. — Zeitschr. Bot. 52 (1): 1–28.
- Chauhan S.V.S., Gupta H.K. 2006. Suppression of endothecium development by malformed tapetum in the anthers of chemically treated *Lens culinaris*. — Phytomorphology. 56 (1–2): 10–16.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y. — London — Sydney. 528 p.
- Eames A.J. 1961. Morphology of the angiosperms. New York. 518 p.
- Eddie W.M.M., Shulkina T., Gaskin J., Haberle R.C., Jansen R.K. 2003. Phylogeny of Campanulaceae s. str. inferred from its sequences of nuclear ribosomal DNA. — Ann. Missouri Bot. Gard. 90 (4): 554–575.
- Fei J., Tan S., Zhang F., Hua L., Liao Y., Fang W., Chen F., Teng N. 2016. Morphological and physiological differences between dehiscent and in dehiscent anthers of *Chrysanthemum morifolium*. — J. Plant Res. 129 (6): 1069–1082.
- [Freiberg] Фрейберг Т.Е. 1987. Семейство Bignoniaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae–Asteraceae. Л. С. 259–264.
- [Geltman] Гельтман Д.В. 2019. Современные системы цветковых растений. — Бот. журн. 104 (4): 503–527. <https://doi.org/10.1134/S0006813619040045>
- [Kamelin et al.] Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. 1999. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь. 83 с.
- [Kamelina] Камелина О.П. 1981a. Пыльник. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Winteraceae–Juglandaceae. Л. С. 18–21.
- [Kamelina] Камелина О.П. 1981b. Семейство Daphniphyllaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Winteraceae–Juglandaceae. Л. С. 172–176.

- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- [Kamelina, Dzevatovsky] Камелина О.П., Дзевалтовский А.К. 1987. Семейство Lamiaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae—Asteraceae. Л. С. 252—236.
- [Kamelina, Zhinkina] Камелина О.П., Жинкина Н.А. 1989. К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (Campanulaceae). Развитие мужских эмбриональных структур. — Бот. журн. 74 (1): 1293—1301.
- [Kamelina, Zhukova] Камелина О.П., Жукова Г.Я. 1987. Семейство Valerianaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae—Asteraceae. Л. С. 171—177.
- [Kolakovskiy] Колаковский А.А. 1987. Система семейства Campanulaceae Старого Света. — Бот. журн. 72 (12): 1572—1579.
- [Kolakovskiy] Колаковский А.А. 1995. Семейство колокольчиковых. М. 92 с.
- [Korobova, Zhinkina] Коробова С.Н., Жинкина Н.А. 1987. Семейство Campanulaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae—Asteraceae. Л. С. 300—308.
- Lundberg J., Bremer K. 2003. A phylogenetic study of the order Asterales using one morphological and three molecular data sets. — Int. J. Plant Sci. 164 (4): 553—578.
- [Miroshnichenko] Мирошниченко Н.Н. 2014. Особенности репродуктивной биологии некоторых видов рода *Campanula*. — В кн.: Сборник научных трудов ГНБС. 139: 136—146.
- [Miroshnichenko] Мирошниченко Н.Н. 2019а. Особенности развития и размножения *Campanula talievi* Juz. в Крыму. — Бюл. ГНБС. 130: 141—148. <https://doi.org/10.25684/NBG.bootl.130.2019.20>
- [Miroshnichenko] Мирошниченко Н.Н. 2019б. Репродуктивная биология и особенности размножения некоторых представителей рода *Campanula* в Крыму: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта. 24 с.
- Narayana L.L. 1963. Contributions to the embryology of Balsaminaceae. — J. Ind. Bot. Soc. 42 (1): 102—109.
- [Nikiticheva] Никитичева З.И. 1987. Семейство Scrophulariaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae—Asteraceae. Л. С. 251—259.
- Pacini E. 2010. Relationships between tapetum, loculus, and pollen during development. — Int. J. Plant Sci. 171 (1): 1—11.
- [Prozina] Прозина З.П. 1960. Практикум по цитологии растений. М. 255 с.
- Rieu I., Wolters-Arts M., Derksen J., Mariani C., Weterings K. 2003. Ethylene regulates the timing of anther dehiscence in tobacco. — Planta. 217: 131—137.
- [Rodina, Oleinik] Родина Е.Ю., Олейник Д.А. 2018. Система APG IV и ее сравнение с системой Тахтаджяна на примере покрытосеменных Сахалинской области. — Межд. журнал прикладных и фундаментальных исследований. 9: 98—105.
- Scott, R.J., Spielman M., Dickinson H.G. 2004. Stamen structure and function. — The Plant Cell. 16 (Suppl.): S46—S60.
- [Shamrov] Шамров И.И. 1986. Развитие пыльника у *Gentiana lutea* (Gentianaceae). — Бот. журн. 71 (6): 733—739.
- Shamrov I.I. 1988. Structure of septate anthers in some flowering plants. — Ann. Sci. de l'Univ. Reims. 23: 68—70.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2015. Эмбриология и воспроизведение растений. СПб. 200 с.
- [Shamrov et al.] Шамров И.И., Анисимова Г.М., Бабро А.А. 2019. Формирование стенки микроспорангия пыльника и типизация тапетума покрытосеменных растений. — Бот. журн. 104 (7): 1001—1032. <https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2020. Early stages of anther development in flowering plants. — Botanica Pacifica. 9 (2): 1—10. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09202>
- [Shevchenko] Шевченко С.В. 2020. Генезис структур генеративной сферы *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. — Бюл. ГНБС. 136: 87—97. <https://doi.org/10.36305/0513-1634-2020-136-87-97>
- [Shevchenko, Krainyuk] Шевченко С.В., Крайнюк Е.С. 2019. Биология развития и распространение *Adenophora taurica* (Campanulaceae) в Крыму. — Бот. журн. 104 (10): 1588—1597. <https://doi.org/10.1134/S000681361908009X>
- [Shipunov] Шипунов А.Б. 2003. Система цветковых растений: синтез традиционных и молекулярно-генетических подходов. — Журн. общ. биол. 64 (6): 499—507.
- Schönland S. 1889—1894. Campanulaceae. — In: Engler A, Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig. IV (5): 40—70.
- [Shulкина] Шулькина Т.В. 1983. Биоморфологический анализ семейства Campanulaceae Juss.: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. 40 с.
- Steffen K., Landmann W. 1958. Entwicklungsgeschichte und Zytologische Untersuchungen am Balkentapetum von *Gentiana cruciata* und *Impatiens grandulifera*. — Planta. 50 (4): 423—460.
- Venkareswarlu J., Lakshminarayana L. 1957. A contribution to the embryology of *Hydrocera triflora* W. and A. — Phytomorphology. 7 (2): 194—203.
- [Victorov, Kuranova] Викторов В.П., Куранова Н.Г. 2017. Некоторые проявления внутриорганизменной изменчивости в роде *Campanula*. — В кн.: Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: матер. Междунар. науч. конф., посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского гос. ун-та (г. Тверь, 8—11 ноября 2017 г.). Тверь. С. 47—50.
- [Zhinkina] Жинкина Н.А. 1995. Сравнительная эмбриология представителей семейства Campanulaceae Juss.: Дис. ... канд. биол. СПб. 131 с.
- [Zhinkina] Жинкина Н.А. 2010. Семейство Campanulaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Т. 7. Двудольные. Lamiidae, Asteridae. СПб. С. 354—365.
- [Zhinkina, Evdokimova] Жинкина Н.А., Евдокимова Е.Е. 2020. Развитие пыльника у *Platycodon grandiflorus* (Campanulaceae). — Бот. журн. 105 (3): 93—102.
- Zhinkina N.A., Shamrov I.I. 1997. Embryology of *Azorina vidalii* and *Gadellia lactiflora* (Campanulaceae). — Bulletin of the Polish Academy of Sciences. 45 (2—4): 119—134.

PECULIARITIES OF ANTHER STRUCTURE IN *CODONOPSIS CLEMATIDEA* (CAMPANULACEAE)

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

^a Komarov Botanical Institute RAS

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

^b Herzen State Pedagogical University

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

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

A comparative analysis of the anther structure of *Codonopsis clematidea* and other species of the Campanulaceae family has revealed similarities in their organization. The microsporangium wall is formed according to the dicotyledonous type and consists of the epidermis, 1–3-layered endothecium, middle layer and cellular tapetum. The formation of tetrahedral tetrads of microspores occurs in a simultaneous pattern, mature pollen grains are 2-celled.

Our study showed that the anthers in *C. clematidea* are formed both with placentoids (type 2, dominates) and without them (type 1). In anthers of the 1st type, as in most flowering plants, the locules in theca form a common septum. The septa in theca are not destroyed and the stomium is not formed. In anthers of the 2nd type, locules in theca do not merge, but exist separately. Septa are not arised, but fibrous thickenings are formed. The latter also appears in almost all cells of the placentoids. The mechanisms of the anther dehiscence are very similar to those of dehiscence of the capsule fruit. Based on this, it was proposed for the first time to distinguish several modes of dehiscence of the anthers. In most flowering plants, the septa in theca destroy. Opening of the anthers turns out to be septicidal and occurs in the stomium.

In the anthers of the 1st type, in the wall of each microsporangium in its middle part, from the outside, the layers that imitate the stomium bend down. The edges of the notch form large cells of the epidermis and endothecium, which outer tangential walls thicken. However, in the center of the notch, the cells remain small and thin-walled. When the cells of the epidermis and endothecium are compressed, small cells are ruptured, and the locules open. Although there are no septa in the anthers of the 2nd type, their opening is closest to that of typical anthers. In anthers with placentoids, a stomium is created, which is as close as possible to the connective. The cells of the epidermis and endothecium in the stomium decrease in size and grow together with small thin-walled cells of the multilayered tissue of the outgrowth of the connective. The number of layers of endothelial cells is reduced from 2–3 to one layer, and there are no fibrous thickenings in them. Before opening the locules, endothecium cells are dehydrated and compressed like a spring as a result of shortening fibrous thickenings. Due to this, the size of the endothelial cells decreases and small thin-walled cells in the stomium are ruptured, while the entire wall of the microsporangium opens outward.

Thus, the anther dehiscence ут *Codonopsis* can be either loculicidal (type 1 anther), or asepticidal, but with the formation of a stomium, which is as close as possible to the connective, and the formation of fibrous thickenings in the cells of the placentoids (type 2 anther). The second pattern is probably one of the primary opening modes, when the microsporangia in theca were not yet united and there were no septa. Its presence is probably characteristic of *Ostrowskia magnifica*, *Platycodon grandiflorus*, some *Campanula* species, and basal *Paeonia lactiflora* species from Paeoniaceae also.

The diversity of placentoids, their position in the anther and structure are discussed.

Keywords: *Codonopsis clematidea*, Campanulaceae, anther structure, placentoid, anther dehiscence

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants”, “Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, natural and artificial models of their realization” (Komarov Botanical Institute RAS, Nos. AAAA-A18-118031690084-9 and AAAA-A18-118051590112-8 – collecting material, its treatment and result discussion), and “Study and conservation of plant biological diversity” (Herzen State Pedagogical Uni-

versity of Russia, No. 34.29.01 – description of the study results).

REFERENCES

- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. 2016. – Bot. J. Linn. Soc. 181 (1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Boronnikova S.V. 2009. Molecular genetic analysis of gene pools of rare and endangered plant species of the Perm region: Avtoref. dis. ... doct. biol. nauk. Ufa. 45 p. (In Russ).

- Budell B. 1964. Untersuchungen der Antherenentwicklung einiger Blütenpflanzen. — *Zeitschr. Bot.* 52 (1): 1–28.
- Chauhan S.V.S., Gupta H.K. 2006. Suppression of endothecium development by malformed tapetum in the anthers of chemically treated *Lens culinaris*. — *Phytomorphology*. 56 (1–2): 10–16.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y. — London — Sydney. 528 p.
- Eames A.J. 1961. Morphology of the angiosperms. New York. 518 p.
- Eddie W.M.M., Shulkina T., Gaskin J., Haberle R.C., Janzen R.K. 2003. Phylogeny of Campanulaceae s. str. inferred from its sequences of nuclear ribosomal DNA. — *Ann. Missouri Bot. Gard.* 90 (4): 554–575.
- Fei J., Tan S., Zhang F., Hua L., Liao Y., Fang W., Chen F., Teng N. 2016. Morphological and physiological differences between dehiscent and in dehiscent anthers of *Chrysanthemum morifolium*. — *J. Plant Res.* 129 (6): 1069–1082.
- Freiberg T.E. 1987. Bignoniaceae family. — In: Comparative embryology of flowering plants. Davidiaceae–Asteraceae. Leningrad. P. 259–264 (In Russ.).
- Geltman D.V. 2019. Modern systems of flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 104 (4): 503–527 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619040045>
- Kamelin R.V., Ovesnov S.A., Shilova S.I. 1999. Nemoral elements in the flora of the Urals and Siberia. Perm. 83 p. (In Russ.).
- Kamelina O.P. 1981a. Anther. — In: Comparative embryology of flowering plants. Winteraceae–Juglandaceae. Leningrad. P. 18–21 (In Russ.).
- Kamelina O.P. 1981b. Daphniphyllaceae family. — In: Comparative embryology of flowering plants. Winteraceae–Juglandaceae. Leningrad. P. 172–176 (In Russ.).
- Kamelina O.P. 2009. Sistematicheskaya embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Dvudolnye. [Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons.]. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Kamelina O.P., Dzevatovsky A.K. 1987. Семейство Lamiaceae family. — In: Comparative embryology of flowering plants. Davidiaceae–Asteraceae. Leningrad. P. 252–236 (In Russ.).
- Kamelina O.P., Zhinkina N.A. 1989. On the embryology of *Ostrowskia magnifica* (Campanulaceae). Development of male embryonic structures. — *Bot. Zhurn.* 74 (1): 1293–1301 (In Russ.).
- Kamelina O.P., Zhukova G.Ya. 1987. Valerianaceae family Davidiaceae–Asteraceae. *J. C.* 171–177 (In Russ.).
- Kolakovsky A.A. 1987. System of Campanulaceae family of Old World. — *Bot. Zhurn.* 72 (12): 1572–1579 (In Russ.).
- Kolakovsky A.A. 1995. Semeystvo Campanulaceae [Campanulaceae family]. Moscow. 92 p. (In Russ.).
- Korobova C.N., Zhinkina N.A. 1987. Campanulaceae family. — In: Comparative embryology of flowering plants. Davidiaceae–Asteraceae. Leningrad. P. 300–308 (In Russ.).
- Lundberg J., Bremer K. 2003. A phylogenetic study of the order Asterales using one morphological and three molecular data sets. — *Int. J. Plant Sci.* 164 (4): 553–578.
- Miroshnichenko N.N. 2014. Special features of reproductive biology characterizing certain varieties of *Campanula* L. genus. — In: Works of the State Nikit. Bot. Gard. 139: 136–146 (In Russ.).
- Miroshnichenko N.N. 2019a. Features of development and reproduction *Campanula talievii* Juz. in Crimea. — *Bull. State Nikit. Bot. Gard.* 130: 141–148 (In Russ.). <https://doi.org/10.25684/NBG.boolt.130.2019.20>
- Miroshnichenko N.N. 2019b. Reproductive biology and peculiarities of propagation in some representatives of *Campanula* genera in Crimea: Avtoref. diss. ... cand. biol. nauk. Yalta. 24 p. (In Russ.).
- Narayana L.L. 1963. Contributions to the embryology of Balsaminaceae. — *J. Ind. Bot. Soc.* 42 (1): 102–109.
- Nikiticheva Z.I. 1987. Scrophulariaceae family. — In: Comparative embryology of flowering plants. Davidiaceae–Asteraceae. Leningrad. P. 251–259 (In Russ.).
- Pacini E. 2010. Relationships between tapetum, loculus, and pollen during development. — *Int. J. Plant Sci.* 171 (1): 1–11.
- Prozina Z.P. 1960. Practicum po zitologii rastenii [Workshop on plant cytology]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Rieu I., Wolters-Arts M., Derksen J., Mariani C., Weterings K. 2003. Ethylene regulates the timing of anther dehiscence in tobacco. — *Planta*. 217: 131–137.
- Rodina E.Yu., Oleinik D.A. 2018. The APG IV system and its comparison with the Takhtajan system on the example of the angiosperms of the Sakhalin region. — *International Journal of Applied and Fundamental Research*. 9: 98–105 (In Russ.).
- Scott R.J., Spielman M., Dickinson H.G. 2004. Stamen structure and function. — *The Plant Cell*. 16 (Suppl.): S46–S60.
- Shamrov I.I. 1986. Anther development in *Gentiana lutea* (Gentianaceae). — *Bot. zhurn.* 71 (6): 733–739 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 1988. Structure of septate anthers in some flowering plants. — *Ann. Sci. de l'Univ. Reims*. 23: 68–70.
- Shamrov I.I. 2015. Embryology and plant reproduction. St.Petersburg. 200 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2019. Formation of anther microsporangium wall, and typification of tapetum in Angiosperms. — *Bot. Zhurn.* 104 (7): 1001–1032 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2020. Early stages of anther development in flowering plants. — *Botanica Pacifica*. 9 (2): 1–10. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09202>
- Shevchenko S.V. 2020. Genesis of the generative structures in *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC. — *Bull. State Nikit. Bot. Gard.* 136: 87–97. (In Russ.). <https://doi.org/10.36305/0513-1634-2020-136-87-97>
- Shevchenko S.V., Krainyuk E.S. 2019. Biology of development and distribution of *Adenophora taurica* (Campanulaceae) in the Crimea. — *Bot. Zhurn.* 104 (10): 1588–1597 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S000681361908009X>

- Shipunov A.B. 2003. The system of flowering plants: synthesis of classical and molecular approaches. — *Biology Bulletin Reviews*. 64 (6): 499–507 (In Russ.).
- Schönland S. 1889–1894. Campanulaceae. — In: Engler A, Prantl K. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig. IV (5): 40–70.
- Steffen K., Landmann W. 1958. Entwicklungsgeschichte und Zytologische Untersuchungen am Balkentapetum von *Gentiana cruciata* und *Impatiens grandulifera*. — *Planta*. 50 (4): 423–460.
- Shulkina T.V. 1983. Biomorphological analysis of Campanulaceae Juss. family: Avtoref. dis. ... doct. biol. nauk. Leningrad. 40 p. (In Russ.).
- Venkateswarlu J., Lakshminarayana L. 1957. A contribution to the embryology of *Hydrocera triflora* W. and A. — *Phytomorphology*. 7 (2): 194–203.
- Victorov V.P., Kuranova N.G. 2017. Some of insideorgans variability in the genus *Campanula*. — In: Biodiversity: approaches of study and conservation: Proceedings of the International Scientific Conference dedicated to 100th anniversary of the Department of Botany of Tver State University (Tver, 8–11 November 2017). Tver. P. 47–50 (In Russ.).
- Zhinkina N.A. 1995. Sravnitel'naya embryologiya predstavitelei semeystva Campanulaceae Juss. [Comparative embryology of representatives in the family Campanulaceae Juss.]: Dis. ... kand. biol. nauk. St. Petersburg. 131 p. (In Russ.).
- Zhinkina N.A. 2010. Campanulaceae family. — In: *Anatomia seminum comparativa*. Vol. 7. Dicotyledones. Lamiidae, Asteridae. P. 354–365 (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Evdokimova E.E. 2020. Development of anther in *Platycodon grandiflorus* (Campanulaceae). — *Bot. Zhurn.* 105 (3): 93–102 (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Shamrov I.I. 1997. Embryology of *Azorina vidalii* and *Gadellia lactiflora* (Campanulaceae). — *Bull. Polish Acad. Sci.* 45 (2–4): 119–134.