

УДК 582.594.2:281

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЖЕНСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ *ORCHIS PALLENS*

Лысякова Н.Ю., Клименко Е.Н.

Установлены цитоэмбриологические особенности формирования и развития женского гаметофита *Orchis pallens* (L) одной из наиболее редких корнеклубневых орхидей Крыма. Определен биспорический способ развития зародышевого мешка *Polygonum*-типа битегмального семязачатка.

Ключевые слова: орхидеи, эмбриология, женский гаметофит.

ВВЕДЕНИЕ

Высокая полиморфность и видовое богатство, в сочетании с приуроченностью ко многим экотопам, делают семейство орхидных одним из наиболее интенсивно изучаемых семейств флоры Украины. С одной стороны это обусловлено широким спектром приспособлений и особенностями стратегии размножения, призванными обеспечить надёжность размножения в условиях конкуренции, антропогенного пресса и низкой численности природных популяций [1, 2]. В то же время изучение репродуктивной биологии орхидных позволит более эффективно разрабатывать меры, направленные на сохранение уникальных видов орхидных и растительных сообществ с их участием. Также эта информация позволит дополнить наши представления, как по систематике самого семейства, так и в аспекте эволюционной биологии.

Наряду со специфическими особенностями биологии у представителей семейства орхидных в ходе эволюции сложилась характерная для них система воспроизведения и размножения [3, 4]. Одной из отличительных особенностей семейства орхидных является образование огромного числа семян [5]. Поскольку потенциальная и реальная семенная продуктивность существенно отличаются, и в то же время существует целый ряд указаний на взаимосвязь показателей репродуктивной биологии со строением генеративной сферы [6], актуальной является задача изучения строения гинецея и этапов развития семязачатков. В связи с этим целью нашей работы было изучение цитоэмбриологических особенностей генеративной сферы представителя группы корнеклубневых орхидей *Orchis pallens* (L), а также составление временной периодизации развития семязачатков.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом исследований послужили орхидеи вида *Orchis pallens* (L) в разных возрастных состояниях предгенеративного, генеративного и постгенеративного периодов онтогенеза.

Исследования проводились на постоянных препаратах, изготовленных по общепринятой цитоэмбриологической методике. Бутоны, цветки и завязи орхидей после сбора фиксировались в фиксаторе Карнуа. Материал промывали и обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации, пропитывали промежуточной жидкостью и парафином. Для резки на микротоме изготавливали парафиновые блоки методом «закапывания». Полученные срезы наклеивали на предметные стёкла, депарафинировали, окрашивали гематоксилином по Гейденгайну и фиксировали глицерином или канадским бальзамом [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно проведённым исследованиям стенка завязи гинецея *Orchis pallens* (L) состоит из 6 слоёв паренхимных клеток, наружной и внутренней эпидерм. Клетки наружной эпидермы крупные, покрыты кутикулой. Клетки внутренней эпидермы мелкие. В комплекс наружной и внутренней эпидермы входят устьица (рис. 1).

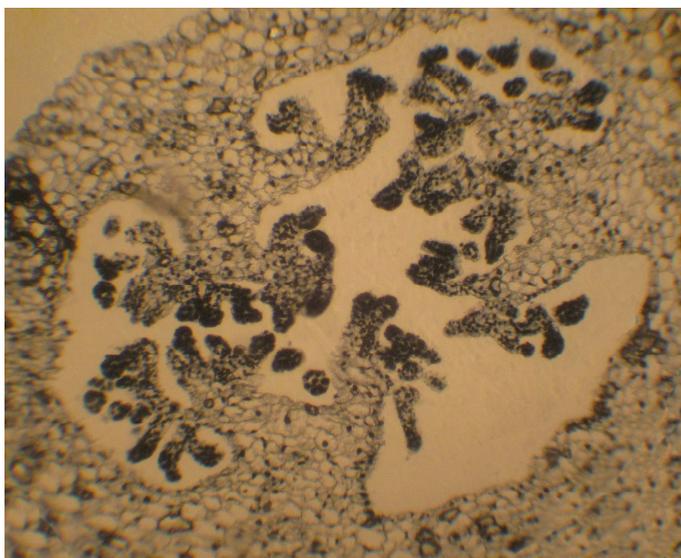


Рис. 1. Строение завязи *Orchis pallens* (L).(ув.15x40) окраска гематоксилином по Гейденгайну [7].

Завязь у всех представителей рода *Orchis* нижняя, синкарпная, состоит из 3 сросшихся плодолистиков. Многочисленные семязачатки развиваются на 3 париетальных плацентах. Каждая плацента дихотомически разделена на многочисленные гребни, в апикальной части которых дифференцируются примордии семязачатков. Наибольшее формирующее значение имеют периклиналильные деления субэпидермального слоя плаценты, за счет которых образуется основная часть семязачатка. За счет периклиналильных делений клеток нижележащих слоев плаценты образуются ткани, обеспечивающие контакт семязачатка с плацентой. Таким образом, в результате периклиналильных делений

клеток субэпидермального и нижележащих слоев плаценты происходит «сдвиг» слоев примордия семязачатка по отношению к исходным слоям плаценты. Наружные производные, возникающие при делении субэпидермальных клеток плаценты, образуют археспорий, инициали латеральной области нуцеллуса и наружной области халазы и фуникулуса, а внутренние – вместе с производными третьего и нижележащих слоев плаценты формируют продольные ряды клеток. Примордии семязачатка *Orchis pallens* (L) состоят из 3 слоев: эпидермы, субэпидермального слоя и осевого ряда клеток.

Согласно концепции цито-гистологической зональности апекса побега [2, 4, 6], в сформированном примордии семязачатка можно выделить следующие зоны: периферическую (эпидермальный слой), апикальную (зона дифференцирующихся в субэпидермальном слое археспориальных клеток), латеральную (клетки субэпидермального слоя ниже уровня археспориальных клеток), базальную (продольные ряды клеток под субэпидермисом) и переходную (она дифференцируется в центробежном направлении и проходит через базальную и латеральную зоны до периферической). Из периферической зоны образуются эпидермис нуцеллуса, халазы и фуникулуса, интегументы. На базе апикальной зоны формируется мегаспороцит. Латеральная зона дает начало латеральной области нуцеллуса и наружной области халазы и фуникулуса, а базальная зона – базальной (осевой) области нуцеллуса и прокамбиальным тягам клеток в халазе и фуникулусе. Переходная зона образует собственно гипостазу семязачатка.

Нуцеллус развивается из апикальной части примордия семязачатка. Он прямой, цилиндрический. Представлен эпидермой и субэпидермальным слоем. Снаружи эпидермис нуцеллуса покрыт слоем кутикулы. Клетки нуцеллуса овальные, вакуолизированные с ядром округлой формы. Ядро занимает центральное положение на ранних стадиях развития семязачатка, однако к стадии зрелого зародышевого мешка смещается в пристенное положение.

Нуцеллус условно подразделяют на три зоны: микропиллярную (апикальную) зону, расположенную над мегаспороцитом или зародышевым мешком; латеральную (среднюю) зону, окружающую с боков мегаспороцит или зародышевый мешок; халазальную (базальную) зону, находящуюся ниже уровня мегаспороцита и зародышевого мешка. У исследованного вида все зоны развиты в равной степени.

Нуцеллус красионуцеллятный, тонкостенный, слаборазвитый по классификации Т.Б. Батыгиной [3, 4]. Характеризуется редукцией ткани стенки до двух клеточных слоев – эпидермиса и субэпидермального слоя. Паритетальной ткани нет.

У *Orchis pallens* субэпидермальный слой нуцеллуса дегенерирует на ранних этапах развития семязачатков до мегаспорогенеза. Однако дегенерации эпидермального слоя не наблюдается вплоть до стадии зрелого зародышевого мешка.

Семязачаток битегмальный. Интегументы однослойные.

Халаза в семязачатке слаборазвита и представлена небольшой группой клеток. Фуникулус состоит из трех слоев. Проводящий пучок в нем не дифференцируется. Его функцию, вероятно, выполняет центральный слой клеток. Этот слой фуникулуса входит в халазу и контактирует с клетками гипостазы. Гипостаза, дифференцируется как пограничная ткань между нуцеллусом и внутренним

интегументом, халазой и фуникулулом. Она располагается в формирующемся семязачатке в виде диска клеток под зародышевым мешком.

Археспорий исследованных видов орхидей одноклеточный [3, 4]. Археспориальная клетка без дифференцирующего деления преобразуется в мегаспороцит

В ходе составления временной периодизации развития развития семязачатков, анализировали развитие женской генеративной сферы от момента распускания цветка до стадии зрелых зародышевых мешков.

1 день (в момент распускания цветка). Примордии семязачатков находятся на стадии археспориальной клетки. Примордии состоят из 3 слоев: эпидермы, субэпидермального слоя и осевого ряда клеток. Археспориальная клетка, окруженная только эпидермисом, непосредственно становится материнской клеткой мегаспор (рис.2).

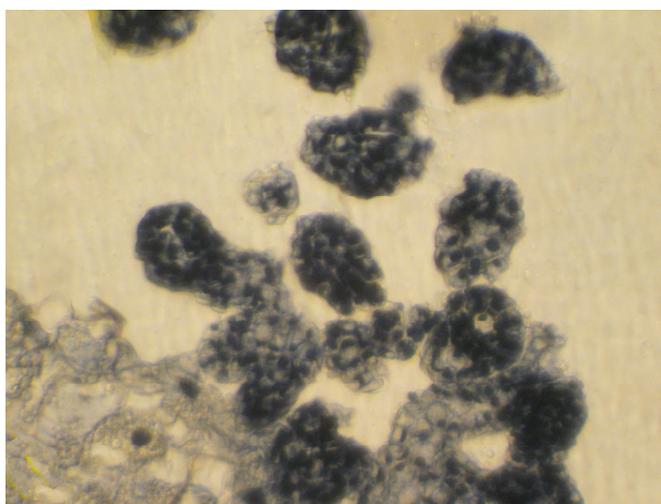


Рис. 2. Строение примордиев семязачатков на стадии археспориальной клетки *Orchis pallens* (L.).(ув.15x40) окраска гематоксилином по Гейденгайну [7].

5 дней. Семязачаток перешел в период мегаспорогенеза (мегаспороцит приступил к редукционному делению). В одной и той же завязи наблюдается асинхронность делений: можно наблюдать диады и тетрады мегаспор. Субэпидермальный слой уже дегенерировал. Сохранился лишь эпидермальный слой клеток. Ядро клеток нуцеллуса занимает центральное положение. Хорошо различима гипостаза, располагающаяся в виде диска под мегаспорами. Наблюдается заложение инициалей интегументов (рис. 3).

14 дней. Развитие зародышевого мешка. Наблюдается начало деструкции нуцеллуса. Продолжают формироваться интегументы. Внутренний интегумент образует микропиле.

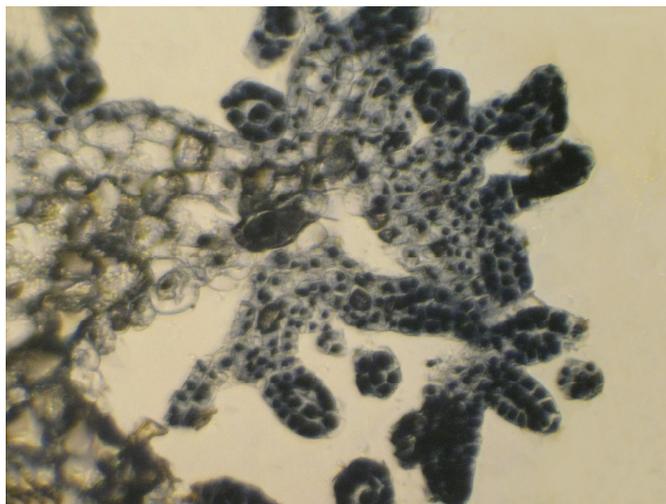


Рис. 3. Семязачаток в период мегаспорогенеза *Orchis pallens* (L.) (ув.15х40) окраска гематоксилином по Гейденгайну [7].

19 дней. Завершение формирования семязачатков. Наблюдается полная редукция нуцеллуса. Заканчивается развитие интегументов. Наружный интегумент полностью окружает внутренний. Формируется биполярный, восьмиядерный, семиклеточный зародышевый мешок *Polygonum*-типа (рис. 4).

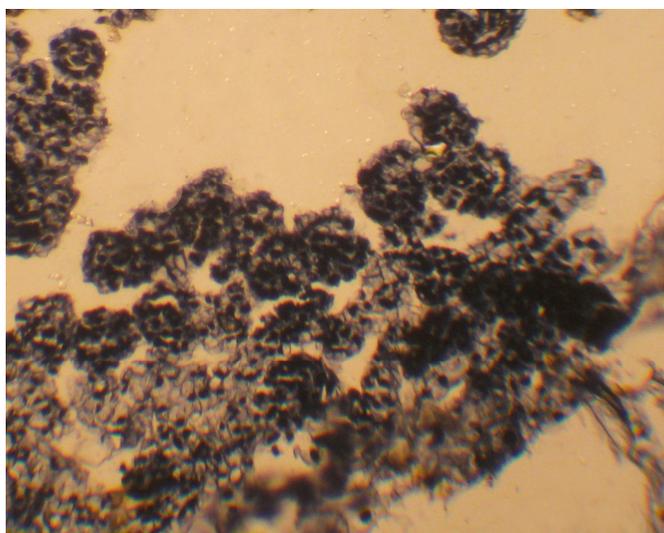


Рис. 4. Сформировавшиеся семязачатки *Orchis pallens* (L) (ув.15х40) окраска гематоксилином по Гейденгайну [7].

Структура зародышевого мешка *Polygonum*-типа *Orchis pallens* (L), биспорический способ его формирования, крапсионуцеллярный тип битегмального

семязачатка свидетельствуют о высоком филогенетическом статусе репродуктивных структур женской генеративной сферы орхидных в целом и представителей рода *Orchis* в частности. Количество и степень развития формирующихся семязачатков *Orchis pallens* (L) свидетельствует о высокой потенциальной продуктивности этого вида. Низкая реальная семенная продуктивность этого вида обусловлена вероятно особенностями развития мужской генеративной сферы и антэкологии.

ВЫВОДЫ

1. Женский гаметофит *Orchis pallens* (L) представлен зародышевым мешком *Polygonum*-типа.
2. Цитозембриологический анализ особенностей женской генеративной сферы *Orchis pallens* (L) не выявил аномалий в развитии репродуктивных структур.
3. По временной периодизации развития женской генеративной сферы в роде *Orchis* стадии спорофиллогенеза и макроспорогенеза завершаются за 19 дней от дифференциации клеток первичного археспория.

Список литературы

1. Собко В.Г. Орхідеї України / Собко В.Г. -. Київ: Наукова думка, 1980. – 183 с.
2. Терехин Э.С. Семя и семенное размножение/Терехин Э.С.- Санкт- Петербург: Мир, 1996. - 337с.
3. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Система воспроизведения у орхидных // Тез. докл. I Всесоюз. совещ. “Охрана и культивирование орхидей”. Таллин, 1980. С. 107 – 111.
4. Батыгина Т.Б. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Батыгина Т.Б. .– Санкт-Петербург: Мир и семья, 1994. – 708 с
5. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений / Паушева З.П. – М.: Колос, 1970. – 255 с.
6. Перебора Е.А. Семенная продуктивность орхидных (Orchidaceae) в условиях Северо-Западного Кавказа / Е.А. Перебора // Экологический вестник Северного Кавказа. 2005. №2. С.120-127.
7. Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений/ Поддубная-Арнольди В.А.–М.:Наука,1976. – 508 с.

*Лисякова Н.Ю., Кліменко Е.М. Цітоембріологічні особливості жіночої генеративної сфери **Orchis pallens** (L). // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2009. – Т.22 (61). – № 2. – С.72-77.*

Встановлені цитозембріологічні особливості формування і розвитку жіночого гаметофіта *Orchis pallens* (L) одній з найбільш рідких корнебульбових орхідей Криму. Визначен біспорічний засіб розвитку зародкового міхура *Polygonum*-тіпу бітегмального сімязачатку.

Ключові слова: орхідеї, ембріологія, жіночий гаметофіт.

*Lysyakova N. Yu ., Klimenko E. N. The cytoembriologic features of females generative sphere of **Orchis pallens** (L) // Uchenye zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta im. V. I. Vernadskogo. Series «Biology, chemistry». – 2009. – V.22 (61). – № 2. – P.72-77.*

The cytoembriologic features of forming and development of female gametophyte of one of the most rare rhizocarpous orchid of Crimea *Orchis pallens* (L) are revealed. The bispore’s way of development of embryonic sack of *Polygonum*-type of bitegmal's ovule is determined.

Keywords: orchids, embryology, female gametophyte.

Поступила в редакцию 18.05.2009 г.