

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.573. 41: 581.3

EDN JBEVLV

doi: 10.17072/1994-9952-2025-1-14-20



**Некоторые черты эмбриологии *Campanula alliariifolia* Willd.
(Campanulaceae)**

Светлана Васильевна Шевченко¹✉, Татьяна Николаевна Кузьмина²

^{1,2} Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Крым, Ялта, Никита, Россия

¹✉ shevchenko_nbs@mail.ru

² tkuzmina@rambler.ru

Аннотация. Представлены результаты изучения строения мужской и женской генеративных сфер колокольчика чесночницелистного *Campanula alliariifolia* Willd. (сем. Campanulaceae). Растительный материал для изучения процессов развития микро- и мегаспорангиев собирали на берегу реки Фиэгдон в Куртатинском ущелье (Северная Осетия), а также в районе г. Гагра (Абхазия). Установлено, что тип формирования стенки микроспорангия центробежный, тапетум является результатом развития первичного париетального слоя. Сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермы, эндотеция, одного, изредка двух средних слоев и секреторного тапетума. Стенка зрелого пыльника представлена сплюснутыми клетками эпидермиса и эндотеция с фиброзными утолщениями. Тетрады микроспор образуются симультанно. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-поровые, 4-поровые, изредка даже 5-поровые. Гинецей представлен множеством анатропных, унитегмальных, медионуцеллятных, фуникулярных семязачатков. Развивается интегументальный тапетум, доходящий до уровня апекса яйцеклетки и охватывающий примерно $\frac{3}{4}$ зародышевого мешка. В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор, халазальная из которых развивается в зародышевый мешок. Зародышевый мешок удлинённый, микропиле длинное, узкое, прямое. У основания зародышевого мешка формируются постамент и подиум. Незначительное число аномалий в развитии мужских и женских элементов позволяет предположить возможность формирования полноценных семян.

Ключевые слова: *Campanula alliariifolia*, микроспорангий, пыльцевые зерна, семязачаток, зародышевый мешок

Для цитирования: Шевченко С. В., Кузьмина Т. Н. Некоторые черты эмбриологии *Campanula alliariifolia* Willd. (Campanulaceae) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 14–20. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-14-20>. EDN

Благодарности: выражаем сердечную благодарность д.б.н. Николаю Борисовичу Ермакову за предоставленные нам растительные материалы, собранные им в августе 2023 г. в районе г. Гагры.

BOTANY

Original article

**Some features of embryology *Campanula alliariifolia* Willd.
(Campanulaceae)**

Svetlana V. Shevchenko¹✉, Tatyana N. Kuzmina²

^{1,2} Nikita Botanical Gardens – National Scientific Centre RAS, Crimea, Yalta, Nikita, Russia

¹✉ shevchenko_nbs@mail.ru

² tkuzmina@rambler.ru

Abstract. The paper presents the results of studying the structure of the male and female generative spheres of the campanula *Campanula alliariifolia* Willd. (family Campanulaceae). Plant material for studying the processes of development of micro- and megasporangium was collected on the banks of the Fiagdon River in the Kurtatinsky Gorge, as well as in the area of the city of Gagra. It has been established that the type of formation of the microsporangium wall is centrifugal; the tapetum is the result of the development of the primary parietal layer. The formed wall of the microsporangium consists of the epidermis, endothecium, one, sometimes two middle layers and a secretory tapetum. The wall of a mature anther is represented by flattened cells of the epi-

dermis and endothecium with fibrous thickenings. Tetrads of microspores are formed simultaneously. Mature pollen grains are 2-celled, 3-pore, 4-pore, and occasionally even 5-pore. The gynoecium is represented by many anatropic, unitegmal, medianucellate, funicular ovules. An integumental tapetum develops, reaching the level of the apex of the egg and covering approximately $\frac{3}{4}$ of the embryo sac. As a result of meiosis, a linear tetrad of megaspores is formed, the chalazal of which develops into the embryo sac. The embryo sac is elongated, the micropyle is long, narrow and straight. A postament and podium are formed at the base of the embryo sac. A small number of anomalies in the development of male and female elements suggests the possibility of the formation of full-fledged seeds.

Keywords: *Campanula alliariifolia*, microsporangium, pollen grains, ovule, embryo sac

For citation: Shevchenko S. V., Kuzmina T. N. [Some features of embryology *Campanula alliariifolia* Willd. (Campanulaceae)]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 14-20. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-14-20>.

Acknowledgments: we would like to express our heartfelt gratitude to Nikolai Borisovich Ermakov, Doctor of Biological Sciences, for providing us with the plant materials he collected in August 2023 in the Gagra region.

Введение

Campanula alliariifolia Willd. – колокольчик чесночницелистный (= к. бледноохряный) – представитель семейства Campanulaceae. Согласно данным The World Flora Online, его синонимами являются *Campanula lamiifolia* var. *albotomentosa* Rupr. и *Medium alliariifolium* (Willd.) Spach., последний – это причерноморско-средиземноморский вид, произрастает в Малой Азии и на Кавказе. По сведениям литературы, в России *Campanula alliariifolia* произрастает в регионе южнее от Волгоградской обл. Вид включен в Красную книгу Волгоградской области РФ. Целью данной работы было выявление особенностей формирования мужских и женских генеративных структур *Campanula alliariifolia* и его возможностей семяобразования.

Материалы и методы исследований

Campanula alliariifolia – многолетнее растение с прямостоячими простыми стеблями. Отличается продолжительным цветением в июне – августе. Основной растительный материал для изучения эмбриологии нами был собран в сентябре 2020 г. в Алагирском р-не на берегу р. Фиагдон в Кадаргаванском каньоне Куртатинского ущелья (Северная Осетия). В 2023 г. д.б.н. Николай Борисович Ермаков предоставил нам некоторый растительный материал, который он собирал в августе в районе г. Гагры.

Эмбриологические исследования проводили на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятым методикам [Ромейс, 1954; Паушева, 1988]. Препараты с толщиной срезов до 10–12 μm окрашивали метиловым зеленым и пиронином, а также гематоксилином по Гейденгайну с подкраской алциановым синим [Шевченко и др., 1986; Шевченко, Чеботарь, 1992; Жинкина, Воронова, 2000]. Для фиксации бутонов разной величины, цветков и завязей использовали фиксаторы Карнуа (6:3:1) и Чемберлена (спирт этиловый 70% – 90 частей, формалин 40% – 5 частей и ледяная уксусная кислота – 5 частей). Парафиновые срезы толщиной 8–10 μm получали с помощью ротационного полуавтоматического микротомы RMD-3000 (Россия). Анализ постоянных препаратов проводили с помощью микроскопа AxioScore A.1 (Carl Zeiss). Для каждой стадии развития анализировали не менее 100 препаратов. Микрофотографии получены с помощью системы анализа изображения AxioCamERc 5s (Carl Zeiss).

Результаты и их обсуждение

Обычно *C. alliariifolia* произрастает в зарослях степных кустарников, по опушкам, на каменистом или песчаном субстрате. Это травянистое растение высотой от 30 до 65 см, с прямостоячими стеблями. Стебель большей частью простой, шероховатый, листья покрыты короткими волосками. Стеблевые листья сердцевидные, сердцевидно-овальные или овальные, неравногородчато-пильчатые; нижние прикорневые – треугольно-сердцевидные, с черешками; верхние – сидячие, продолговато-ланцетные, снизу густо бархатисто-опушенные. Цветки длиной от 22 до 26 мм, на цветоножках, собраны в малоцветковую одностроннюю кисть (рис. 1.).

Венчик желтовато-белый, крупный (ширина отгиба до 18 мм), воронковидно-колокольчатый, по краю реснитчатый, чашелистики ланцетные, загнуты вниз. Придатки ланцетные. Цветение в июне – августе, в Абхазии цветение продолжается до октября. Пестик столбика густо покрыт волосками и после завершения функции извлечения пыльцы из пыльников волоски втягиваются в поверхностную ткань столбика, расширяя основание волоска, и от них остаются только кончики, незначительно возвышающиеся над эпидермой столбика. Иными словами, у *C. alliariifolia*, как и у *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* [Шевченко, Мирошниченко, 2013; Мирошниченко, Шевченко, 2014], наблюдается явление инвагинации, или ретракции, что значительно способствует эффективности опыления (рис. 2). Цветок у *C. alliariifolia* пол-

ный, обоеполюый, актиноморфный, на длинной цветоножке, с выпуклым цветоложем. Чашечка зубчатая, увядающая, венчик колокольчатый, опушенный. Пыльник 4-гнездный (рис. 3), 2-тековый. Стенка микро-спorangия развивается центробежно, тапетум является результатом развития первичного париетального слоя.



Рис. 1. Общий вид растения *C. allariifolia*
[General view of plant *C. allariifolia*]

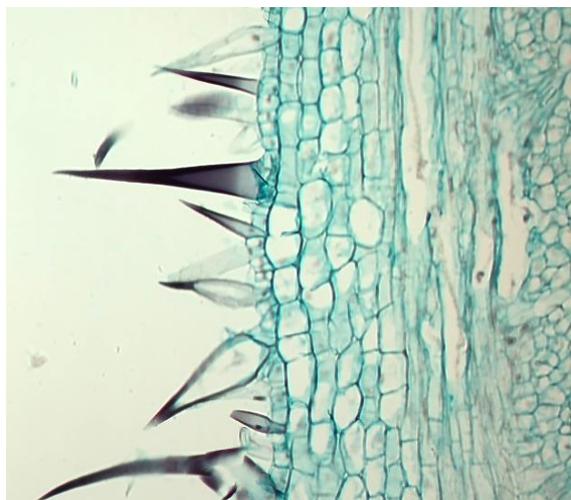


Рис. 2. Фрагмент столбика пестика *C. allariifolia*
[Fragment of pistil style *C. allariifolia*]

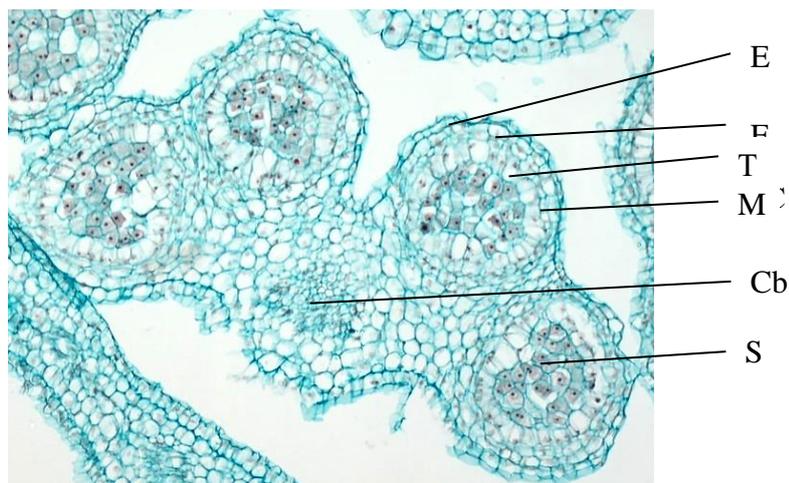


Рис. 3. Общий вид поперечного среза пыльника *C. allariifolia*:

E – эпидермис; Ep – эндотегий; MI – средний слой; T – тапетум; Cb – проводящий пучок; St – спорогенная ткань

[General view of the cross section of the anther *C. allariifolia* :

E – epidermis; En – endotegium; MI – middle layer; T – tapetum; Cb – conductive bundle; St – sporogenic tissue]

Сформированная стенка микроспorangия состоит из эпидермы, эндотегия, одного, изредка двух средних слоев и секреторного тапетума (рис. 4). Следует отметить, что вначале развития стенки микро-спorangия ядра в клетках тапетума сосредоточены у оболочки, приближенной к среднему слою. По мере роста клеток тапетума их ядра постепенно перемещаются к центру микроспorangия, располагаясь сначала в центре клеток, а затем у стенок, расположенных у клеток спорогенной ткани (рис. 5).

Клетки тапетума удлиненные, постепенно становятся двудерными. Клетки спорогенной ткани плотно прижаты друг к другу, их ядра крупные с четко выраженными ядрышками, наличие которых свидетельствуют об активности клеток. Часто наблюдается деление спорогенных клеток (рис. 5). В этот период на стадии тетрад микроспор ядра тапетума расположены вблизи к центру микроспorangия (рис. 6). Стенка зрелого пыльника представлена сплюснутыми клетками эпидермиса и эндотегия с фиброзными утолщениями. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-поровые, 4-поровые, изредка даже 5-поровые (рис. 7). Следует отметить, что развитие мужских генеративных структур *C. allariifolia* во многом согласуются с таковыми при выращивании его в условиях Ботанического сада Петра Великого [Жинкина, Евдокимова, 2023].

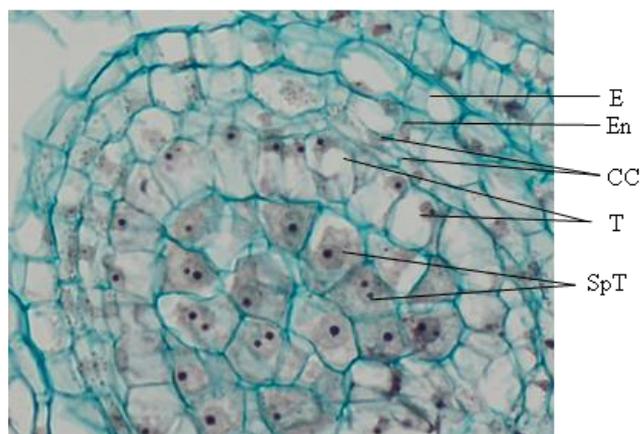


Рис. 4. Фрагмент сформированного микроспорангия:
 E – эпидермис; En – эндотеций; CC – средний слой; T – тапетум; SpT – спорогенная ткань
 [Fragment of the formed microsporangium:
 E – epidermis; En – endothecium; CC – middle layer; T – tapetum; SpT – sporogenic tissue]

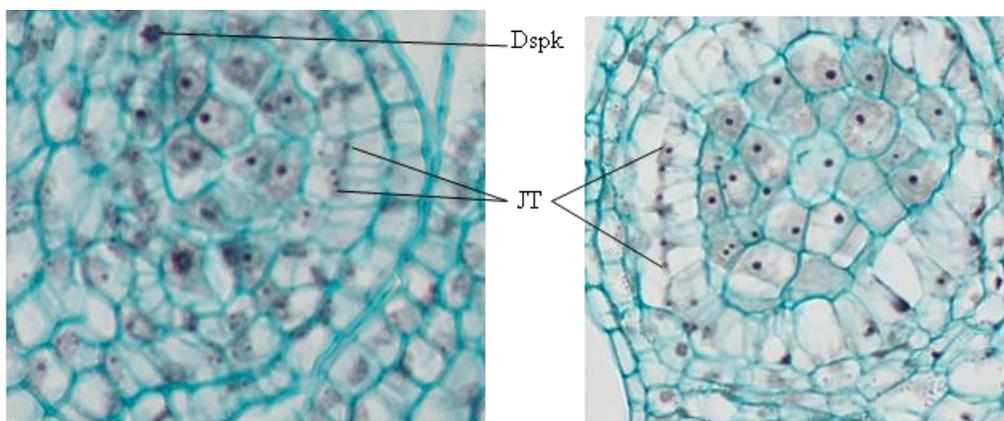


Рис. 5. Фрагменты микроспорангия:
 Dspk – деление клеток спорогенной ткани; JT – ядра клеток тапетума в их центре
 [Fragments of the microsporangium:
 Dspk – cell division of sporogenic tissue; JT – tapetum nuclei in the center of cells]

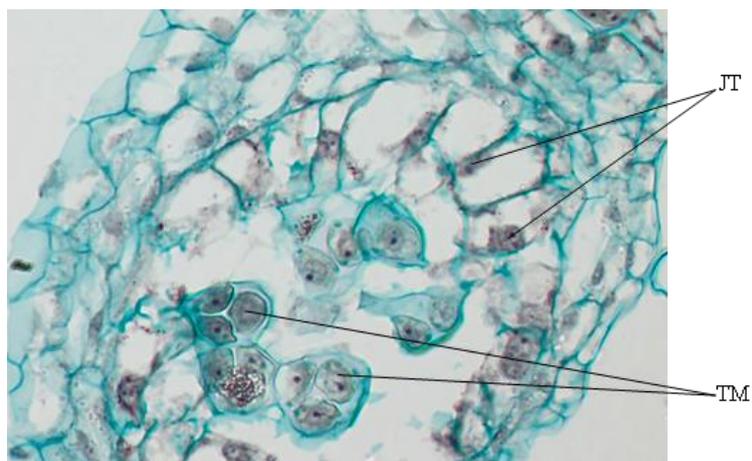


Рис. 6. Фрагмент микроспорангия на стадии тетрады микроспор:
 JT – ядра тапетума; TM – тетрады микроспор
 [Fragment of microsporangium at the stage of microspore tetrad:
 JT – tapetum nuclei; TM – tetrads of microspores]

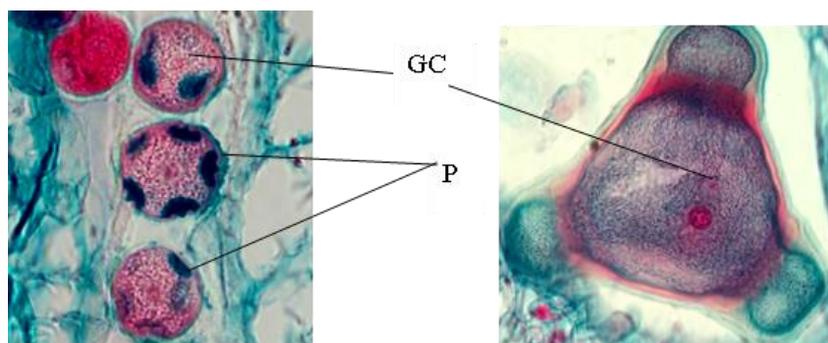


Рис. 7. Пыльцевые зерна *C. alliariifolia* на разных стадиях развития:

GC – генеративные клетки, P – поры

[Pollen grains of *C. alliariifolia* at different stages of development:

GC – generative cells, P – pores]

Гинецей представлен множеством семязачатков. Семязачаток анатропный, унитегмальный, медиону-целлятный, с коротким фуникулусом. В субэпидермальном слое примордия дифференцируется археспориальная клетка, которая делится с образованием парietальной и спорогенной клеток (рис. 8).

Спорогенная клетка трансформируется в мегаспороцит. В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор, халазальная из которых развивается в зародышевый мешок.

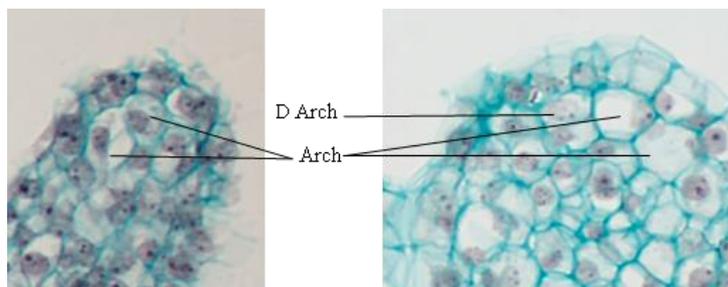


Рис. 8. Археспориальные клетки в субэпидермальном слое примордия:

Arch – археспориальные клетки; D Arch – деление археспория

[Archesporial cells in the subepidermal layer of the primordium:

D Arch – division of archesporium]]

Зародышевый мешок удлинённый, микропиле длинное, узкое, прямое. Развивается интегументальный тапетум, представленный таблитчатыми клетками с ядрами и ядрышками, охватывающий примерно $\frac{3}{4}$ зародышевого мешка и доходящий до уровня апекса яйцеклетки. У основания зародышевого мешка формируются постамент и подиум (рис. 9).

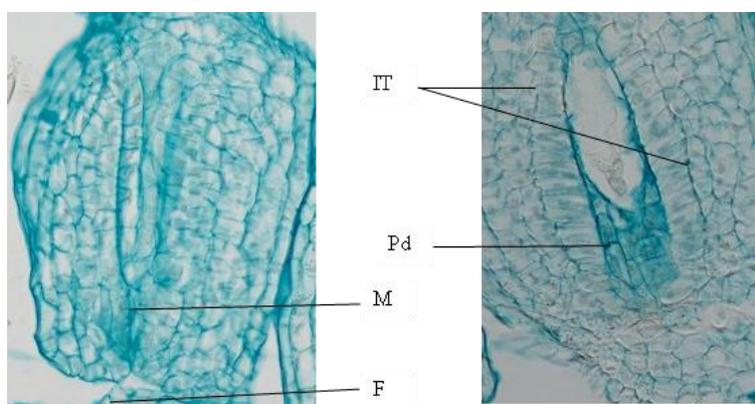


Рис. 9. Фрагменты семязачатков *C. alliariifolia*:

Pd – подиум, M – микропиле, F – фуникулус, IT – интегументальный тапетум

[Fragments of ovules of *C. alliariifolia*:

Pd – podium, M – micropyle, F – funiculus, – integumental tapetum]]

Следует отметить, что изучаемому виду свойственна протандрия, и когда в микроспорангии в пыльцевых зернах наблюдается дифференцирующий митоз, в семязачатке проходит мейоз и формируется тетрада мегаспор.

Плоды у *C. alliariifolia* – поникающие коробочки, вскрывающиеся у основания. По классификации М.Г. Николаевой [1982], форму покоя у *C. alliariifolia* можно определить как органический покой семян, при котором их прорастание задерживается из-за свойств тех или иных частей семени, в данном случае вследствие недоразвития зародыша.

Заключение

Таким образом, по основным эмбриологическим чертам *C. alliariifolia* близок к другим видам семейства Campanulaceae [Жинкина, 1995; Коробова, Жинкина, 1995; Мирошниченко, 2019] и характеризуется следующими признаками: тип формирования стенки микроспорангия центробежный, сформированная стенка состоит из эпидермиса, эндотеция, одного, изредка двух средних слоев и секреторного тапетума. Тетрады микроспор образуются по симультанному типу. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-поровые, 4-поровые, изредка даже 5-поровые. Гинецей представлен множеством анатропных, унитегмальных, медионуцеллярных, фуникулярных семязачатков. Развивается интегументальный тапетум. Зародышевый мешок удлинённый, микропиле длинное, узкое, прямое. У основания зародышевого мешка формируются постамент и подиум. Данный вид отличается длительным периодом цветения. Большая часть мужских и женских генеративных элементов у него формируются с незначительным числом аномалий, что позволяет предположить возможность нормального возобновления вида.

Список источников

1. Жинкина Н.А., Воронова О.Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, № 6. С. 168–171. EDN: FMSKUE
2. Жинкина Н.А., Евдокимова Е.Е. Развитие мужских репродуктивных структур *Campanula alliariifolia* (Campanulaceae) // Ботанический журнал. 2023. Т. 108, № 11. С. 992–1000. DOI: 10.31857/S000681362311008X. EDN: APOETT
3. Коробова С.Н., Жинкина Н.А. Семейство Campanulaceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1987. Т. 4. С. 300–308.
4. Николаева М.Г. Покой семян // Физиология семян. М., 1982. С. 125–183.
5. Мирошниченко Н.Н. Репродуктивная биология и особенности размножения некоторых представителей рода *Campanula* L. в Крыму: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 2019. 23 с.
6. Мирошниченко Н.Н., Шевченко С.В. Особенности естественного возобновления некоторых видов рода *Campanula* L. (Campanulaceae) // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2014. Вып. 113. С. 66–71. EDN: UBQXFT
7. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1988. 271 с.
8. Ромейс Б. Микроскопическая техника. М., 1953. 718 с.
9. Шевченко С.В., Мирошниченко Н.Н. Антэкологические аспекты репродуктивного процесса некоторых видов рода *Campanula* L. // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2013. Вып. 109. С. 69–79. EDN: UDJSIB
10. Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 1986. Вып. 66. С. 99–101. EDN: ZCZCJB
11. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 1992. Т. 113. С. 52–61. EDN: ZCWQKT
12. The World Flora Online. (дата обращения: 3.10.2024)

References

1. Zhinkina N.A., Voronova O.N. [To the staining technique embryological preparations]. *Botaničeskij žurnal*. V. 86, No. 6 (2000): pp. 168-171. (In Russ.).
2. Zhinkina N.A., Evdokimova E.E. [Development of male reproductive structures of *Campanula alliariifolia* (Campanulaceae)]. *Botaničeskij žurnal*. V. 108, No. 11 (2023): pp. 992-1000. (In Russ.).
3. Korobova S.N., Zhinkina N.A. [Family Campanulaceae]. *Sravnitel'naja èmbriologija cvetkovykh rastenij* [Comparative embryology of flowering plants]. Leningrad, Nauka Publ., 1987, V. 4, pp. 300-308. (In Russ.).
4. Nikolaeva M.G. [Seed dormancy]. *Fiziologija semjan* [Seed Physiology]. Moscow, 1982, pp. 125-183. (In Russ.).

5. Miroschnichenko N.N. *Reproduktivnaja biologija I osobennosti razmnoženija nekotorych predstavitelej roda Campanula v Krymu. Fvtoref. diss. kand. boil. nauk* [Reproductive biology and reproduction characteristics of some representatives of the genus Campanula L. in Crimea. Author's abstract. PhD diss.], Jalta, 2019. 23 p. (In Russ.).

6. Miroschnichenko N.N., Shevchenko S.V. [Features of natural regeneration some species of the genus Campanula L. (Campanulaceae)]. *Bjuleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botaničeskogo sada*. Iss. 113 (2014): pp. 66-71. (In Russ.).

7. Pausheva Z.P. *Praktikum po citologii rastenij* [Workshop on plant cytology]. Moscow, 1990. 283 p. (In Russ.).

8. Romeis B. *Mikrioskopičeskaja tehnika* [Microscopic technique]. Moscow, 1953. 718 p. (In Russ.).

9. Shevchenko S.V., Miroschnichenko N.N. [Antecological aspects of the reproductive process of some species of the genus Campanula L.]. *Bjuleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botaničeskogo sada*. Iss. 109 (2013): pp. 69-79. (In Russ.).

10. Shevchenko S.V., Ruguzov I.A., Efremova L.M. [The technique of coloring permanent preparations with methyl green and pyronine]. *Bjuleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botaničeskogo sada*. Iss. 66 (1986): pp. 99-101. (In Russ.).

11. Shevchenko S.V., Chebotar A.A. [Features of the European olive (*Olea europaea*) embryology]. *Sbornik naučnyh trudov Nikitskogo botaničeskogo sada*. V. 113 (1992): pp. 52-61. (In Russ.).

12. The World Flora Online (accessed 03.10.2024).

Статья поступила в редакцию 09.10.2024; одобрена после рецензирования 19.11.2024; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 09.10.2024; approved after reviewing 19.11.2024; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторах

С. В. Шевченко – д-р биол. наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории биохимии, физиологии и репродуктивной биологии растений;

Т. Н. Кузьмина – канд. биол. наук, старший научный сотрудник сектора структурной ботаники и репродуктивной биологии растений.

Information about the authors

S. V. Shevchenko – doctor of biology, professor, Chief Researcher laboratory of plants Biochemistry, Physiology and Reproductive Biology;

T. N. Kuzmina – candidate of biological sciences, senior research fellow of sector of structural botany and plant reproductive biology.

Вклад авторов:

Шевченко С. В. – научное руководство; анализ постоянных препаратов; написание исходного текста рукописи; итоговые выводы.

Кузьмина Т. Н. – приготовление и анализ постоянных препаратов; написание исходного текста рукописи; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Shevchenko S. V. – scientific supervision; analysis of constant preparations; writing the original text of the manuscript; final conclusions.

Kuzmina T. N. – preparation and analysis of permanent preparations; writing the original text of the manuscript; final conclusions.