

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

ЗОЛАЛА Хенгамех Абдоллах

**ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ СПОРОДЕРМЫ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА КОЛОКОЛЬЧИКОВЫЕ
(CAMPANULACEAE JUSS.)**

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук
Специальность 03.02.01 - ботаника

Москва

2010

Работа выполнена на кафедре высших растений биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель: кандидат биологических наук Е.Э.Северова

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, зав. кафедрой
ботаники РГПУ, профессор И.И.Шамров
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ПИН
РАН М.В.Теклёва

Ведущая организация: Московский Педагогический Государственный
университет

Защита диссертации состоится **8 октября 2010 г.** в **15³⁰** (аудитория М-1)
на заседании Диссертационного совета Д 501.001.46 в Московском
государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119992,
г.Москва, Ленинские Горы, МГУ, биологический факультет

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического
факультета МГУ

Автореферат разослан 7 сентября 2010 г.

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенные печатью) просим
отправлять по адресу: Россия, 119992, г.Москва, Ленинские Горы, МГУ,
биологический факультет, кафедра физиологии растений, диссертационный
совет Д 501.001.46

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

М.А.Гусаковская

Общая характеристика работы

Актуальность исследования. Семейство колокольчиковые (*Campanulaceae*) насчитывает более 80 родов и примерно 2300 видов, произрастающих в основном во внетропических областях Старого и Нового Света. В последние годы система этой группы претерпела существенные изменения в свете современных молекулярно-филогенетических исследований. Сопоставление традиционных систем, построенных на морфологических признаках, и новейших молекулярно-филогенетических данных – одна из наиболее актуальных проблем современной ботаники. Среди морфологических признаков все большее значение приобретают признаки морфологии пыльцевых зерен и тонкого строения спородермы как одни из наиболее стабильных и информативных, характеризующих таксоны надвидового ранга. С палиноморфологической точки зрения семейство колокольчиковых исследовано очень фрагментарно. Остается слабо изученной ультраструктура спородермы колокольчиковых, отсутствуют исследования развития оболочки пыльцевых зерен, никогда не проводилось сопоставление палиноморфологических особенностей семейства с близкородственными группами, в первую очередь, с крупным семейством *Asteraceae*, палинология которого подробно и всесторонне изучена (Мейер-Меликян и др., 2004).

Целью настоящего исследования было изучение палиноморфологии, тонкого строения и развития спородермы представителей семейства колокольчиковых в мировом объеме для уточнения вопросов систематики и сопоставления палиноморфологических особенностей семейства с близкородственными таксонами. В связи с этим были поставлены следующие **задачи:**

1. Изучить палиноморфологию представителей семейства *Campanulaceae* s.l., выделить и описать основные палиноморфологические типы и составить ключ для определения пыльцевых зерен колокольчиковых.

2. Описать ультраструктуру спородермы зрелых пыльцевых зерен представителей семейства *Campanulaceae* s.l, сопоставить её с выделенными палиноморфологическими типами.
3. Изучить развитие спородермы пыльцевых зерен, относящихся к разным палиноморфологическим типам.
4. Сопоставить строение и развитие спородермы представителей семейств *Campanulaceae* и *Asteraceae*.

Научная новизна и практическая значимость работы: В ходе работы исследованы пыльцевые зерна 89 видов колокольчиковых, составлены их полные палиноморфологические описания, для 69 видов палиноморфология описана впервые. В составе семейства выделены 11 палиноморфологических типов, впервые составлен ключ для определения пыльцевых зерен колокольчиковых. Для 37 видов изучено тонкое строение спородермы, для 24 из них – впервые. Впервые изучено развитие спородермы 4 видов колокольчиковых, представляющих различные апертурные типы. Впервые проведен сравнительный анализ палиноморфологических признаков представителей семейств *Campanulaceae* и *Asteraceae*.

Полученные результаты помогут по-новому взглянуть как на систему самого семейства колокольчиковые, так и на его положение в порядке *Asterales* и филогенетические связи с близкородственными группами. Результаты работы могут быть использованы в практике спорово-пыльцевого анализа при изучении современного пыльцевого дождя, четвертичных отложений, аэропалинологических спектров, в целях судебной криминалистики, при исследовании продуктов пчеловодства.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 2007), XXI Всероссийской палинологической конференции (Санкт-Петербург, 2008), XII съезде РБО «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века (Петрозаводск, 2009), Международной конференции по морфологии

растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2009), Международной конференции по филогении, посвященной 250-летию Ф.И. Гофмана (Москва, 2010). По материалам диссертации опубликовано 8 печатных работ, из них 2 – в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Основное содержание работы изложено на 125 страницах машинописного текста, включая 37 цифровых таблиц, и проиллюстрировано 174 таблицами микрофотографий и электронных микрографий. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы, приложения, включающего 210 таблиц и алфавитного указателя изученных видов. В работе цитируется 50 работ на русском и 123 на иностранных языках.

Благодарности

Автор выражает благодарность коллективу Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ за помощь в работе на сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах, Светлане Вячеславовне Полевой за большую помощь на всех этапах работы, а также всему коллективу кафедры высших растений Биологического факультета МГУ.

Глава 1. Обзор литературы

В главе подробно рассматривается система семейства *Campanulaceae*, его положение в порядке *Asterales* и взаимосвязи с близкородственными группами. Особое внимание уделяется палиноморфологическим признакам, проанализированы особенности морфологии пыльцевых зерен по данным световой и электронной микроскопии. Дан обзор современной литературы, посвященной эмбриологии, развитию стенки пыльника, микроспорогенезу и развитию спородермы покрытосеменных растений.

Глава 2. Материалы и методы.

В данной работе мы придерживались системы, принятой в сводке под редакцией Кубицкого (Lammers T.G, 2007) и рассматривали семейство *Campanulaceae* в широком смысле, включая 5 подсемейств: *Campanuloideae*

(изучены виды родов *Campanula*, *Adenophora*, *Asyneuma*, *Jasione*, *Phyteuma*, *Symphyandra*, *Michauxia*, *Mindium*, *Zeugandra*, *Campanumoea*, *Codonopsis*, *Platycodon*, *Cephalostigma*, *Cyananthus*, *Cyclocodon*, *Cylindrocarpa*, *Edraianthus*, *Legousia*, *Lightfootia*, *Ostrowskia*, *Petromarula*, *Roella*, *Prismatocarpus*, *Sachokiella*, *Sergia*, *Symphocampylus*, *Specularia*, *Trachelium*, *Wahlenbergia*), *Lobelioideae* (*Lobelia*, *Isotoma*, *Pratia*, *Symphocampylus*), *Cyphioideae* (*Cyphia*), *Nemacladoideae* (*Nemacladus*). Палиноморфология подсемейства *Cyphocarpoideae* проанализирована по данным литературы. В работе использована терминология Н.Р.Мейер-Меликян и др., (1999).

Исследования были проведены на основании изучения гербарного и живого материала. Основная часть сухого материала хранится в палинотеке кафедры высших растений биологического факультета МГУ, в гербарии МГУ им. П.И. Сырейщикова и в гербарии ГБС РАН. Образцы 16 видов получены из гербария БИН РАН, 17 образцов – из гербария университета Керманшах (Иран). Этикетки всех исследованных образцов приведены в приложении. Были изучены пыльцевые зерна 89 видов, относящихся к 35 родам семейства *Campanulaceae* s.l. Пыльцевые зерна 9 видов исследованы из нескольких популяций. Всего изучено 98 образцов. У 37 видов исследовано ультратонкое строение спородермы. Для изучения развития спородермы четыре вида колокольчиковых (*Campanula rapunculoides*, *Campanula cordifolia*, *Pratia begonifolia* и *Platycodon grandiflorum*) были собраны в Ботаническом саду Московского университета. Изучение морфологии пыльцевых зерен проводили с помощью световой и электронной (сканирующей и трансмиссионной) микроскопии. Изучение и измерение пыльцевых зерен, обработанных ацетолизным методом, проводили с использованием светового микроскопа МИКМЕД-1 на постоянных препаратах в глицерин-желатине при увеличениях x600 и x1000. Подготовку материала для исследований с помощью сканирующего электронного микроскопа проводили по общепринятой методике (Гапочка, Чамара, 1988). Из гербарного материала отбирали пыльцу и без специальной обработки наклеивали на покрытые лаком металлические

столики. Столики с образцами напыляли золотом или смесью платины и палладия, изучали и фотографировали с помощью микроскопов JSM и Camscan.

Подготовку материала для исследований с помощью трансмиссионного электронного микроскопа проводили по методике Уикли (1975) с изменениями по Н.Р. Мейер (1977) и С.М. Маассуми (2005). Для изучения развития спородермы материал отбирали под контролем светового микроскопа. Бутоны помещали в 2,5% раствор глутарового альдегида на 0,15М фосфатном буфере (РН 7,3) с добавлением сахарозы (15мг/мл) на 2 часа при комнатной температуре с последующей постфиксацией в 1% растворе OsO₄ в течение суток на холоде. Затем через серию спиртов материал доводили до 70% спирта, после чего контрастировали насыщенным раствором уранилацетата в 70% спирте на холоде (12 часов при +4С). Далее материал обезвоживали. Обезвоженные бутоны заключали в смесь эпонов, составленную по стандартной методике (Уикли, 1975). Материал в смеси эпонов выдерживали при комнатной температуре 24 часа и помещали в термостат на двое суток при температуре +60°С. Для успешной ориентации ультратонких срезов на пирамитоме изготавливали полутонкие срезы (5-7 мкм), которые, не окрашивая дополнительно, изучали при помощи светового микроскопа МБИ-3. На ультратоме ЛКВ получали ультратонкие срезы, которые контрастировали свинцом по Рейнольдсу (Гайер, 1978). Срезы изучали и фотографировали на трансмиссионных электронных микроскопах JEM-100-B и JEM-1011.

Для исследования спородермы зрелых пыльцевых зерен пыльцевые зерна из гербарного материала размачивали в дистиллированной воде и фиксировали осмиевым фиксатором, далее материал проводили по методике, изложенной выше.

Глава 3. Результаты работы.

3.1. Морфологические описания видов.

В разделе приведены полные описания пыльцевых зерен исследованных видов, проиллюстрированные фототаблицами.

Морфологические описания приведены в алфавитном порядке латинских названий родов и видов. Для видов, выделенных подчеркиванием, даны описания тонкого строения зрелой спородермы по результатам ТЭМ.

3.1.1. Поровые пыльцевые зерна: 1. *Adenophora bulleyana* Diels., 2. *A. divaricata* Franch. & Sav. Det., 3. *A. lilifolia* Ledeb., 4. *A. remotiflora* (Sieb. & Zucc.) Mique, 5. *A. stenanthina* (Ledeb.) Kitag., 6. *A. sublata* Kom., 7. *Asyneuma amplexicaule* Hand.-Mazz. Det., 8. *A. argutum* Bornm., 9. *A. campanuloides* Bornm., 10. *A. cichoriforme* Bornm. Det., 11. *A. pulchellum* Bornm. 12. *Campanula acutiloba* Vatke., 13. *C. alliariaefolia* Willd., 14. *C. altaica* Ledeb., 15. *C. americana* L., 16. *C. argunensis* Rupr., 17. *C. biebersteiniana* Roem & Schult., 18. *C. bononiensis* L., 19. *C. candida* DC., 20. *C. cervicaria* L., 21. *C. cordifolia* C. Koch., 22. *C. erinus* L., 23. *C. expansa* I. Rudolph., 24. *C. gieseckiana* Vest ex Roem & Schult., 25. *C. glomerata* L., 26. *C. kemulariae* Fomin., 27. *C. lactiflora* M. Bieb., 28. *C. oblongifolia* (K. Koch) Kharadze., 29. *C. ossetica* Bieb., 30. *C. persicifolia* L., 31. *C. punctata* Lam., 32. *C. rapunculoides* L., 33. *C. rotundifolia* L., 34. *C. sclerotricha* Boiss., 35. *C. sirigosa* Banks., 36. *C. trachelium* L., 37. *Cephalostigma fluminale* J.M. Black., 38. *Cryptocodon monocephalus* (Trautv.) Fedorov, 39. *Cyclocodon lancifolius* (Roxb.) Kurz., 40. *Cylindrocarpa sewerzowi* Regel., 41. *Edraianthus graminifolius* (L.) A. DC., 42. *Jasione montana* L., 43. *J. supina* Sieber ex Spreng., 44. *Legousia falcata* Fritsch., 45. *L. perfoliata* Britton, 46. *L. speculum* Fisch. ex A. DC., 47. *Lightfootia tenella* A. DC., 48. *Michauxia campanuloides* L. Lher. ex. Ait., 49. *Mindium laevigatum* (Vent.) Rech. f. et Schiman-Czeika., 50. *Petromarula pinnata* A. DC., 51. *Phyteuma canescens* Waldst. et Kit., 52. *Ph. spicatum* L., 53. *Poella spicata* L., 54. *Prismatocarpus diffusua* A. DC. 55. *P. pentagonicus* A. DC., 56. *Sachokiella macrochlamys* (Boiss. et Huet) Kolak., 57. *Sergia regelii* (Trautv.), 58. *S. sewerzowii* (Regel) Fedorov, 59. *Specularia pentagonia* A. DC., 60. *Symphyandra armena* A. DC., 61. *S. lezgina* Alex., 62. *S. pendula* DC., 63. *Trachelium caeruleum* L., 64. *T. tubulosum* Boiss., 65. *Wahlenbergia gracilentata* Lothian, 66. *W. hederacea* Rchb., 67. *W. marginata* (Thunb.) A. DC., 68. *Zeugandra iranica* P. H. Davis., 69. *Ostrowskia magnifica* Regel

3.1.2. Бороздные и бороздно-оровые пыльцевые зерна: 70.*Campanuloea parviflora* Benth & Hook. f., 71.*Codonopsis clematidea* (Schrenk) C.B.Clarke, 72.*C.ussuriensis* (Rupr. et Maxim.) Hemsl., 73.*C.lanceolata* Benth., 74.*Cyananthus longiflorus* Franch., 75.*C. lobatus* Wall, 76.*Cyphia dentata* E.Wimm., 77.*Isotoma longiflora* (L.) C.Presl, 78.*Lobelia cardinalis* L. , 79.*L. dortmona* L. , 80.*L. inflata* L., 81.*L. kalmii* L., 82.*Lobelia radicans* Thunb., 83.*L. sessilifolia* Lamb., 84.*L. spicata* Lam., 85.*Nemacladus glanduliferus* Jeps., 86.*N.rubescens* Greene., 87.*Platycodon grandiflorum* A.DC., 88.*Pratia bigonifolia* Lindl., 89.*Simplocampylus acuminatus* E.Wimmer.

3.2. Развитие спородермы *Campanula rapunculoides* L., *C. cordifolia* Vuk., *Pratia begonifolia* Lindl., *Platycodon grandiflorum* A.DC.

Процесс формирования спородермы принято подразделять на два периода. *Тетрадный период* начинается с мейоза (формирования тетрады микроспор) и заканчивается растворением каллозной оболочки. Тетрадный период может быть подразделен на три стадии. *Посттетрадный* или *свободноспорный период* начинается после растворения каллозы и распада тетрады микроспор и заканчивается формированием зрелого пыльцевого зерна, готового к прорастанию и оплодотворению. Посттетрадный период может быть подразделен на три стадии.

В разделах 3.2.1, 3.2.2, 3.2.3 и 3.2.4. приведены подробные описания развития оболочек пыльцевых зерен, характеризующихся разными апертурными типами - *Campanula rapunculoides* (4-поровые), *Campanula cordifolia* (3-поровые), *Platycodon grandiflorum* (5(6)-бороздные) и *Pratia begonifolia* (3 бороздно-оровые). Все описания проиллюстрированы микрографиями.

Глава 4. Обсуждение результатов.

4.1. Морфология пыльцевых зерен колокольчиковых

Апертурный тип. Пыльцевые зерна 3-многопоровые, 6-10 бороздные (редко – 3-бороздные) или 3-бороздно-оровые. Большинство видов (78 %) обладают поровыми пыльцевыми зёрнами, 22 % – бороздными. Количество

пор варьирует от 3 до 12, чаще всего пор 3, 3-4 или 4-5 пор, расположенных экваториально. Исключение составляет вид *Campanula americana* с 8-12 поровыми пантопоратными пыльцевыми зернами. Поры округлые, с ободком и четким ровным краем. Поровые пыльцевые зерна характерны только для типовой трибы *Campanuleae* подсемейства *Campanuloideae*.

Бороздные пыльцевые зерна характерны для подсемейства *Campanuloideae* (кроме трибы *Campanuleae*) и подсемейства *Nemacladoideae*. Борозды экваториальные, в числе от 3 до 10, с неровными краями и зернистой, иногда шиповатой мембраной.

Бороздно-оровые пыльцевые зерна характерны для подсемейств *Lobelioideae*, *Cyphioideae*, *Cyphocarpoideae*. Апертур всегда 3, края сложных борозд ровные, мембрана гранулярная или гладкая, оры часто слабо различимы.

Форма. Форма пыльцевых зерен колокольчиковых варьирует от сплюснуто-сфероидальной до широкоэллипсоидальной. Поровые пыльцевые зерна имеют сфероидальную или близкую к ней форму, бороздные пыльцевые зерна, как правило, сплюснуто-сфероидальные, бороздно-оровые – эллипсоидальные.

Размеры. Размеры 95% исследованных пыльцевых зерен могут быть определены как средние, 5% - крупные. Длина полярной оси и экваториального диаметра варьируют от 17 мкм до 70 мкм. Наиболее разнообразны поровые пыльцевые зерна, охватывающие весь диапазон изменчивости размеров, характерный для семейства в целом. Среди поровых пыльцевых зерен не удастся выделить размерные группы. Практически в тех же пределах варьируют линейные размеры поровых пыльцевых зерен разных видов рода *Campanula*. Бороздные пыльцевые зерна в среднем крупнее поровых и могут быть разделены на три размерные группы: мелкие (25-35 мкм), средние (40-50 мкм) и крупные (больше 55 мкм). Бороздно-оровые пыльцевые зерна в среднем мельче, чем поровые и бороздные пыльцевые зерна. По размерам бороздно-оровые пыльцевые зерна могут быть разделены

на две группы - мелкие (25-33 мкм) и средние (36-50 мкм). Выделенные размерные группы среди бороздных и бороздно-оровых пыльцевых зерен не совпадают с принятой в настоящее время системой семейства колокольчиковые. Изменчивость линейных размеров пыльцевых зерен из одного образца невелика и составляет 3-5 мкм. Для родов, у которых удалось изучить большое количество видов (*Adenophora*, *Campanula*, *Lobelia*), разница в линейных размерах пыльцевых зерен доходит до 20-22 мкм, что связано, вероятно, с разной плоидностью видов. Так, диаметр пыльцевых зерен видов рода *Adenophora* (изучено 6 видов) варьирует от 30 мкм до 52 мкм. Для этого рода известны числа хромосом $2n=34, 36, 68, 72, 102$. У *Campanula* (изучено 25 видов) диаметр пыльцевых зерен варьирует от 23 мкм до 44 мкм. Для этого рода известны хромосомные числа $2n=14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 28, 30, 32, 34, 36, 40, 46, 48, 50, 52, 54, 56, 58, 68, 70, 72, 80, 84, 90, 102$. В роде *Lobelia* (изучено 7 видов) длина полярной оси варьирует от 24 мкм до 44 мкм. Ряд хромосомных чисел, известных для лобелии, составляет $2n=12, 14, 18, 24, 26, 28, 38, 42, 70, 140$.

Скульптура поверхности спородермы (СЭМ) обычно шиповатая, иногда струйчатая, сетчатая или гладкая. Шиповатая ультраскульптура характерна для 88% изученных видов, 12% видов лишены надпокровных шипов. Прослеживается четкая взаимосвязь между размерами надпокровных образований и их числом на поверхности пыльцевого зерна: чем крупнее надпокровные шипы, тем их меньше. Все шипы колокольчиковых гомогенные, без каких-либо внутренних полостей. Шиповатая поверхность характерна для поровых и бороздных пыльцевых зерен и не встречается у бороздно-оровых пыльцевых зерен. Скульптура поверхности бороздно-оровых пыльцевых зерен варьирует от струйчатой до сетчатой с полным спектром переходных форм. Для *Cyrphia* характерна гладкая поверхность с редкими перфорациями.

Структура спородермы. (ТЭМ) Спородерма у всех представителей колокольчиковых состоит из трехслойной эктэктины, эндэктины и интины.

Подстилающий слой есть у всех изученных видов, он толще эндэксины и у большинства видов имеет ровную поверхность. У представителей подсемейства *Lobelioideae* подстилающий слой прерывистый или имеет неровную поверхность, что особенно отчетливо заметно в области апертур. Высота столбикового слоя у разных видов варьирует. У поровых пыльцевых зерен между столбиковым слоем и покровом заметен тонкий сетчатый промежуточный слой, что не характерно для бороздных и бороздно-оровых пыльцевых зерен. Полленкит у поровых пыльцевых зерен обычно хорошо развит и часто заметен на поверхности пыльцевого зерна. У бороздных и бороздно-оровых пыльцевых зерен полленкит, как правило, локализован внутри эктэксины. Эндэксина у поровых пыльцевых зерен всегда ламеллятная в межапертурных участках и рыхлоламеллятная в области апертур, у бороздных и бороздно-оровых пыльцевых зерен – гомогенная в межапертурных участках и рыхлоламеллятная в области апертур. Граница между эндэксиной и эктэксиной не всегда отчетливо различима. Отсутствие четкой границы не связано с апертурным типом. У поровых пыльцевых зерен интина тонкая, реже толстая, состоит из одного (редко), двух или трех слоев, гомогенная, гранулярная, иногда с включениями. У бороздных и бороздно-оровых пыльцевых зерен интина толстая, всегда гранулярная, слоистая, состоит из двух или трех слоев, за исключением тонкой интины у *Pratia bigonifolia*.

4.2. Палиноморфологическая характеристика родов колокольчиковых

В главе 4.2. приведены морфологические описания пыльцевых зерен 35 родов колокольчиковых. Морфометрические таблицы для каждого рода представлены в Приложении.

4.3. Палиноморфологические типы в семействе колокольчиковые.

Дихотомический ключ для определения палинотипов.

На основании палиноморфологических признаков выделены 11 типов пыльцевых зерен. В главе 4.3. приведены морфологические описания

палинотипов, основные отличительные особенности которых суммированы в виде дихотомического ключа.

- | | | |
|------------------------------|--|---|
| 1. | Пыльцевые зерна – поровые | 2 |
| - | Пыльцевые зерна – бороздные | 7 |
| 2. | Пыльцевые зерна зонально-поровые | 3 |
| - | Пыльцевые зерна глобально-поровые | палинотип 11. |
| Campanula americana | | |
| 3. | Пор 3 | палинотип 1. Campanula cordifolia |
| - | Пор больше 3 | 4 |
| 4. | Пор 4, редко 3 | 5 |
| - | Пор, как правило, больше 4 | 6 |
| 5. | Пыльцевые зерна с многочисленными шипиками | палинотип 2. |
| Campanula bononiensis | | |
| - | Пыльцевые зерна с немногочисленными шипами | палинотип 3. |
| Mindium | | |
| 6. | Пор 4-5 | палинотип 4. Campanula rapunculoides |
| - | Пор 5-12 | палинотип 5. Campanula sirigosa |
| 7. | Пыльцевые зерна бороздные | 8 |
| - | Пыльцевые зерна бороздно-оровые | палинотип 6. Lobelia |
| 8. | Борозд 3 | 9 |
| - | Борозд больше 3 | 10 |
| 9. | Скульптура шиповатая | палинотип 7. Campanulomoea |
| - | Скульптура бородавчатая | палинотип 8. Ostrowskia |
| 10. | Борозд 5-6 | палинотип 9. Platycodon |
| - | Борозд 8-10 | палинотип 10. Codonopsis |

4.4. Ультраструктура спородермы колокольчиковых.

На основании изучения ультратонкой структуры спородермы 37 видов колокольчиковых выделены 4 типа ультраструктуры, различия между которыми представлены на рисунке 1.

1 тип Campanula 1 – нет четкой границы между экт- и эндэкзиной, есть узкий промежуточный слой между покровом и столбиками.

2 тип Campanula 2 – есть четкая граница между экт- и эндэкзиной, есть узкий промежуточный слой между покровом и столбиками. Толщина покрова и высота столбиков меньше, чем толщина подстилающего слоя. Эндэкзина тоньше, чем подстилающий слой.

Исключение составляет вид *Campanula americana*. Для спородермы этого вида характерно отсутствие четкой границы между экт- и эндэкзиной, отсутствие промежуточного слоя между покровом и столбиками, высокие столбики, в два раза превышающие толщину подстилающего слоя и покрова.

3 тип Platycodon – нет четкой границы между экт- и эндэкзиной, нет промежуточного слоя между покровом и столбиками, эндэкзина толще подстилающего слоя, подстилающий слой тоньше столбикового слоя, толщина покрова примерно равна высоте столбиков.

4 тип Lobelia – есть четкая граница между экт- и эндэкзиной, нет промежуточного слоя между покровом и столбиками, толщина покрова меньше высоты столбиков, эндэкзина тоньше, чем подстилающий слой, подстилающий слой неравномерный по толщине, в области апертуры прерывистый. *Pratia bigonifolia* имеет сходное с *Lobelia* строение спородермы, но отличается толщиной покрова, превышающего высоту столбиков.

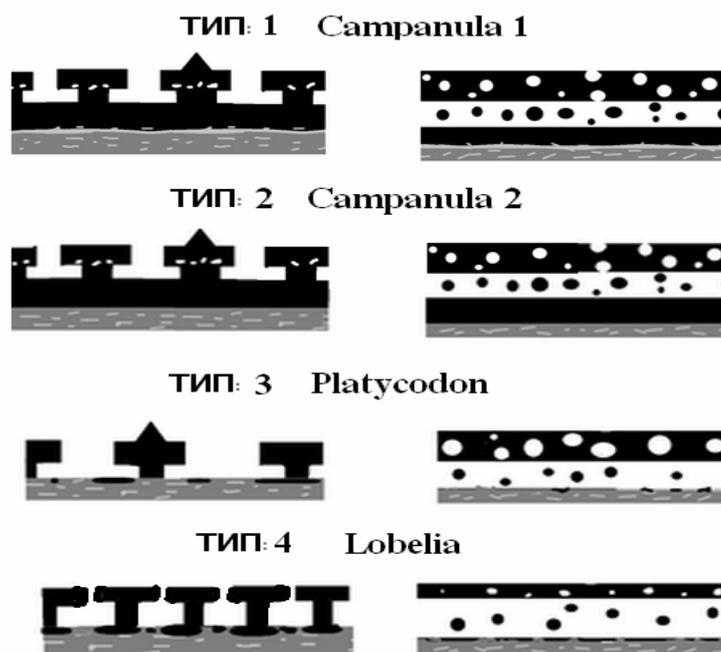


Рисунок 1. Схемы строения экзины четырех типов у представителей *Campanulaceae*. Черным обозначена эктэксина, серым – эндэксина. На схеме показан прямой (слева) и косой (справа) срезы.

Толщина слоев спородермы изменчива в очень широких пределах. Так, толщина столбикового слоя может варьировать от 0,50-0,63 мкм (*Campanula americana*) до 0,04-0,13 мкм (*Platycodon grandiflorum*), у большинства видов высота столбиков составляет 0,10-0,30 мкм. Общая толщина эктэксина варьирует от 0,5 мкм (*Lobelia cardinalis*) до 1,5 мкм (*Symphyandra lezgina*), толщина интины в межпертурных участках - от 0,08 мкм (*Campanula cordifolia* и *Symphyandra lezgina*) до 1,4 мкм (*Codonopsis clematidea*, *Phyteuma spicatum* и *Lobelia kalmii*). Значительные трудности в разграничении экт- и эндэксина у разных видов колокольчиковых не позволяют оценить толщину подстилающего слоя и эндэксина по отдельности. Толщина этого комбинированного слоя достигает наибольших значений у *Michauxia laevigata* (1,08-1,24 мкм). Остальные виды можно разделить на две неравные группы: *Campanula bononiensis*, *Campanula rapunculoides*, *Symphyandra lezgina* и *Platycodon grandiflorum* характеризуются толстым (0,6-1,0 мкм) слоем, остальные виды – относительно тонким (0,11–0,5 мкм).

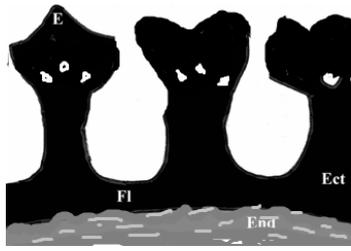
4.5. Палиноморфология колокольчиковых и астровых.

Наиболее крупным близким к колокольчиковым и хорошо изученным палинологически семейством являются астровые. В обоих семействах широко представлены 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна (Мейер-Меликян и др., 2004), однако разнообразие апертурных типов среди колокольчиковых выше. Для *Campanulaceae*, помимо бороздно-оровых, характерны поровые и бороздные пыльцевые зерна, в то время как для астровых характерны апертурные только одного типа. Среди колокольчиковых наиболее сходны с астровыми по типу апертур представители подсемейства *Lobelioideae*.

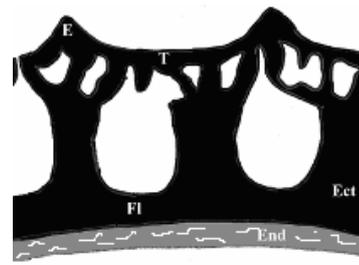
У большинства колокольчиковых скульптура поверхности спородермы шиповатая или бугорчатая, редко сетчатая. Поверхность между надпокровными элементами ямчатая, мелкобугорчатая, коротко-струйчатая. Шипы всегда гомогенные, без внутренних полостей. Для *Lobelioideae*, *Cyphioideae*, *Cyphocarpoideae* характерна струйчатая или сетчатая скульптура спородермы, надпокровные шипы всегда отсутствуют.

Скульптура поверхности астровых шиповатая или шипиковатая. Однако, в отличие от колокольчиковых, для шипов астровых характерна отчетливо выраженная внутренняя полость. Поверхность между шипами у астровых гладкая с перфорациями разных размеров, но никогда не струйчатая.

Среди сложноцветных отмечены два типа пыльцевых зерен – каватные, с крупными полостями во внеапертурных областях, и некаватные, для которых характерен сложный покров. Наибольшее сходство с некаватными пыльцевыми зернами астровых по ультраструктуре спородермы проявляют поровые пыльцевые зерна представителей трибы *Campanuleae* подсемейства *Campanuloideae*. Для них характерен довольно толстый покров и сетчатый промежуточный слой между столбиками и покровом, сходный со сложным покровом астровых (Рис. 2). Граница между экт- и эндэксиной у колокольчиковых часто плохо различима, у астровых эта граница, как правило, отчетливо заметна. Эндэксина астровых и колокольчиковых ламеллятная, причем структура эндэксины заметна не только в области апертур, но и во внеапертурных участках.



Экзина представителей трибы *Campanuleae*
подсемейства *Campanuloideae*



Экзина некаватных пыльцевых зерен
Asteraceae

Рисунок 2. Схема строения экзины у представителей семейств *Campanulaceae* и *Asteraceae*. E – шип, T – покров, Fl – подстилающий слой, Ect – эктэкзина, End – эндэкзина.

4.6. Особенности формирования спородермы колокольчиковых в сравнении с астровыми.

Развитие спородермы всех изученных видов проходит сходным образом, что дает возможность описать этот процесс в целом.

В **раннем тетрадном периоде** между каллозной оболочкой и плазмалеммой микроспор начинает формироваться электронно-прозрачный слой, в котором формируется матрикс примэкзины. Плазмалемма в это время выглядит волнистой, в нее постоянно встраиваются мелкие вакуоли. Элементы примэкзины на этой стадии имеют характерные видовые отличия. На **средней тетрадной стадии** продолжает развиваться примэкзина, увеличивается ее толщина и электронная плотность, в ней выявляются простолбики и пропокров. **Поздняя тетрадная стадия** характеризуется формированием апертур и заложением подстилающего слоя. Столбики и покров приобретают вид, характерный для зрелой эктэкзины. Апертура закладывается как большая полость, ограниченная элементами покрова. На **ранней посттетрадной стадии** после растворения каллозы происходит быстрая полимеризация спорополленина на элементах эктэкзины. Эктэкзина по толщине и электронной плотности соответствует эктэкзине зрелого пыльцевого зерна. У всех изученных видов к этому моменту формируется ламеллярная эндэкзина, расположенная конутри от подстилающего слоя. В центре каждой ламеллы отчетливо видна тонкая белая линия. Апертура

имеет линзовидную форму и заполнена электронно-прозрачным веществом с темными включениями (апертурная пробка). **Средняя посттетрадная стадия** характеризуется полным развитием элементов как эктэксины, так и эндэксины. Эндэкзина хорошо выражена и имеет ламеллярное строение. Апертурная пробка достигает своих максимальных размеров. В микроспоре начинает формироваться крупная вакуоль. **На поздней посттетрадной стадии** у всех изученных видов формируется интина. Все слои экзины приобретают черты зрелой структуры. Апертурная пробка начинает разрушаться, дно апертур сформировано интиной.

Онтогенез спородермы у двух исследованных видов рода *Campanula* сходен. Пыльцевые зерна с разными типами апертур (*Campanula*, *Platycodon* и *Pratia*) различаются по времени заложения отдельных структур и морфологии элементов эктэксины. Для *Pratia begonifolia* выявлена ярко выраженная дифференциация каллозы разного происхождения: премейотическая каллоза электронно-прозрачная (кл1, рис. 3), а постмейотическая (кл2, рис. 3) - более электронно-плотная. Разница в электронной плотности, возможно, отражает различия в химическом составе - предположительно, в составе постмейотической каллозы больше белков, которые интенсивно окрашиваются оксидом осмия. У *Campanula rapunculoides* снаружи на каллозе отмечен толстый слой электронно-плотных гранул. Элементы примэксины в раннем тетрадном периоде у разных видов отличаются по форме и окраске. У видов *Campanula* и *Platycodon* они представлены темными округлыми гранулами, у *Pratia begonifolia* примэкзина гомогенная, светлая. Апертуры разных типов закладываются на разных стадиях развития спородермы. Будущие борозды (*Platycodon* и *Pratia begonifolia*) проявляются уже на средней тетрадной стадии, поры (*Campanula*) становятся заметными только на поздней тетрадной стадии. Раннее заложение сложных борозд характерно и для астровых, у которых формирование апертур происходит в раннем тетрадном периоде. У *Asteraceae* в области апертур примэкзина не формируется, у

колокольчиковых в местах будущих апертур образуется не только примэкзина, но и элементы пропокрова.

По сравнению с астровыми, заложение шипов у колокольчиковых происходит сравнительно поздно: у *Campanula* надпокровные шипы закладываются на ранней посттетрадной стадии, у *Platycodon* – на средней посттетрадной стадии. Шипы астровых формируются на средней тетрадной стадии. Такая разница во времени формирования надпокровных элементов сказывается на их строении: шипы астровых формируются под защитой каллозы и всегда имеют внутреннюю полость, а у колокольчиковых шипы гомогенные и формируются из спорополленина, поступающего непосредственно из полости пыльника.

Эндэкзина у исследованных видов различна по толщине и электронной плотности. У *Campanula* граница эндэкзины и подстилающего слоя отчетливо заметна на протяжении всего онтогенеза. У *Pratia* эндэкзина в начале развития хорошо отличается по электронной плотности от подстилающего слоя, в процессе развития эти отличия нивелируются, но в зрелой структуре граница между этими слоями вновь становится четкой. У *Platycodon* граница эндэкзины и подстилающего слоя нечеткая как в процессе развития, так и в зрелой структуре.

Для изученных видов колокольчиковых характерно последовательное заложение подстилающего слоя и эндэкзины. У астровых эти слои могут формироваться как последовательно, так и одновременно. В некоторых случаях наличие эндэкзины у *Campanulaceae* выявляется только при изучении онтогенеза спородермы.

Заложение интины у *Pratia* происходит раньше, чем у остальных исследованных видов. По времени заложения интины *Pratia* сходна с астровыми, с которыми это род сближает также наличие сложных борозд, не характерных для других колокольчиковых (Золала и др., 2008).

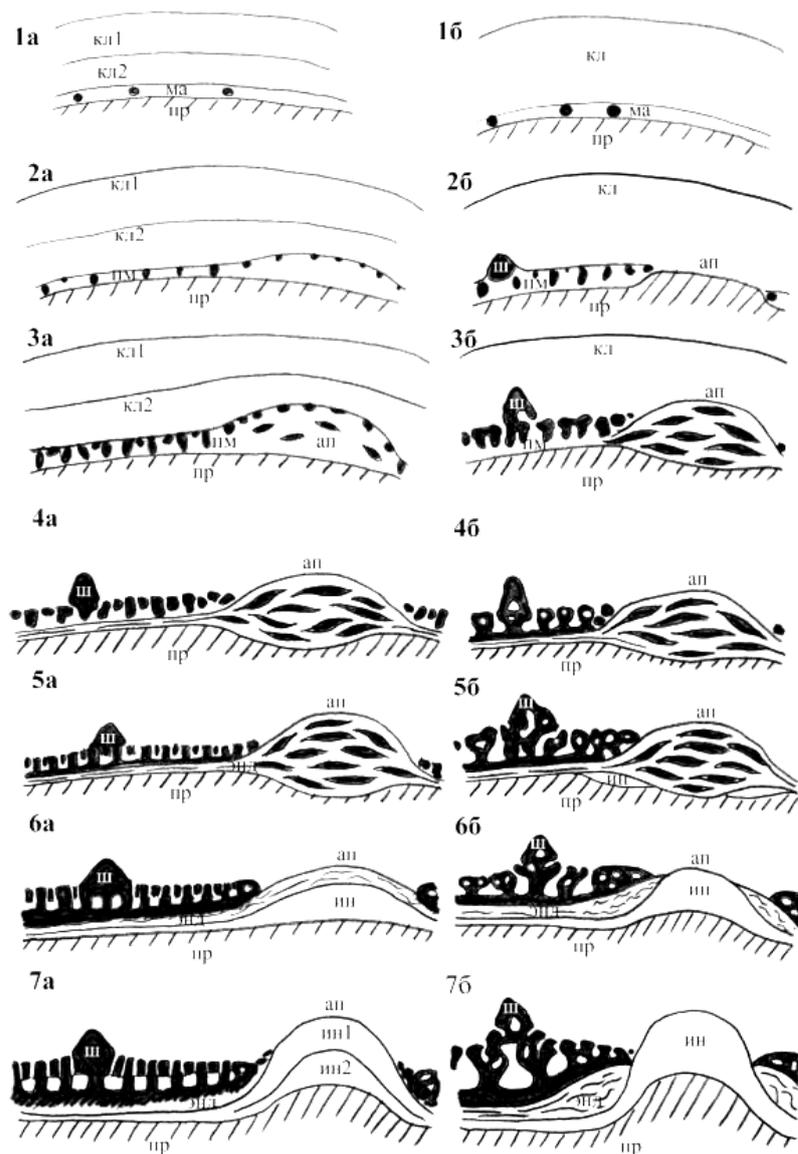


Рисунок 3. Формирования спородермы в семействах *Campanulaceae* (а) и *Asteraceae* (б). Схема.

1 – ранняя тетрадная стадия, 2 – средняя тетрадная стадия, 3 – поздняя тетрадная стадия, 4 – ранняя посттетрадная стадия, 5 – средняя посттетрадная стадия, 6 – поздняя посттетрадная стадия, 7 – зрелая спородерма.

Условные обозначения. Кл1, кл2 – каллоза (двухслойная), пр – протопласт микроспоры, ма – матрикс примэкзины, пм – примэкзина, ап – апертюра, ш – шип, энд – эндэкзина, ин1, ин2 – интина (двухслойная).

Сопоставляя развитие спородермы колокольчиковых и некаватных астровых, необходимо отметить сходство процессов развития спородермы на всех этапах. Наиболее сходны начальные и конечные посттетрадные стадии. Различия связаны в основном со временем заложения структур оболочки. У поровых колокольчиковых наблюдается более позднее заложение апертур (поздняя тетрадная стадия), чем у астровых (ранняя тетрадная стадия). У бороздных пыльцевых зерен заложение апертур происходит раньше, но и они заметно отстают по времени от астровых. У колокольчиковых наблюдается более позднее заложение шипов (посттетрадная стадия), плохо различима граница между экт- и эндэкзиной, поэтому в некоторых случаях формирование подстилающего слоя и эндэкзины невозможно разделить.

Однако, как и у астровых, в эндэкине колокольчиковых долго сохраняются ламеллятные структуры, как вокруг апертур, так и во внеапертурных участках. Сходства и различия в онтогенезе спородермы колокольчиковых и астровых суммированы на рисунке 3.

Выводы

1. В семействе *Campanulaceae* выявлены поровые, бороздные и бороздно-оровые пыльцевые зерна с шиповатой, реже бугорчатой, ямчатой, струйчатой или сетчатой поверхностью спородермы. На основании палиноморфологических признаков выделено 11 типов пыльцевых зерен и составлен ключ для их определения.
2. Поровые пыльцевые зерна характерны для типовой трибы *Campanuleae* подсемейства *Campanuloideae*. Поры преимущественно экваториальные, редко глобальные, число пор варьирует от 3-5 до 12. Скульптура поверхности шиповатая, между шипами – бугорчатая, струйчатая или сетчатая.
3. Бороздные пыльцевые зерна характерны для подсемейства *Campanuloideae* (кроме трибы *Campanuleae*) и подсемейства *Nemacladoideae*. Борозды экваториальные, в числе от 3 до 10. Скульптура поверхности шиповатая, между шипами – бугорчатая или ямчатая.
4. Бороздно-оровые пыльцевые зерна характерны для подсемейств *Lobelioideae*, *Cyphioideae*, *Cyphocarpoideae*. Апертур всегда 3, скульптура поверхности сетчатая, струйчатая, ямчатая или гладкая, но никогда не шиповатая.
5. Для всех исследованных видов характерна спородерма, состоящая из покрова, столбикового слоя, подстилающего слоя, эндэкины и интины. Характерной особенностью ультраструктуры спородермы колокольчиковых является нечеткая граница между эндэкиной и подстилающим слоем или прерывистый подстилающий слой.

6. По типу апертуры наиболее сходны с астровыми виды подсемейства *Lobelioideae*, по ультраструктуре спородермы с некаватными пыльцевыми зернами астровых наиболее сходны поровые пыльцевые зерна представителей трибы *Campanuleae* подсемейства *Campanuloideae*. В отличие от астровых, надпокровные шипы колокольчиковых закладываются только в посттетрадном периоде и не имеют внутренней полости.
7. Независимо от апертурного типа, этапы развития спородермы колокольчиковых сходны. Различия между ходом онтогенеза спородермы у разных видов проявлялось во времени заложения апертур, эндэкины, подстилающего слоя, интины, дифференциации каллозы.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Золала Х.А., Полева С.В. Палиноморфология представителей семейства Колокольчиковые (*Campanulaceae*) // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея 2007. С. 229-230.
2. Полева С.В., Золала Х. Особенности палиноморфологии представителей семейства *Campanulaceae* s.l. // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Материалы Всероссийской конференции. Петрозаводск. 2008. Ч.1. С.69-72.
3. Золала Х.А., Полева С.В. Сопоставление этапов развития спородермы представителей семейств *Campanulaceae* и *Asteraceae* // Палинология: стратиграфия и геоэкология. Сборник научных трудов XII Всероссийской Палинологической конференции. СПб. 2008. Т.1. С.72-77.
4. Золала Х.А., Полева С.В., Северова Е.Э. Палиноморфология представителей семейства Колокольчиковые (*Campanulaceae* Juss.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т.114. Вып.1. Стр.39–54.

5. Золала Х., Полева С.В. Система рода *Campanula* в свете палиноморфологических признаков //VIII Международная конференция по морфологии растений, посвященная памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых, Москва, 2009. Т.1. С.196–199.
6. Zolala H., Polevova S. Sporoderm development in *Pratia begonifolia* Lindl. (Lobeliaceae, Asterales) //Wulfenia. 2009. Vol.16 P.51–60.
7. Золала Х., Полева С., Северова Е. Морфологическое разнообразие пыльцевых зерен в семействе Campanulaceae s.l. в связи с его родственными связями с семейством Asteraceae //12 Московское совещание по филогении растений посвященное 250-летию со дня рождения Георга–Франца Гофмана, Материалы. Москва. 2010. С.252–254.
8. Золала Х.А., Полева С.В., Северова Е.Э. Особенности ультраструктуры пыльцевых зерен семейства *Campanulaceae* //Бот.журн. в печати.