

УДК 576.3:581.52

UDC 576.3:581.52

**ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ  
ИССЛЕДОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ  
РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ  
НА ГРАНИЦАХ АРЕАЛОВ****CYTOEMBRYOLOGICAL  
INVESTIGATION OF POPULATIONS  
OF RARE SPECIES OF PLANTS  
ON RANGE BORDERS**

**В. Ф. Черник,**  
*кандидат биологических наук, доцент  
кафедры морфологии и физиологии  
человека и животных  
БГПУ*

**V. Chernik,**  
*Candidate of Biology, Associate Professor  
of the Department of the morphology,  
human physiology and animals  
BSPU*

Поступила в редакцию 14.03.17.

Received on 14.03.17.

Исследованы эмбриональные процессы и репродуктивная способность популяций редких видов растений на границах ареалов. Анализ эмбриональных процессов показал наличие связи между частотой их нарушений и географическим происхождением видов. Судя по морфологии структурных элементов (клеток и ядер зародышевых мешков), изученные процессы протекают правильно у видов с обширными ареалами распространения (голарктические, евросибирские, евразийские, центрально-восточно-европейские виды). Нарушения в ходе эмбриональных процессов выявлены в некоторых популяциях атлантическо-европейских и центрально-европейских видов, имеющих в Беларуси точечные местообитания и нуждающихся в сохранении генофонда. Обнаружены дефекты в развитии зародышевых мешков и низкая репродуктивная способность.

*Ключевые слова:* эмбриональные процессы у редких видов растений, нарушения развития зародышевых мешков, популяции на границах ареалов.

Embryonal processes and reproductive ability of rare plant population on the borders of areals are investigated. Analysis of embryological processes has shown a connection between frequency of their abnormalities and geographical origin of species. Based on morphology of structural elements (cells and cores of embryo sacs), the investigated processes of species with wide ranges of spreading (Holarctic, Euro-Siberian, Euro-Asian, Central-Eastern-European species) pass correctly. Abnormalities during embryological processes were found for some populations of Atlantic-European and Central-European species, which have sparse habitats in Belarus and which gene pool needs to be preserved. The defects of the embryo sac development and reducing of reproductivity were found.

*Keywords:* embryonal processes of rare species plants, defects of the embryo sac development, plant populations on the borders of areals.

**Введение.** Виды растений на границах ареалов в Беларуси оказываются под влиянием ряда неблагоприятных факторов, приводящих к изменению процессов их жизнедеятельности. Новые условия на границах ареалов могут быть причиной снижения устойчивости и продуктивности естественных популяций, а также нарушений развития репродуктивной сферы. Цитоэмбриологические основы репродукции, особенности протекания эмбриональных процессов у редких видов растений изучены не достаточно [1]. Виды, произрастающие на границах ареалов, отличаются от таковых в популяциях центральной части ареала по своим эколого-биологическим параметрам [2, с. 18–20]. На основе знаний механизмов функциони-

рования эмбриональных структур, то есть процессов, протекающих на клеточном уровне, возможно определение периодов повышения их продуктивности и устойчивости, что необходимо для сохранения генофонда популяций редких видов на границах ареалов. Популяционно-цитозембриологический метод с использованием в комплексе других методов исследования представляет важный этап изучения видов растений на границах ареалов.

*Цель работы* – изучение механизмов и установление закономерностей функционирования эмбриональных структур у редких видов, произрастающих малыми популяциями в краевых зонах распространения в Беларуси, для сохранения их генофонда.

### Материал и методы исследования.

Мониторинговые исследования проводились в период экспедиционных поездок (Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, лаборатория флоры и систематики растений) в места обитания естественных популяций растений, произрастающих на границах их ареалов. Материал изложен на основе данных экспедиционных поездок и лабораторных исследований. Использованы общепринятые методики цитозембриологического исследования [1, с. 24–36; 4, с. 30–67]. Анализ хорологии популяций редких видов растений на границах ареалов заимствован из работы Н. В. Козловской [2, с. 20–38], Красной книги Республики Беларусь [3, с. 399–445]. Состояние эмбриональных структур проследили на серии продольных разрезов семязачатков у представителей различных географических элементов флоры. Недостающие данные на постоянных микропрепаратах дополнялись материалом, полученным ускоренными цитозембриологическими методами и наблюдениями на живом и фиксированном в смеси Карнуа материале. По каждой популяции исследовано не менее 100 семязачатков. С помощью микроскопа Nu-2 фирмы Цейс при максимальном увеличении (использованы объективы масляной иммерсии 100 x 0,30) исследованы процессы, протекающие на клеточном уровне внутри развивающегося, зрелого зародышевых мешков, на ранних стадиях развития зародышей. Основными объективами также были 10 x 0,30 и 25 x 0,50. В работе применялись окуляры 12,5<sup>x</sup> и К 7<sup>x</sup>. Рисунки представляют собой

черно-белые фотографии цитозембриологических препаратов, съемка которых производилась на микроскопе Nu-2 фирмы Цейс.

### Результаты и их обсуждение

1. *Голарктические виды.* Среди голарктических видов преобладают холодостойкие, аркто-бореальные виды. Большинство из них в Беларуси достигает южной границы ареала. Ход эмбриональных процессов изучен на примере популяций *Pinguicula vulgaris* L., *Utricularia minor* L.

*Pinguicula vulgaris* – голарктический реликтовый вид, находящийся в Беларуси за юго-восточной границей ареала в отдельных локалитетах. Примечательно отметить, что популяция этого вида в Новогрудском районе (окр. д. Вселюб) представлена большим числом особей, что способствует ходу процессов опыления и оплодотворения вследствие достаточного количества особей, а следовательно, и репродуктивному процессу. Наблюдала стадии тетрад мегаспор. Нарушений в ходе мегаспорогенеза не выявлено. Просматривая продольные срезы зрелых зародышевых мешков на препаратах, наблюдали яйцеклетки, центральные ядра зародышевых мешков, как правило, нормальной морфологии (рисунок 1, 1). Дегенерации структур пыльцевых зерен не отмечено. Разрезы через завязи более поздних стадий развития показали, что содержащиеся в них семязачатки заключали в себе проэмбрио, шарообразные, недифференцированные более поздних стадий развития зародыши и эндосперм (рисунок 1, 2).

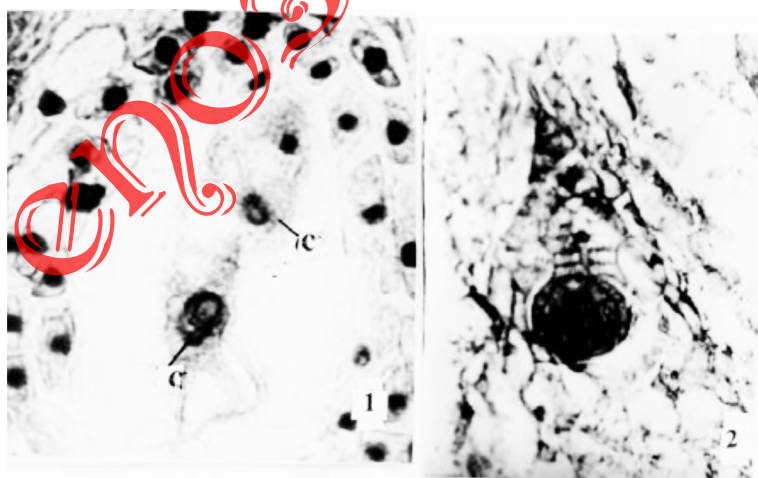


Рисунок 1 – *Pinguicula vulgaris*:  
1 – оплодотворенный зародышевый мешок (с – спермий);  
2 – многоклеточный зародыш

Некоторые фазы эмбрионального процесса прослежены также в популяции у арктобореального вида *Utricularia minor* (Сенненский район, окр. д. Колпино). В Беларуси этот вид находится на периферии ареала. Семязачатки этого вида, как и других гидрофитов, фиксируются хорошо вследствие легкой проницаемости тканей. Мегаспорогенез не отходит от обычной схемы. Он начинается с двух последовательных делений мегаспоры, дающих тетраду, но в дальнейшем функционирует обычно нижняя мегаспора и осуществляется развитие зародышевого мешка Polygonum-типа. Ядра яйцеклетки, центральной клетки зародышевого мешка, спермиев и микроспор, как правило, на препаратах выглядели морфологически нормальными, что свидетельствует о полноценности репродуктивной системы у данного голарктического вида. Процессы слияния ядер яйцеклетки и спермия отмечены на многих микропрепаратах. В исследованной популяции наблюдали развивающиеся завязи как на ранних, так и на более поздних стадиях развития.

Успешное протекание эмбриональных процессов наблюдалось еще у одного голарктического арктобореального вида, *Drosera anglica* Hudson, имеющего обширный ареал. Изучена одна популяция (Городокский район, окр. д. Батали). На препаратах выявлены картины двойного оплодотворения (один спермий лежит на поверхности яйцеклетки, а второй в цитоплазме центральной клетки зародышевого мешка). Результаты изучения раннего эмбриогенеза свидетельствуют о нормальном ходе репродуктивного процесса.

Таким образом, изучение состояния структурных элементов зародышевых мешков у голарктических видов показало, что они характеризуются нормальной морфологией, и процесс двойного оплодотворения осуществляется без нарушений.

2. *Евросибирские виды. Listera ovata* (L.) R. BR. – евросибирский бореальный вид, который встречается спорадически по всей территории Беларуси, на южной границе ареала. Материал фиксировался в нескольких популяциях (Островецкий, Сенненский, Городокский районы и Беловежская пуща). По всем популяциям (Сенненский район, окр. д. Нерейша и окр. д. Смолровка; Остро-

вецкий район, окр. д. Белая вода) получены сходные эмбриональные картины. У *Listera ovata* прослежен ход мегаспорогенеза. В результате двух последовательных делений мейоза образуются четыре мегаспоры, три из которых отмирают, а одна дает начало зародышевому мешку (рисунок 2, 1, 2). В изученных популяциях клеточные структуры зародышевого мешка, их ядра имеют нормальную морфологию. В большинстве случаев наблюдались картины контакта одного спермия с ядром яйцеклетки, а второго – с ядром центральной клетки (рисунок 2, 3). Многоклеточные зародыши наблюдались на большом количестве материала (рисунок 2, 4). Таким образом, эмбриональные процессы у евросибирского бореального вида *Listera ovata* на границе ареала протекают без нарушений.

Аналогично, у другого евросибирского бореального вида, *Iris sibirica* L. (Беловежская пуща, кв. 712), произрастающего в Беларуси спорадически в пределах ареала, наблюдались картины, свидетельствующие о происшедшем двойном оплодотворении.

По данной характеристике состояния эмбриональных структур на примере *Listera ovata*, *Iris sibirica* можно заключить о правильном течении эмбриональных процессов у евросибирских видов, произрастающих в популяциях спорадически по всей территории в Беларуси.

3. *Евразийские виды.* Эмбриональные процессы изучены у трех евразийских видов: *Gymnadenia conopsea* (L.) R. BR., *Polygonum bistorta* L., *Trifolium lupinaster* L. var. *albiflorum* ser., *Trollius europaeus* L.

*Gymnadenia conopsea* – евразийский бореальный вид, который в Беларуси произрастает в особых локалитетах в пределах основной части ареала (Островецкий район, окр. д. Жукойни, Городокский район, окр. д. Смолровка). На ранних фазах развития семязачатка мегаспороцит претерпевает два последующих деления мейоза, в результате чего образуется тетрада мегаспор линейной формы. В дальнейшем зародышевому мешку дает начало одна из четырех мегаспор. Нарушений на этапах мегаспорогенеза и оплодотворения не отмечено.

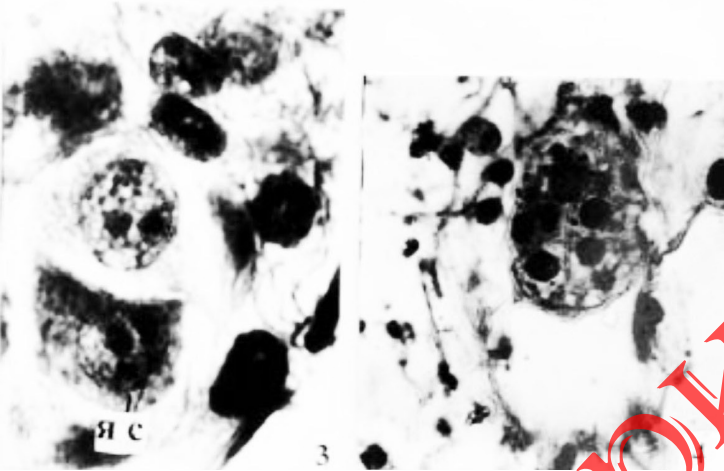
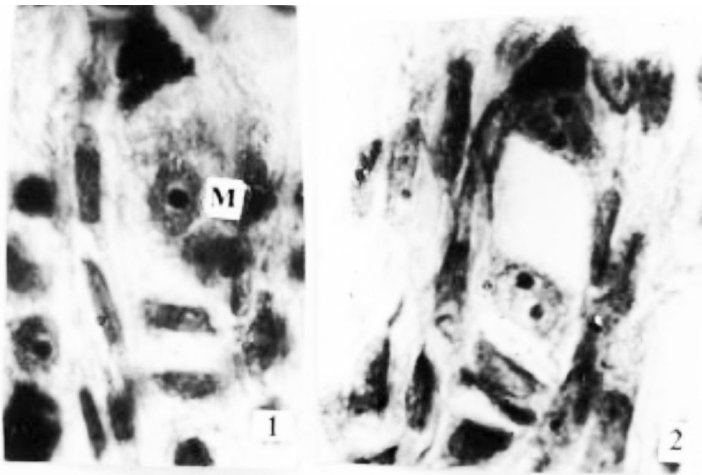


Рисунок 2 – *Listera ovata*:  
 1 – мегаспора (м – мегаспора);  
 2 – четырехъядерный зародышевый мешок;  
 3 – оплодотворенный зародышевый мешок (яс – ядро спермия);  
 4 – многоклеточный зародыш

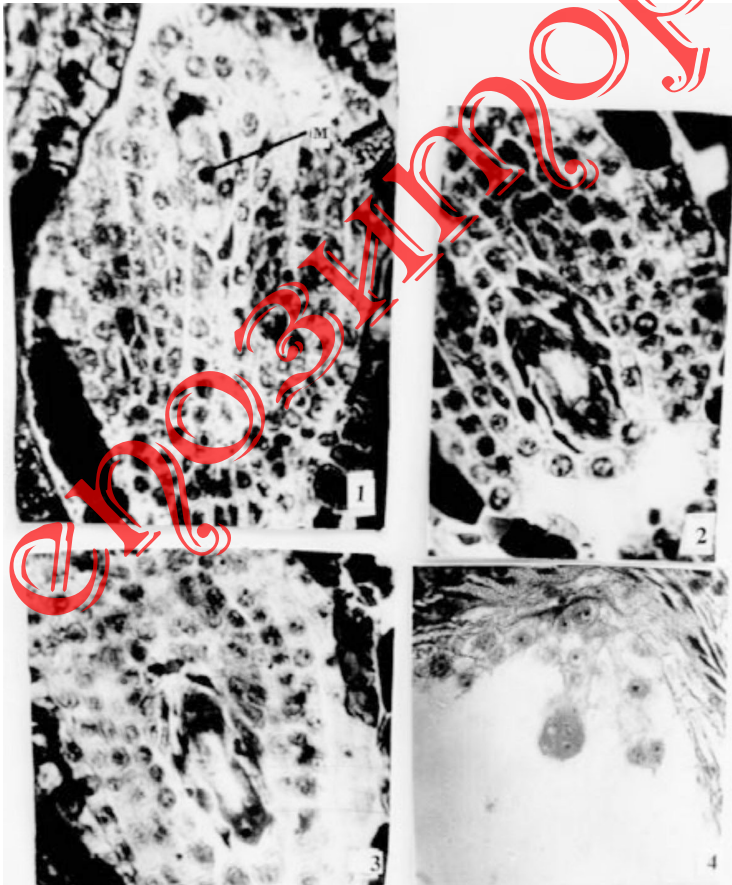


Рисунок 3 – *Polygonum bistorta*:  
 1 – мегаспора (м – мегаспора);  
 2 – двухъядерный зародышевый мешок;  
 3 – четырехъядерный зародышевый мешок;  
 4 – многоклеточный зародыш

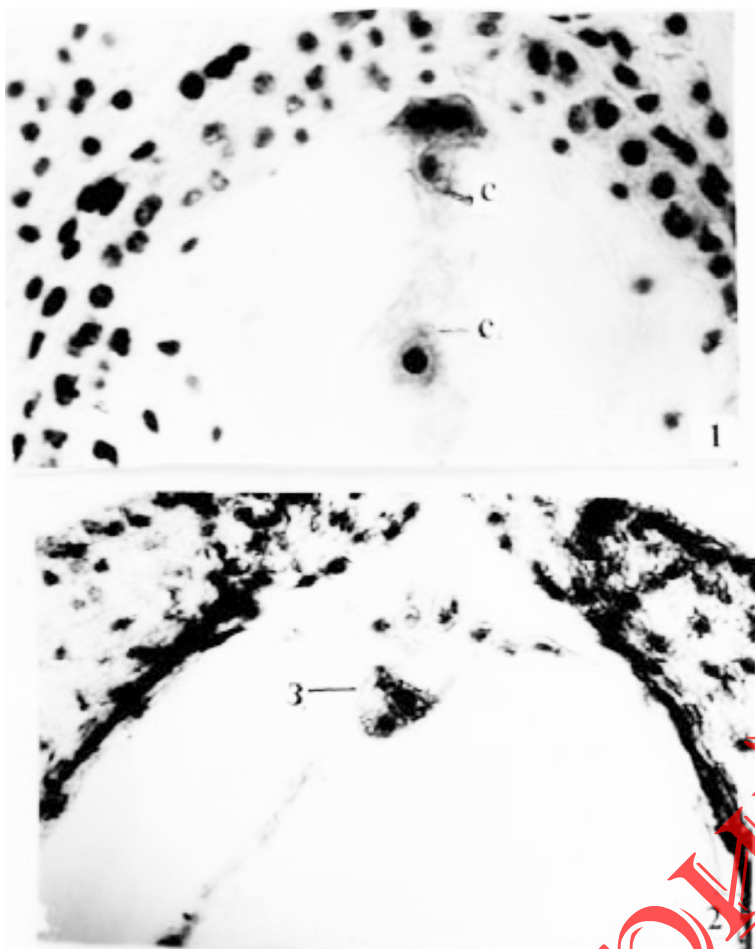


Рисунок 4 – *Trollius europaeus*:  
 1 – двойное оплодотворение  
 (с – спермий);  
 2 – двухклеточный зародыш  
 (з – зародыш)

*Trifolium lupinaster* – евразийский бореальный вид, который в Беларуси находится в изолированных локалитетах за западной границей ареала. Материал зафиксирован в Беловежской пуще (кв. 683). Установлено, что митотические деления ядер при мегаспорогенезе в зародышевых мешках происходят синхронно. Обнаружены зрелые зародышевые мешки с яичевым аппаратом, полярными ядрами, центральной клеткой. В зародышевых мешках спермии были выявлены в контакте с яйцеклеткой и центральной клеткой, что свидетельствует о происходящем двойном оплодотворении. Отклоняющихся случаев в структурных элементах зародышевых мешков, пыльцевых зерен не выявлено.

Популяции евразийского вида *Polygonum bistorta* изучены в Новогрудском и Дубровенском районах. Встречались картины мегаспор, 2-, 4-ядерных, неоплодотворен-

ных и оплодотворенных зародышевых мешков, а также ранние стадии развития зародыша (рисунок 3).

*Trollius europaeus* – евросибирский бореальный вид вблизи южной границы ареала. В популяциях отмечено наличие стерильных и фертильных зародышевых мешков. Дегенерация зародышевых мешков, например, в популяциях из Новогрудского района (окр. д. Петровичи, окр. д. Ждановичи) составила 48,0 %. В полости зародышевых мешков наблюдались яйцеклетки и центральные клетки зародышевых мешков в контакте со спермиями (рисунок 4). Среди просмотренных семязачатков популяции Минского района (окр. д. Зеленое) более 50 % находящихся в них зародышевых мешков оказались оплодотворенными или содержащими морфологически нормальные структурные элементы.

Найдены также картины с ранними стадиями развития зародышей (рисунок 4). Наряду с этим в данной популяции выявлены случаи отмирания зародышевых мешков и целых семязачатков.

4. *Центрально-восточно-европейские виды.* Ареалы этих видов смещены к востоку, так что распространены они не только в Центральной Европе, но и на Восточно-Европейской равнине. Из центрально-восточно-европейских видов в Беларуси вблизи границ распространения исследовались популяции *Gladiolus imbricatus* L., *Actea spicata* L.

*Gladiolus imbricatus* – центрально-восточно-европейский вид, который встречается вблизи границы ареала по всей территории Беларуси. Исследованы две популяции (Сенненский район, окр. д. Устье; Беловежская пуща, кв. 712). Получены микропрепараты с оплодотворенными зародышевыми мешками и зародышами на ранних стадиях развития. Наблюдалось различные картины, свидетельствующие о происшедшем оплодотворении, а именно: спермии в контакте с ядром центральной клетки и слившиеся ядра спермия и яйцеклетки. Отмечено, что репродуктивная биология данного вида позволяет поддерживать семенное возобновление особей в популяции.

Популяция центрально-восточно-европейского вида *Actea spicata* в окрестности деревни Атолино Минского района, произрастающая на склонах холмов в елово-снытевой дубраве, во время исследования находилась в фазе плодоношения. На особи насчитывалось от 24 до 48 цветков и от 13 до 24 плодов, что свидетельствует о благоприятном течении эмбриональных процессов.

5. *Атлантическо-европейские виды.* В Беларуси атлантическо-европейские виды находятся на восточной, юго-восточной границах ареала. С помощью цитозембриологического метода изучены популяции *Saxifraga granulata* L. и *Sarothamnus scoparius* (L.) Koch.

*Saxifraga granulata* – атлантическо-европейский реликтовый вид на юго-восточной границе ареала. Исследована популяция в Новогрудском районе (окр. д. Вселюб). Прослежено состояние зародышевых мешков на серии продольных срезов через завязь. У исследованных зародышевых меш-

ков наблюдались двойное оплодотворение, расхождение спермиев, из которых один проник в центральную клетку, а второй находится в контакте с яйцеклеткой, а также зародыши ранних стадий развития. Однако следует отметить небольшое число в популяции плодов (коробочек), наполненных семенами, и большое количество коробочек, вовсе не содержащих семена. Соотношение их в популяции составило, соответственно, 43,0 и 57,0 %. По-видимому, нарушения затронули репродуктивную сферу на более поздних стадиях развития.

*Sarothamnus scoparius* (L.) Koch – атлантическо-европейский вид. В Беларуси для него характерны лишь точечные обитания, одно из которых известно в Вилейском районе (окр. Вилейского водохр.). При исследовании популяций данного вида выявлено, что репродуктивный процесс сопровождается опадением завязей, хотя большая часть цветков сохраняется на растениях. В завязи содержится от 11 до 19 семязачатков, однако из этого числа часть отмирает на ранних и более поздних стадиях развития. Семязачатки и находящиеся в них зародышевые мешки, находясь на ранних стадиях развития, не могут быть оплодотворенными, вследствие чего дегенерируют.

Таким образом, эмбриональные процессы у атлантическо-европейских видов на границах ареалов протекают с нарушениями.

6. *Центрально-европейские виды.* Ареалами центрально-европейских видов охвачена центральная часть Западной Европы, включая горные области. Большинство видов достигает северо-восточной и восточной границ ареала.

*Gypsophila fastigiata* L. – центрально-европейский реликтовый вид, находящийся в Беларуси в островных локалитетах за восточной границей ареала. Материал по этому виду собран в Каменецком (окр. д. Каменюки), Мядельском районах (ландшафтно-гидрологический заповедник «Голубые озера»). В процессе развития зародышевого мешка отмечены следующие нарушения. На некоторых микропрепаратах наблюдалась дегенерация ядер 2-, 4-ядерных зародышевых мешков. Однако в большинстве случаев в популяциях развивался дифференцированный зародышевый мешок, способный к оплодотворению. Изучение зародышевых мешков с целью выяснения их фертильности показало, что в популяции *G. fastigiata*

Каменецкого района (окр. д. Каменюки) из 100 просмотренных зародышевых мешков 38 были с признаками дегенерации и дегенерирующие, остальные имели нормальные структуры. Примерно такое же соотношение дегенерирующих и фертильных зародышевых мешков было в популяции Мядельского района. У этого вида в некоторых уже зрелых пыльниках наблюдали до 30 % пыльцевых зерен, лишенных содержимого.

*Lathyrus laevigatus* (Waldst. et Kit.) Gren. – центральноевропейский реликтовый вид. В трех популяциях *Lathyrus laevigatus* проведен анализ состояния структур зародышевых мешков. Исследованы популяции в Беловежской пуще (кв. 712), Вилейском районе (окр. Вилейского водохр.) и в Минском районе (окр. д. Крыжовка). Дегенерацию зародышевых мешков обнаружили по этим популяциям в среднем у 53,9 % семязачатков.

Данные исследования качества пыльцевых зерен показали, что в популяциях, относящихся к центрально-европейским видам, от 10 до 30 % пыльцевых зерен имели дегенерировавшие структурные элементы. У голарктических, евро-сибирских и евразийских видов выявлены морфологически нормальные пыльцевые зерна, как на постоянных, так и на временных микропрепаратах.

**Заключение.** Анализ эмбриональных процессов в популяциях редких видов на границах ареалов показал наличие связи между частотой их нарушений и географическим происхождением видов. Судя по морфологии эмбриональных структур (клеток и ядер зародышевых мешков), эмбриональные процессы протекают преимущественно без нарушений у видов с обширными ареалами распространения (голарктические, евро-сибирские, евразийские бореальные и центрально-восточно-европейские виды). Также не отмечено нарушений в ходе разви-

тия зародышевых мешков и хода двойного оплодотворения у видов, встречающихся спорадически по всей территории Беларуси, но чаще в ее северных районах (*Listera ovata*), у бореальных видов в пределах ареала (*Iris sibirica*), у видов, произрастающих вблизи границы ареала по всей территории Беларуси (*Gladiolus imbricatus*). Аномалии в ходе эмбриональных процессов выявлены в популяциях, приуроченных к юго-восточной и восточной границам ареалов: у атлантическо-европейских видов (*Saxifraga granulata* и *Sarothamnus scoparius*), а также у центрально-европейских видов (*Gypsophila fastigiata*, *Lathyrus laevigatus*).

Возможно применение данных цитоэмбриологического контроля для мониторинга состояния популяций видов, внесенных в Красную книгу Республики Беларусь и определения степени устойчивости малых популяций, обитающих на границах ареалов. Выявление фаз аномального развития структур зародышевых мешков и семязачатков позволяет определять периоды стимуляции репродуктивного процесса не только для инорайонных видов [5, с. 25], но и для популяций редких видов, произрастающих в Беларуси на границах ареалов, с целью сохранения их в природе. Необходимы специальные меры по сохранению генофонда: регулярный контроль состояния репродуктивной сферы популяций, применение вегетативного размножения, стимуляция микроэлементами в определенные фазы развития репродуктивной сферы, поиск новых мест произрастания, использование в культуре в качестве декоративных и лекарственных растений, реинтродукция (внедрение выращенных в условиях культуры особей обратно в природу), использование стратегий сохранения видов *ex-situ* (содержание ресурсов генофонда видов – семян, пыльцы, в искусственных условиях), снижение рекреационной нагрузки.

Автор выражает глубокую благодарность  
научному сотруднику лаборатории флоры и систематики растений ИЭБ НАН Беларуси,  
кандидату биологических наук Аркадию Николаевичу Скуратовичу  
за профессиональную помощь в нахождении местообитаний указанных  
в работе природных популяций и определении видов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Батыгина, Т. Б. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Т. Б. Батыгина – СПб. – Т. 3. – 2011. – 487 с.
2. Козловская, Н. В. Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны / Н. В. Козловская; под ред. В. И. Парфенова; Акад. наук БССР, Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича, 1978. – 185 с.
3. Красная книга Республики Беларусь. Растения: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / гл. редкол.: И. М. Качановский, М. Е. Никифоров, В. И. Парфенов [и др.]. – 4-е изд. – Минск: Белорус. энцикл. имени П. Бровки, 2015. – 448 с.
4. Поддубная-Арнольди, В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений / В. А. Поддубная-Арнольди. – М., Наука. 1986. – 507 с.
5. Черник, В. Ф. Нарушения в развитии генеративных органов травянистых интродуцентов / В. Ф. Черник // Весті Акад. навук БССР, Сер. біял. навук. – № 1. 1985. – С. 22–25.

## REFERENCES

1. *Batygina T. B.* Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii / T. B. Batygina. – SPb. – T. 3. – 2011. – 487 s.
2. *Kozlovskaya, N. V.* Flora Belarusi, zakonomernosti yeyo formirovaniya, nauchnyye osnovy ispolzovaniya i okhrany / N. V. Kozlovskaya; pod red. V. I. Parfyonova; Akad. Nauk BSSR. In-t. experim. botaniki im. V. F. Kuprevicha. – Minsk, 1978. – 185 s.
3. *Krasnaya kniga Respubliki Belarus. Rasteniya: redkiye i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoventiya vidy dikorastushchikh rasteniy / gl. redkol.: I. M. Kachanovskiy, M. Ye. Nikiforov, V. I. Parfyonov [i dr.]. – 4-ye izd. – Minsk : Belorus. entsykl. imeni P. Brovki, 2015. – 448 s.*
4. *Poddubnaya-Arnoldi, V. A.* Tsitoembriologiya pokrytosemennykh rasteniy / V. A. Poddubnaya-Arnoldi. – M., Nauka, 1986. – 507 s.
5. *Chernik, V. F.* Narusheniya v razvitii generativnykh organov travyanistykh introdutsentov / V. F. Chernik // Vestsi Akad. navuk BSSR, Ser. biyal. navuk. – № 1. 1985. – S. 22–25.

ДЕРЖАВНИЙ