

*На правах рукописи*



**Жакова Светлана Николаевна**

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ  
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ И КУЛЬТИВАРОВ РОДА  
СИРЕНЬ (*SYRINGA* L.)**

03.02.01 – ботаника

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Пермь – 2015

Работа выполнена на кафедре ботаники и генетики растений Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

**Научный руководитель:**

доктор биологических наук, доцент Новоселова Лариса Викторовна

**Официальные оппоненты:**

**Шамров Иван Иванович** – доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Российский государственный педагогический университет имени А.И. Герцена», заведующий кафедрой ботаники

**Полякова Наталья Викторовна** – кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Ботанический сад-институт Уфимского научного центра Российской академии наук», старший научный сотрудник лаборатории интродукции древесных растений и ландшафтного озеленения

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина», г. Екатеринбург

Защита состоится 27 апреля 2015 г. в 16 часов на заседании диссертационного совета Д 212.189.02, созданного на базе ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», по адресу: 614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15, зал заседаний Ученого совета.

Адрес сайта: <http://www.psu.ru>

E-mail: [shibanova7@mail.ru](mailto:shibanova7@mail.ru)

Факс: 8 (342) 237-16-11

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

Автореферат разослан 10 марта 2015 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета



Шибанова Наталья Леонидовна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Репродуктивная биология – это область ботаники, включающая всестороннее исследование процессов семенного размножения; в современной ботанике она является ключевой, так как изучает конкретные особенности процессов репродукции в различных таксонах и экологически дифференцированных группах растений на всех уровнях их организации (Терехин Э.С., 2000).

Род *Syringa* L. включает 30 видов. Наиболее декоративны многочисленные сорта *S. vulgaris*, мировой ассортимент которых насчитывает около 1700 культиваров. Анализ литературы свидетельствует о том, что репродуктивная биология представителей *Syringa* исследована частично. Данные по представителям рода ограничены, по многим видам они отсутствуют. Селекционерами используются разные виды рода, в связи с этим становятся необходимыми полные сведения по их репродуктивной биологии.

**Цель работы** – изучить цветение и опыление, морфологические и эмбриологические особенности строения и развития репродуктивных структур представителей рода *Syringa* L. в связи с селекцией.

### Задачи исследований

1. Изучить сезонный и суточный ход цветения, определить характер цветения соцветий и последовательность раскрытия в них цветков.
2. Изучить особенности опыления в условиях г. Перми.
3. Провести сравнительное цитоэмбриологическое исследование формирования и развития мужских и женских репродуктивных структур; выявить возможные нарушения.
4. Оценить плодоцветение как показатель успешности опыления и оплодотворения.

**Научная новизна.** Впервые изучено цветение видов и культиваров рода *Syringa* в условиях г. Перми. На основе этих данных разработано обладающее широкими функциональными возможностями приложение в среде программирования *Visual Basic for Excel* «Сирень. Соцветия» и «Сирень. Цветки», позволяющее анализировать и преобразовывать исходные данные по изучению процесса цветения. Впервые проведена кластеризация парциальных соцветий и составлены схемы строения сложных соцветий 6 видов, 2 межвидовых гибридов и 11 сортов *Syringa*. Получены новые данные, касающиеся последовательности раскрытия цветков в сложном соцветии.

Впервые проведено цитоэмбриологическое исследование процессов формирования и развития мужских и женских репродуктивных структур у *S. emodi* Wall. ex Royle, *S. wolfii* C.K. Schneid., *S. sweginzowii* Koehne & Lingelsh., *S. × prestoniae* McKelvey, *S. × henryi* C.K. Schneid. Также получены новые сведения о развитии репродуктивных структур *S. vulgaris* L., *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb. и *S. villosa* Vahl. Определена фертильность пыльцевых зерен, установлены значения плодоцветения в условиях естественного и изолированного опыления.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Данные по цветению и опылению дополняют сведения по репродуктивной биологии видов и культиваров *Syringa*. Разработанное программное приложение может быть использовано для анализа процесса цветения и оценки декоративных показателей других культур. Схемы строения соцветий могут служить диагностическими признаками при характеристике видов и культиваров *Syringa*.

Материалы эмбриологических исследований рода *Syringa* дополняют характеристику семейства *Oleaceae*, которая важна как для систематиков, так и для селекционеров.

Материалы диссертации используются для получения исходного селекционного материала рода *Syringa* L. в учебном ботаническом саду имени профессора А.Г. Генкеля и в учебном процессе на кафедре ботаники и генетики растений ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» в процессе преподавания дисциплины «Генетика развития растений», а также в учебном процессе по дисциплине «Ботаника» на кафедре ботаники, генетики, физиологии растений и биотехнологий ФГБОУ ВПО «Пермская государственная сельскохозяйственная академия имени академика Д.Н. Прянишникова».

Работа выполнена в рамках научного направления кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» «Биология размножения растений» и частично в рамках гранта «Ведущие научные школы» НШ-5282.2014.4, «Разработка теории репродукции растений с позиций проблемы целостности и надежности биосистем. Поливариантность морфогенетических программ развития, естественные и искусственные модели их реализации», научный руководитель – академик РАН, доктор биологических наук, профессор, заведующая лабораторией эмбриологии и репродуктивной биологии растений Ботанического института РАН Т. Б. Батыгина.

**Апробация работы.** Материалы диссертации представлены и доложены на X Международной Ботанической конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2012 г.), на IV Международной школе для молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология» (Пермь, 2012 г.); на LXXIII и LXXIV Всероссийских научно-практических конференциях молодых ученых, аспирантов, студентов «Молодежная наука: Технологии, инновации» (Пермь, 2013 г., 2014 г.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано шесть работ, две из которых – в научных изданиях из перечня рецензируемых научных журналов и изданий для опубликования основных научных результатов диссертаций.

**Личное участие автора.** В диссертации изложены результаты трехлетних (2012–2014 гг.) исследований автора по цветению и опылению, эмбриологии видов и культиваров *Syringa*, выполненные в учебном ботаническом саду имени профессора А. Г. Генкеля и лаборатории

цитогенетики и генетических ресурсов растений ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет».

За период работы выполнено более 19 000 фиксаций генеративных почек, бутонов разных стадий развития, пыльников и завязей, изготовлено более 1500 постоянных препаратов. Цитоэмбриологический анализ материала полностью осуществлен автором. Анализ полученных результатов проведен автором самостоятельно. Текст диссертации иллюстрирован фотографиями и рисунками автора.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, 3 глав, заключения, выводов, библиографического списка и приложения. Общий объем работы 196 страниц, содержит 22 таблицы, 45 рисунков. Библиографический список включает 86 источников, в том числе 12 – на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность и признательность научному руководителю, д.б.н., доценту, профессору кафедры ботаники и генетики растений Пермского государственного национального исследовательского университета Л. В. Новоселовой. Автор благодарит директора учебного ботанического сада имени профессора А. Г. Генкеля к.б.н. С. А. Шумихина за предоставленную возможность проведения исследований и сбора эмбриологического материала в сиригари, а также сотрудников Пермского государственного национального исследовательского университета – к.ф.м.н., доцента кафедры высшей математики В. В. Чичагова за участие в разработке приложения в среде программирования *Visual Basic for Excel* для обработки исходных данных по изучению процесса цветения и к.г.н., доцента кафедры метеорологии и охраны атмосферы А. Л. Ветрова за ценные советы при проведении наблюдений за микроклиматом с использованием метеостанции *Davis Vantage Pro-2*.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### 1. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ВИДОВ, ГИБРИДОВ И СОРТОВ РОДА *SYRINGA* L. (обзор литературы)

В главе освещено состояние изученности вопросов: биология цветения и опыления и эмбриология представителей рода *Syringa* L. Изложены имеющиеся сведения по строению и развитию цветочных почек, цветков и соцветий *Syringa* L. (Mandy G., 1950; Лунева З. С. и др., 1989; Стрекалов И.Ф., Потапова Н.И., 2002; Шуваева К.Н., 2009, 2012; Naghiloo S. и др., 2013), по цветению и опылению некоторых видов и сортов *Syringa* (Громов А.Н., 1963; Бибикина В.Ф., 1969; Иванов М.А., Шаренкова Е.А., 1969, 1970; Окунева И.Б. и др., 2008; Полякова Н.В. и др., 2010; Denisow B., Strzałkowska-Abramek M., 2013). Представлены эмбриологические данные по роду *Syringa*, основанные на изучении 5 видов (*S. amurensis*, *S. vulgaris*, *S. josikaea*, *S. villosa*, *S. reflexa*) и 2 гибридов (*S.* × *chinensis*, *S.* × *persica*): дифференциация структур цветка,

развитие мужских и женских репродуктивных структур, оплодотворение, эмбриогенез и эндоспермогенез (Иванов М.А., Шаренкова Е.А., 1969, 1970; Литвиненко Н.М., 1987; Jedrzejuk A., Lukaszewska A.J., 2005; Камелина О.П., 2009). Показано, что вопросам биологии цветения и опыления, а также эмбриологии представителей *Syringa* в литературе уделено недостаточное внимание.

## 2. ОБЪЕКТЫ, МЕСТО И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1. Объекты исследований

Объектами исследований являются 5 видов и 2 межвидовых гибрида рода *Syringa* L. из секции *Villosae* C.K. Schneid.: *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb. (Сирень венгерская), *S. emodi* Wall. ex Royle (Сирень гималайская), *S. wolfii* C.K. Schneid. (Сирень Вольфа), *S. sweginzowii* Koehne & Lingelsh. (Сирень Звегинцева), *S. villosa* Vahl (Сирень волосистая), *S. × prestoniae* McKelvey (*S. komarowii* subsp. *reflexa* × *S. villosa* (Сирень Престон)), *S. × henryi* C.K. Schneid. (*S. josikaea* × *S. villosa* (Сирень Генри)); один вид и 11 культиваров из секции *Syringa*: *S. vulgaris* L. (Сирень обыкновенная) и 11 сортов *S. vulgaris*: с простой формой цветка – 'Ludwig Spath' ('Людвиг Шпет'), 'Frau Wilhelm Pfitzer' ('Фрау Вильгельм Пфитцер'), 'Marie Legraye' ('Мари Легрей'), 'Индия'; и махровой формой цветка – 'Katherine Havemeyer' ('Катерина Хавемейер'), 'President Grevy' ('Президент Гревь'), 'Mme Lemoine' ('Мадам Лемуан'), 'Jules Simon' ('Жюль Симон'), 'Mme Jules Finger' ('Мадам Жюль Фингер'), 'Paul Deschanel' ('Поль Дешанель'), 'Mme Abel Chatenay' ('Мадам Абель Шатене'), интродуцированных в условиях учебного ботанического сада имени профессора А. Г. Генкеля Пермского государственного национального исследовательского университета.

### 2.2. Природно-климатические условия и характеристика сирингария учебного ботанического сада имени профессора А. Г. Генкеля

Учебный ботанический сад имени профессора А. Г. Генкеля расположен в центральной части г. Перми, на территории Пермского государственного национального исследовательского университета.

Город Пермь входит в умеренную климатическую зону. Исследованные виды, гибриды и сорта *Syringa* из коллекции сирингария, по наблюдениям в период 2012–2014 гг., зацветают при сумме положительных температур 338,3–643,0 °С и сумме осадков с января до начала цветения 169,8–195,1 мм.

Сирингарий подразделяется на коллекцию сортов *S. vulgaris* и коллекцию ботанических видов сирени. Растения размещены исходя из окраски цветков и с учетом сроков цветения (от раноцветущих к поздноцветущим).

### 2.3. Методы исследований

#### Исследования биологии цветения и опыления

Данные исследования выполнены по методике А.Н. Пономарева (1960, 1975). Изучен порядок распускания цветков и продолжительность цветения как

сложных, так и парциальных соцветий, сезонный и суточный ход раскрытия цветков. Для наблюдений на растениях в фазу бутонизации этикетировали парциальные соцветия на пяти сложных соцветиях каждого вида, гибрида и сорта, регистрировали следующие стадии раскрытия цветков: бутон, раскрывшийся бутон, полуоткрытый цветок, открытый цветок, увядший цветок. Наблюдения проводились с 6:00 утра до 20:00 вечера через каждые два часа. Одновременно с наблюдениями за цветением отмечалась активность насекомых, посещающих цветки *Syringa*. Также в период цветения велись стационарные наблюдения за условиями микроклимата (температура воздуха (°C), влажность воздуха (%), инсоляция (Вт/м<sup>2</sup>), сумма осадков (мм), скорость ветра (м/с)) с использованием метеостанции *Davis Vantage Pro-2*.

### **Цитозэмбриологические исследования**

Фиксировали генеративные почки и бутоны пяти стадий развития (от 1 до 5 мм) и завязи цветков разных стадий раскрытия. Фиксацию проводили в фиксаторе Кларка. Парафинирование материала проводилось с использованием автоматической системы для гистологической обработки тканей Leica TP 1020 карусельного типа. Для изготовления срезов толщиной 8–10 мкм использовался ротационный микротом Leica RM. Окрашивание срезов проводилось гематоксилином по Гейденгайну (Жинкина Н.А., Воронова О.Н., 2000) и методом тройного окрашивания с использованием реактива Шиффа, алцианового синего и гематоксилина Эрлиха (Камелина О.П. и др., 1992). Использовали универсальный мультитейнер LEICA ST 2020. После окрашивания срезы заключали в синтетическую среду БиоМаунт.

Анализ препаратов выполнен с помощью микроскопов Olympus SZX10, Olympus BX 51 с системой визуализации изображений и программы Cell V. Описание и измерения проводились при увеличении в 100–1500 раз с использованием иммерсионного объектива.

### **Исследования показателей семенной продуктивности**

Эффективность плодоцветения изучали в условиях свободного и изолированного опыления. Для этих целей на растениях этикетировали по пять сложных соцветий, на которых регистрировали число бутонов. Для определения возможности самоопыления учетные соцветия в фазу бутонизации изолировали агрилом. После окончания цветения вели подсчет сформировавшихся плодов. По отношению числа полноценных плодов к числу бутонов определяли процент плодоцветения.

### **Статистическая обработка результатов исследований**

Для статистической обработки процесса цветения и решения поставленных задач созданы два программных продукта: «Сирень. Соцветия» и «Сирень. Цветки» на языке *Visual Basic*. Построение необходимых диаграмм и вычисления также осуществлялись в программах Microsoft Excel и ППП Statistica 10. Проверка однородности статистических данных осуществлялась с помощью критериев  $\chi$ -квадрат на основе таблиц сопряженности и Джонкхиера (Крамер Г., 1975). Изучение строения соцветий выполнено с использованием элементов кластерного анализа (Большев Л.Н., Смирнов Н.В., 1953).

Исследование зависимости цветения от условий микроклимата проведено с помощью многофакторного регрессионного анализа (Тюрин Ю.Н., Макаров А.А., 1998). Исследование плодоцветения осуществлялось с помощью точечных и интервальных оценок для вероятности случайного события в схеме независимых повторных испытаний согласно Г. Крамеру (1975).

### 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

#### 3.1 Особенности цветения видов, гибридов и сортов *Syringa*

##### Сроки цветения

Сроки цветения видов, гибридов и сортов *Syringa* различны в годы исследований (2012–2014 гг.) (рисунок 1).

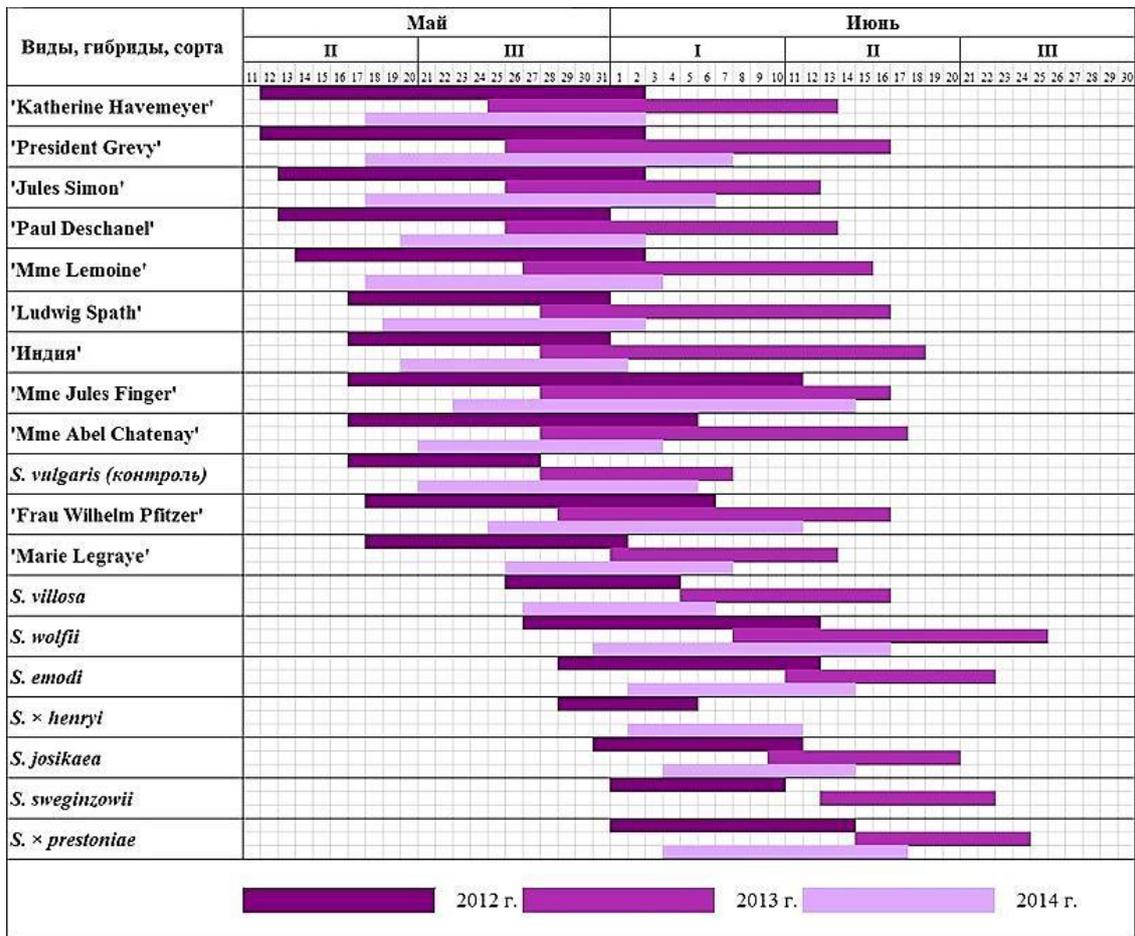


Рисунок 1. Календарь цветения видов, гибридов и сортов *Syringa* (2012-2014 гг.)

Цветение продолжалось в течение месяца: в 2012 г. – с 12.05 по 14.06, в 2013 г. – с 25.05 по 25.06, в 2014 г. – с 18.05 по 17.06. Более ранним цветением характеризуются *S. vulgaris* (несортовая/контроль) и сорта *S. vulgaris*. Последними зацветают *S. sweginzowii* и *S. × prestoniae*. Последовательность зацветания в исследуемые годы сохраняется и соответствует их размещению в учебном ботаническом саду имени профессора А. Г. Генкеля с учетом сроков цветения.

## Биология цветения видов, гибридов и сортов *Syringa*

Каждый исследованный вид и культивар *Syringa* отличаются некоторыми показателями строения соцветий. Эти отличия следующие: форма цветков; число цветков и их расположение в парциальном соцветии; число парциальных соцветий и их расположение на главной оси.

Начало и продолжительность цветения парциальных соцветий зависят от расположения их на главной оси и количества цветков в парциальном соцветии. Проведен кластерный анализ парциальных соцветий по количеству цветков, выделено три категории: базальные, боковые и верхушечные.

На рисунке 2 представлены результаты кластеризации парциальных соцветий на примере *S. emodi* и *S. vulgaris* 'Jules Simon'.

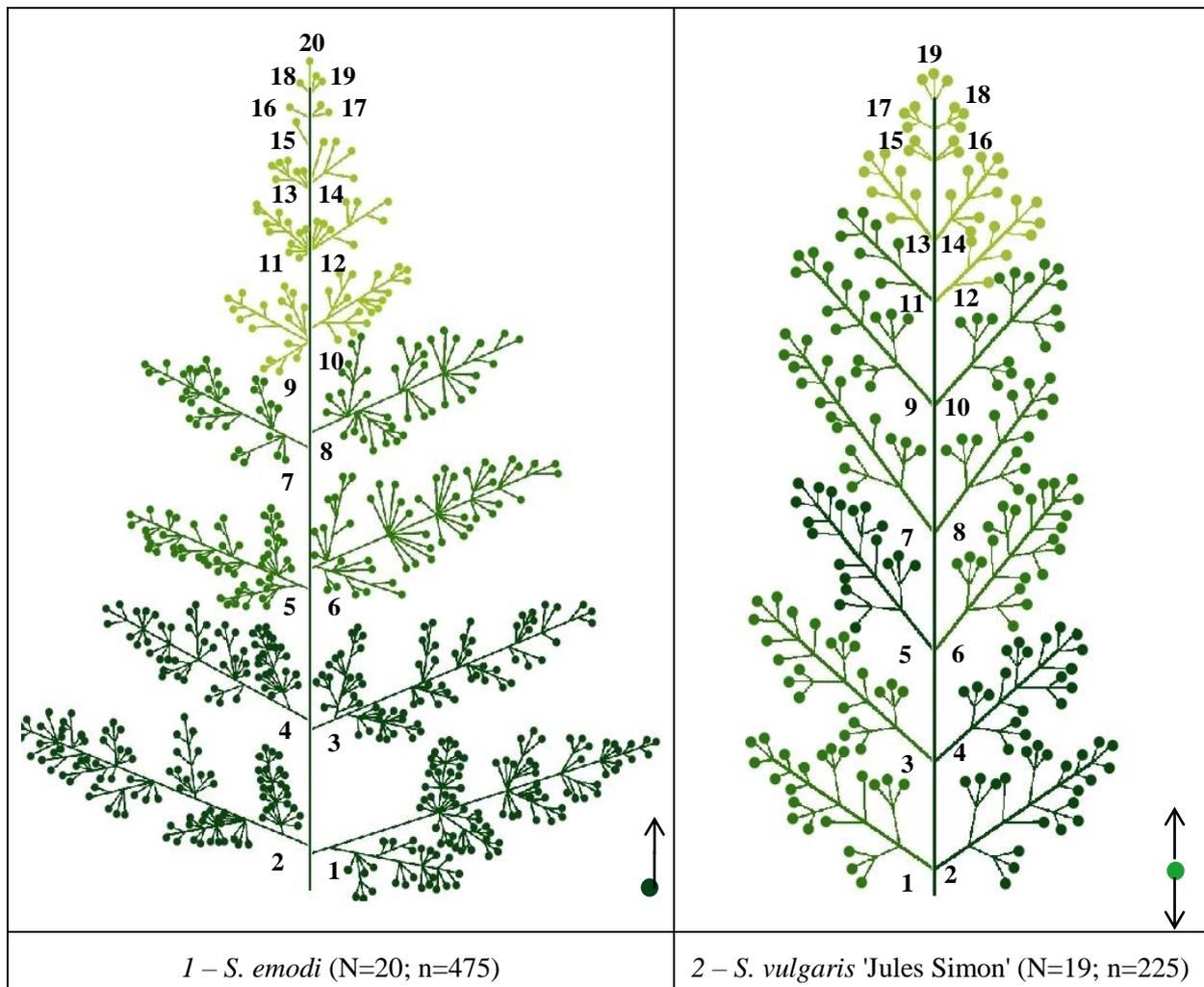


Рисунок 2. Структура соцветий *S. emodi*, *S. vulgaris* 'Jules Simon'

- цветки базальных парциальных соцветий
- цветки боковых парциальных соцветий
- цветки верхушечных парциальных соцветий

N – количество парциальных соцветий в сложном соцветии; шт.

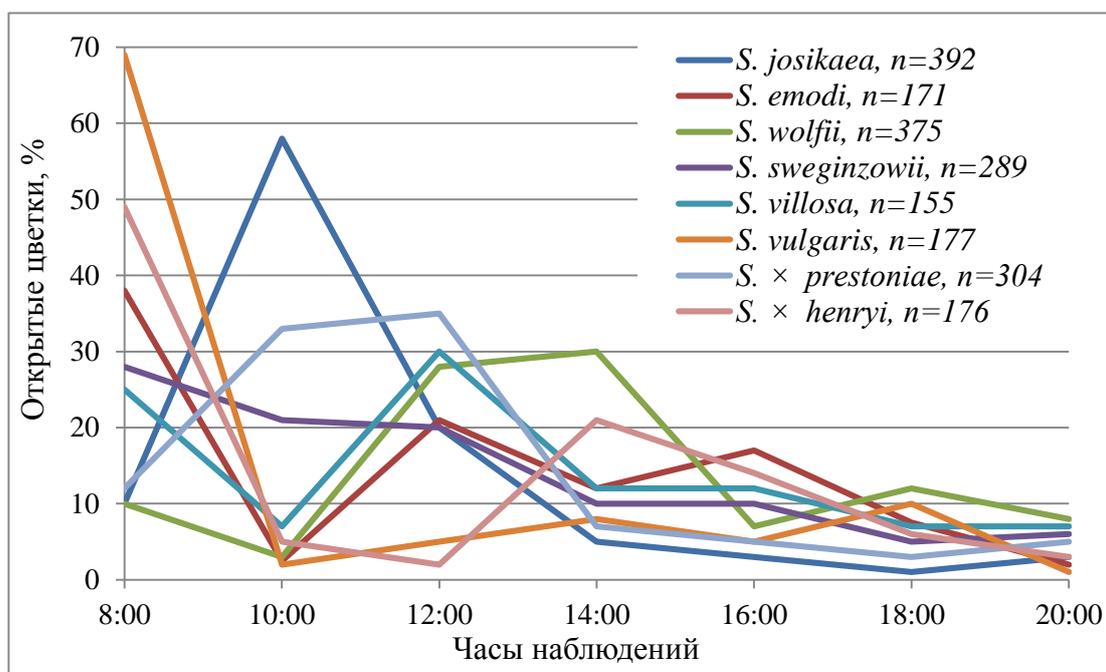
n – количество цветков в сложном соцветии, шт.

- ↑ акропетальный тип распускания цветков в соцветии
- ↓ дивергентный тип распускания цветков в соцветии

Применение критерия Джонкхиера, реализованного в программе «Сирень» для определения типа зацветания, подтвердило для всех видов и культиваров *Syringa* акропетальный тип распускания – цветение начинается от основания главной оси сложного соцветия (от 1 и 2 парциальных соцветий) и распространяется вверх (рисунок 2, 1), за исключением сортов *S. vulgaris* 'Jules Simon' и 'Paul Deschanel', имеющих дивергентный тип распускания – цветение начинается из средней части сложного соцветия (от 7 и 8 парциальных соцветий) и продолжается одновременно к основанию и к верхушке (рисунок 2, 2).

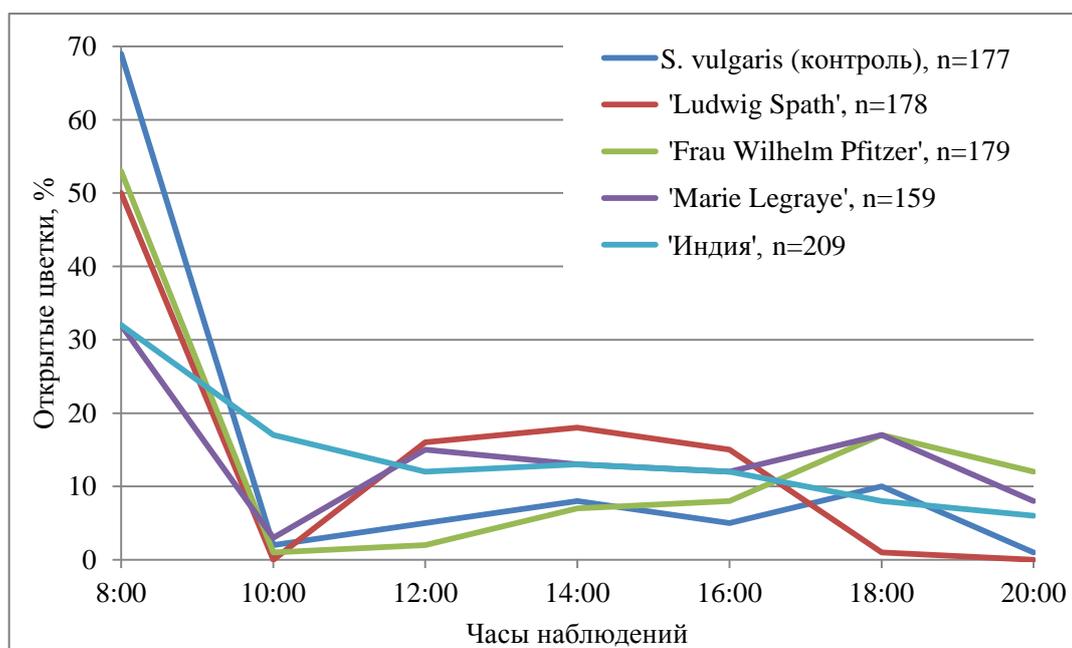
Продолжительность цветения одного соцветия: у видов и гибридов от 6 до 13 дней, у сортов *S. vulgaris* от 10 до 19. Соотношение цветков разных стадий раскрытия и их продолжительность жизни в сложном соцветии различны. У сортов *S. vulgaris* с махровой формой цветка в сравнении с сортами с простой формой цветка и другими видами и гибридами – большая доля и длительное прохождение стадий, предшествующих раскрытию цветка, меньшая доля открытых цветков в соцветии, что повышает их декоративность.

Большинство исследованных видов и культиваров *Syringa* имеют утренний тип раскрытия цветков. Максимум открытых цветков приходится на 8:00. У *S. × henryi* и большинства сортов *S. vulgaris* с махровой формой характерен длительный период, раскрытие преимущественно происходит к 8:00, а также с 14:00 до 16:00. У *S. wolfii* выявлен дневной тип раскрытия цветков, большая часть цветков раскрывается с 12:00 до 14:00 (рисунки 3–5).



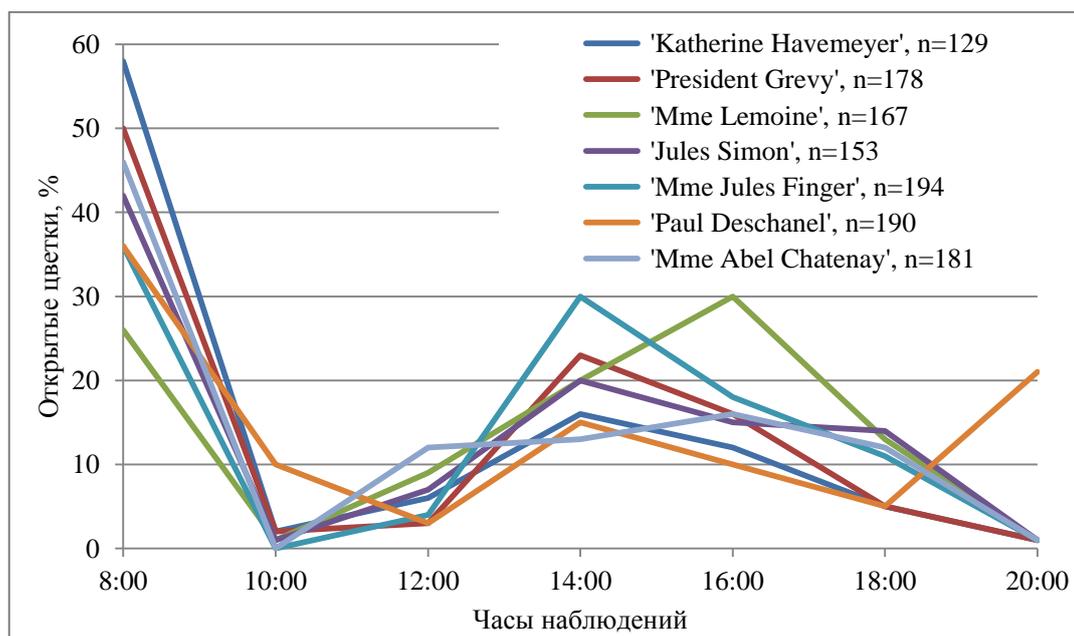
*n* – количество цветков под наблюдением, шт.

**Рисунок 3.** Динамика раскрытия цветков у видов и гибридов *Syringa* за весь период цветения, 2013 г. (%)



*n* – количество цветков под наблюдением, шт

**Рисунок 4.** Динамика раскрывания цветков у сортов *S. vulgaris* с простой формой цветка за весь период цветения, 2013 г. (%)



*n* – количество цветков под наблюдением, шт

**Рисунок 5.** Динамика раскрывания цветков у сортов *S. vulgaris* с махровой формой цветка за весь период цветения, 2013 г. (%)

В таблице представлены значения температуры и влажности воздуха, при которых наблюдалось обильное раскрывание цветков, а также множественные коэффициенты корреляции  $R$ , отражающие степень зависимости раскрывания цветков от включенных в регрессионную модель показателей микроклимата.

**Показатели микроклимата и результаты многофакторного  
регрессионного анализа цветения видов и культиваров *Syringa***

Вид, культивар	Мах количество открытых цветков при значении факторов		Значимый показатель микроклимата	R
	температура воздуха, °C	влажность воздуха, %		
<i>S. josikaea</i>	19,5–23,8	57–68	Температура, °C	0,71*
<i>S. emodi</i>	20,2–27,3	52–66	Температура, °C; влажность, %	0,86*
<i>S. wolfii</i>	27,3–29,4	45–52	Температура, °C	0,75*
<i>S. sweginzowii</i>	14,4–18,9	45–63	Температура, °C; влажность, %	0,75*
<i>S. villosa</i>	13,7–18,5	48–64	Температура, °C	0,86*
<i>S. × prestoniae</i>	18,2–23,2	49–75	Отсутствует	0,71*
<i>S. × henryi</i>	11,1–16,3	36–61	Температура, °C	0,89*
<i>S. vulgaris</i> (несортовая/контроль)	15,6–22,1	42–67	Влажность, %	0,72*
Сорта <i>S. vulgaris</i> с простой формой цветка				
'Ludwig Spath'	10,3–18,3	31–60	Влажность, %	0,82*
'Frau Wilhelm Pfitzer'	9,8–16,5	38–59	Температура, °C; влажность, %	0,81*
'Marie Legraye'	11,1–17,7	33–61	Отсутствует	0,79*
'Индия'	10,3–18,3	31–60	Отсутствует	0,69
Сорта <i>S. vulgaris</i> с махровой формой цветка				
'Katherine Havemeyer'	9,8–15,3	45–59	Температура, °C; влажность, %	0,87*
'President Grevy'	9,8–16,5	38–59	Температура, °C	0,76*
'Mme Lemoine'	10,3–18,3	31–60	Температура, °C	0,75*
'Jules Simon'	9,8–17,7	36–59	Температура, °C	0,74*
'Mme Jules Finger'	10,3–19,8	29–77	Температура, °C	0,76*
'Paul Deschanel'	9,8–17,6	34–59	Отсутствует	0,64
'Mme Abel Chatenay'	9,8–17,7	36–59	Отсутствует	0,56

R – множественный коэффициент корреляции, указывает на степень зависимости процесса цветения от указанного фактора.

\*  $R^2 > 0,50$  коэффициент детерминации, подтверждает значимость регрессионной модели.

Выявлена зависимость цветения от температуры и/или влажности воздуха у всех видов и гибридов (за исключением *S. × prestoniae*), а также у сортов *S. vulgaris* 'Frau Wilhelm Pfitzer', 'President Grevy', 'Mme Lemoine', 'Jules Simon', 'Mme Jules Finger', 'Ludwig Spath' и 'Katherine Havemeyer'.

### Посещаемость насекомыми

Несмотря на энтомофильность цветков исследованных видов и культиваров *Syringa* отмечена лишь эпизодичная посещаемость растений опылителями – *Apis mellifera* L. (Пчела медоносная), *Bombus hortorum* L. (Шмель садовый), *Bombus lucorum* L. (Шмель малый земляной) и посетителем – *Cetonia aurata* L. (Бронзовка золотистая).

## 3.2. Развитие и строение репродуктивных структур

### Формирование цветочных почек, развитие соцветий и цветков

Цветочные почки у исследованных видов и гибридов закладываются на концах однолетних побегов в год, предшествующий цветению: у *S. vulgaris* во второй декаде июля, *S. josikaea*, *S. emodi*, *S. wolfii*, *S. villosa* – в конце июля, у *S. × prestoniae* – в первой декаде августа, у *S. sweginzowii* и *S. × henryi* – в конце августа. Дифференциация пыльников у *S. villosa*, *S. vulgaris*, *S. sweginzowii* и *S. × henryi* происходит во второй декаде марта, *S. josikaea*, *S. emodi* и *S. wolfii* – в первой декаде апреля, *S. × prestoniae* – во второй декаде апреля. Дифференциация семязачатков соответствует премейотическому или мейотическому периодам развития пыльников.

### Строение и развитие мужских репродуктивных структур

Андроцей *Syringa* представлен двумя тычинками с пыльниками цилиндрической формы, появляющихся в виде бугорков из однородных меристематических клеток в генеративных почках. Первичная археспориальная ткань появляется в субэпидермальном слое пыльника: у *S. sweginzowii*, *S. villosa*, *S. vulgaris* и *S. × henryi* во второй декаде марта; у *S. josikaea*, *S. emodi* и *S. wolfii* – в первой декаде апреля; у *S. × prestoniae* – во второй декаде апреля (рисунок 6).

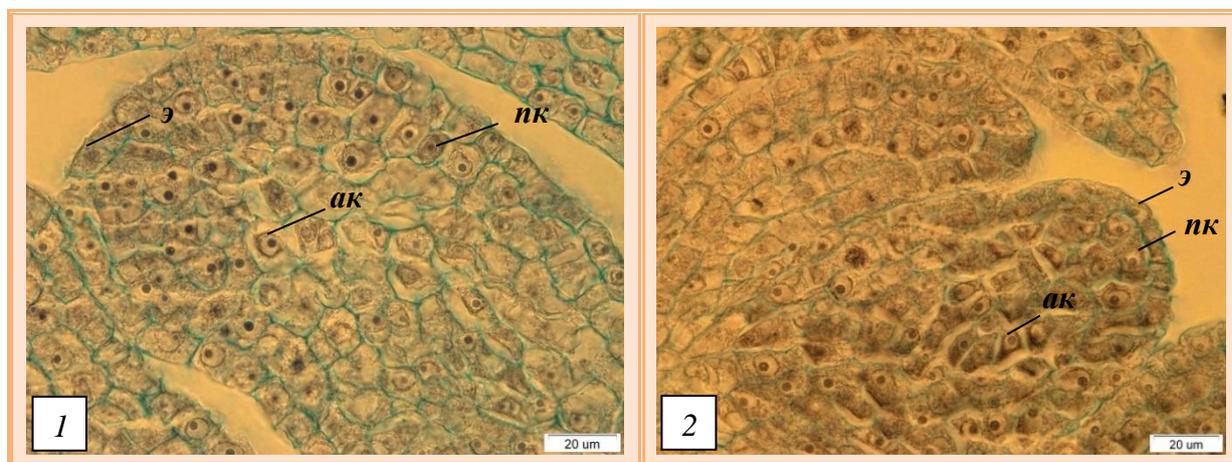
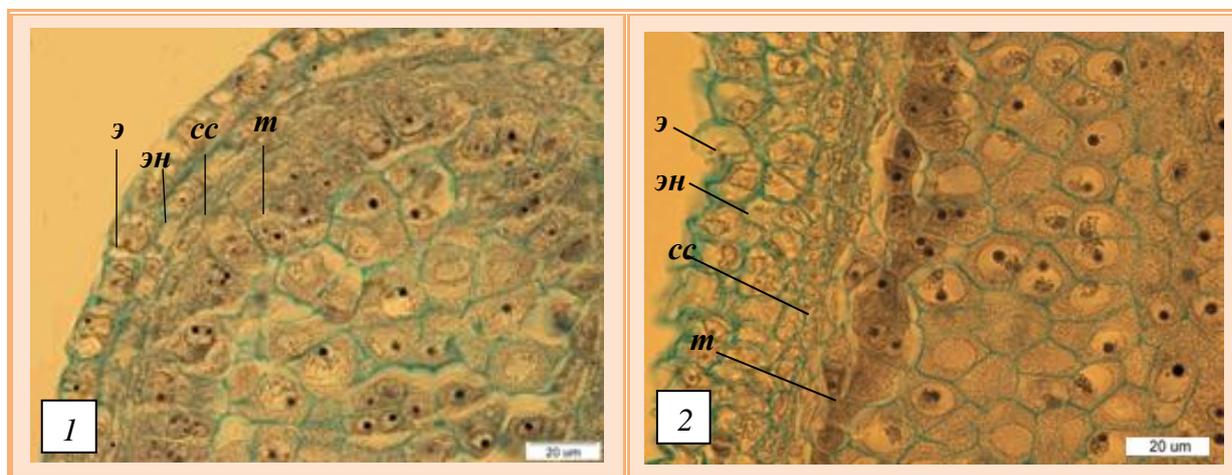


Рисунок 6. Археспориальная ткань в пыльниках

1 – *S. villosa*, цветочная почка 15.03.2014 (×1500); 2 – *S. josikaea*, цветочная почка 07.05.2014 (×1500); ак – археспориальная клетка; пк – париетальная клетка; э – эпидермис.

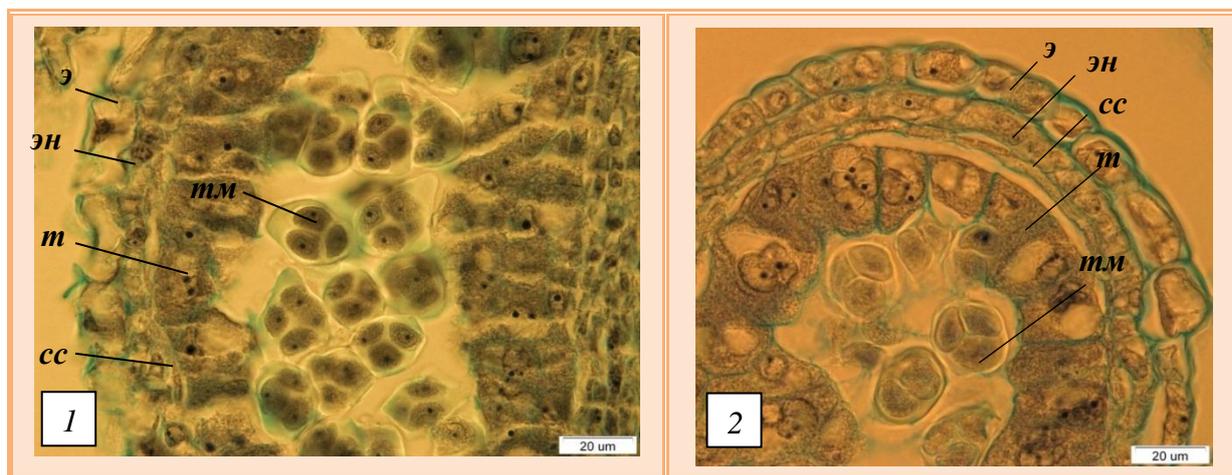
Стенка пыльника представлена эпидермисом, эндотецием, средним слоем и секреторным тапетумом. У большинства видов и гибридов формируется один ряд клеток среднего слоя, у *S. sweginzowii* отмечено образование двух рядов, у *S. vulgaris* – до четырех рядов (рисунок 7). Тапетум многоядерный, однослойный, в области связника – двуслойный, полностью окружает спорогенную ткань.



**Рисунок 7. Четырехслойная стенка пыльника**

1 – *S. sweginzowii*, бутон 1 мм ( $\times 1500$ ).); 2 – *S. vulgaris*, бутон 1 мм ( $\times 1500$ ); *сс* – средний слой; *т* – тапетум; *э* – эпидермис; *эн* – эндотеций.

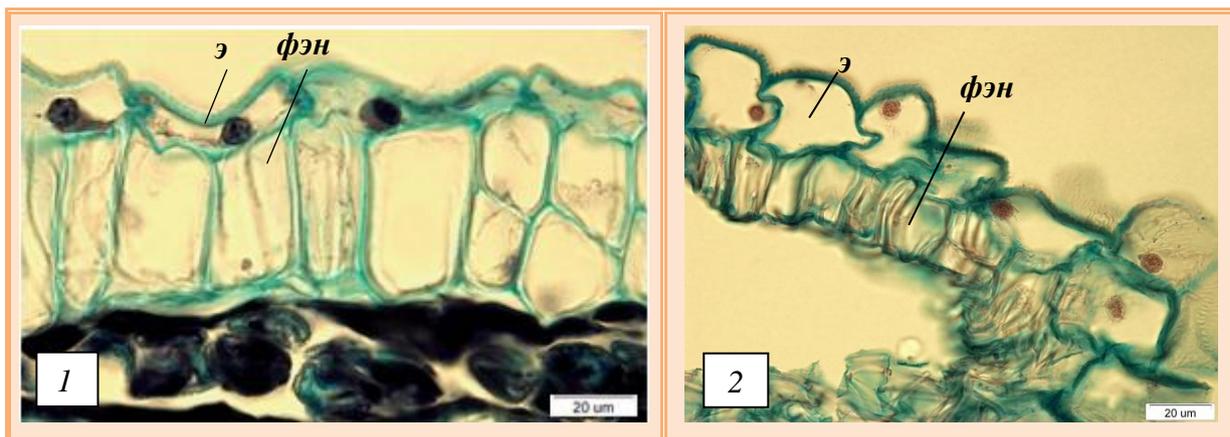
Тетрады микроспор образуются по симультанному типу. Расположение микроспор в тетрадах тетраэдрическое (рисунок 8).



**Рисунок 8. Тетрады микроспор**

1 – *S. villosa*, бутон 2 мм ( $\times 1500$ ); 2 – *S. \times prestoniae*, бутон 2 мм ( $\times 1500$ ); *т* – тапетум; *тм* – тетрады микроспор; *сс* – средний слой; *э* – эпидермис; *эн* – эндотеций.

Стенка зрелого пыльника образована эпидермисом и однослойным эндотецием. Клетки эпидермиса уплощены. Клетки эндотеция вытянуты в радиальном направлении, имеют фиброзные утолщения, ядра их лизируются (рисунок 9).

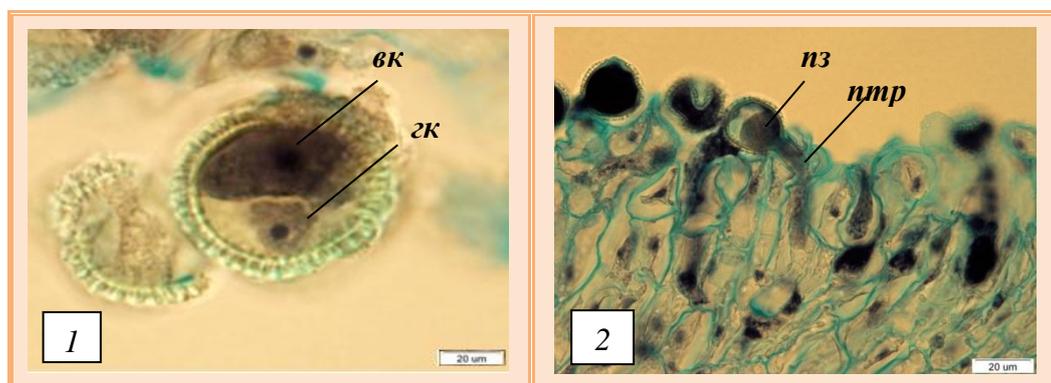


**Рисунок 9. Стенка зрелого пыльника**

1 – *S. sweginzowii*, бутон 9 мм ( $\times 1500$ ); 2 – *S. wolfii*, раскрывшийся бутон ( $\times 1500$ ); фэн – фиброзный эндотеций; э – эпидермис.

У *S. vulgaris* формируется нерегулярный двухслойный фиброзный эндотеций, клетки которого имеют неправильную форму. У *S. villosa* наряду с однослойным, также отмечен двухслойный эндотеций.

Пыльцевые зерна двухклеточные. Генеративная клетка в три раза меньше вегетативной, имеет сначала серповидную, затем линзовидную форму (рисунок 10, 1).

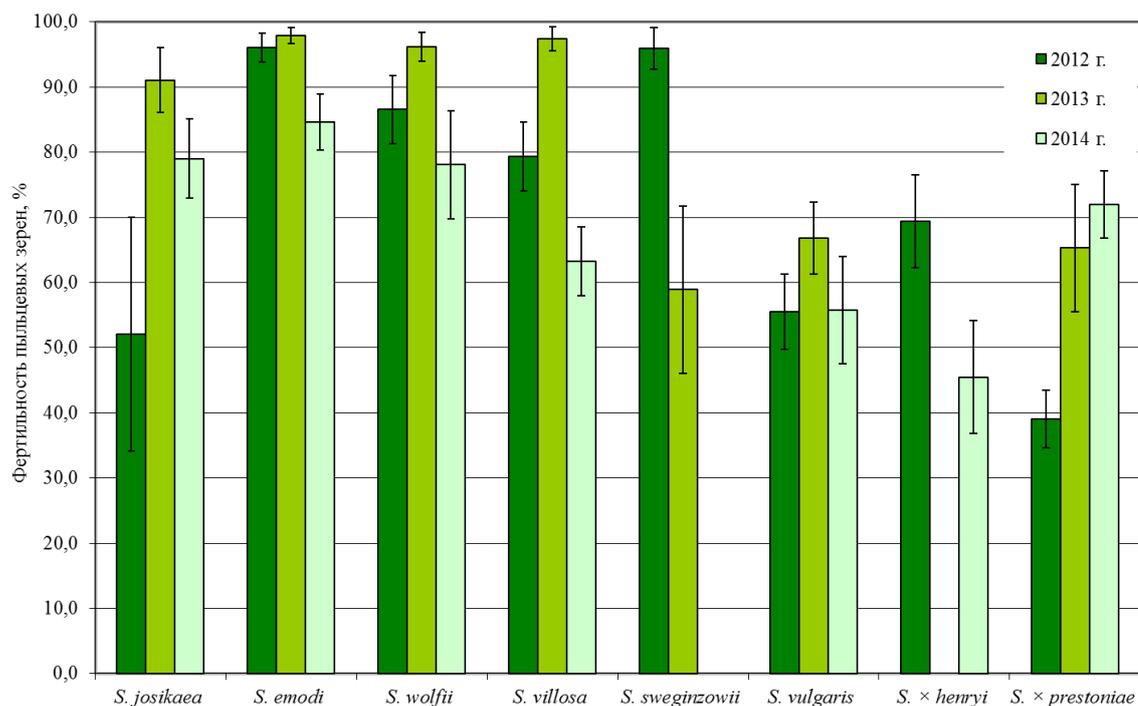


**Рисунок 10. Пыльцевые зерна**

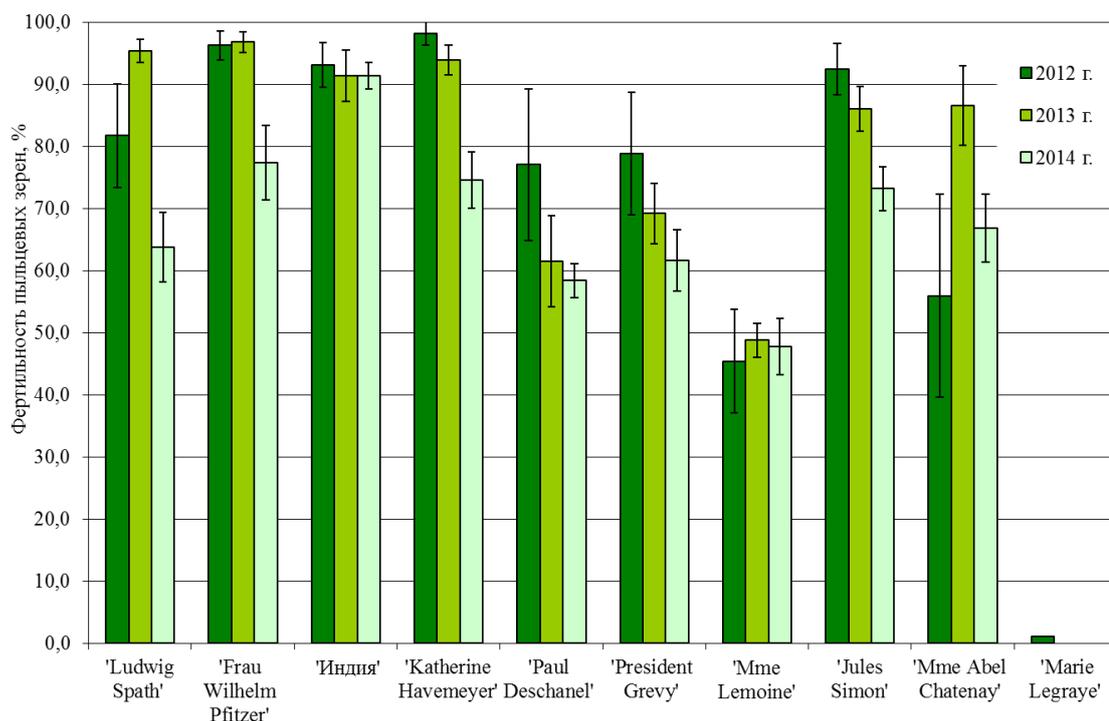
1 – *S. josikaea*, бутон 4 мм ( $\times 1500$ ); 2 – *S. emodi*, полуоткрытый цветок ( $\times 1500$ ); вк – вегетативная клетка; гк – генеративная клетка; пз – пыльцевое зерно; птр – пыльцевая трубка

Деление генеративной клетки происходит в пыльцевом зерне, находящемся на рыльце пестика непосредственно перед началом его прорастания в пыльцевую трубку (рисунок 10, 2).

Анализ фертильности пыльцевых зерен видов, гибридов и сортов *Syringa* за 2012–2014 гг. показал, что большая часть изученных растений имеет сравнительно высокую фертильность – более 50 % (рисунок 11, рисунок 12).



**Рисунок 11. Фертильность пыльцевых зерен видов и гибридов *Syringa* (2012–2014 гг.) (%)**



**Рисунок 12. Фертильность пыльцевых зерен сортов *S. vulgaris* (2012–2014 гг.) (%)**

У сорта *S. vulgaris* 'Marie Legraye' в 2013 и 2014 гг. все пыльцевые зерна стерильны, при этом пыльники имеют типичное для вида строение и окраску, а в 2012 г. наблюдались единичные фертильные пыльцевые зерна. У сорта 'Mme Jules Finger' во все годы исследований пыльники отсутствовали, их зачатки в генеративных почках не обнаружены.

### Строение и развитие женских репродуктивных структур

Для исследованных видов и гибридов *Syringa* характерен синкарпный гинецей. Завязь верхняя, двугнездная, образуется в результате срастания двух плодолистиков. В одной завязи закладываются редко 1–4 семязачатка, чаще два (рисунок 13).

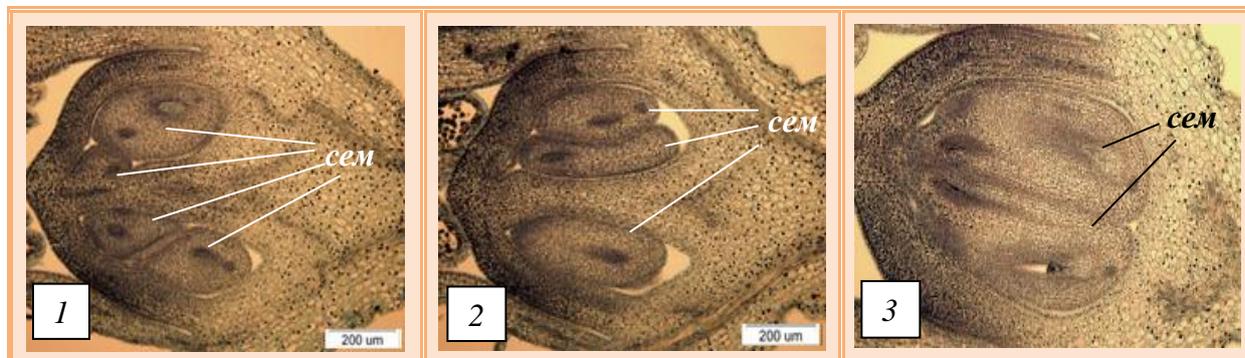


Рисунок 13. Семязачатки в завязи *S. wolfii*

1 – бутон 3 мм ( $\times 100$ ); 2 – бутон 4 мм ( $\times 100$ ); 3 – бутон 4 мм ( $\times 100$ ); *сем* – семязачаток.

Семязачатки анатропные, тенуинуцеллярные и унитегмальные (рисунок 14, 1).

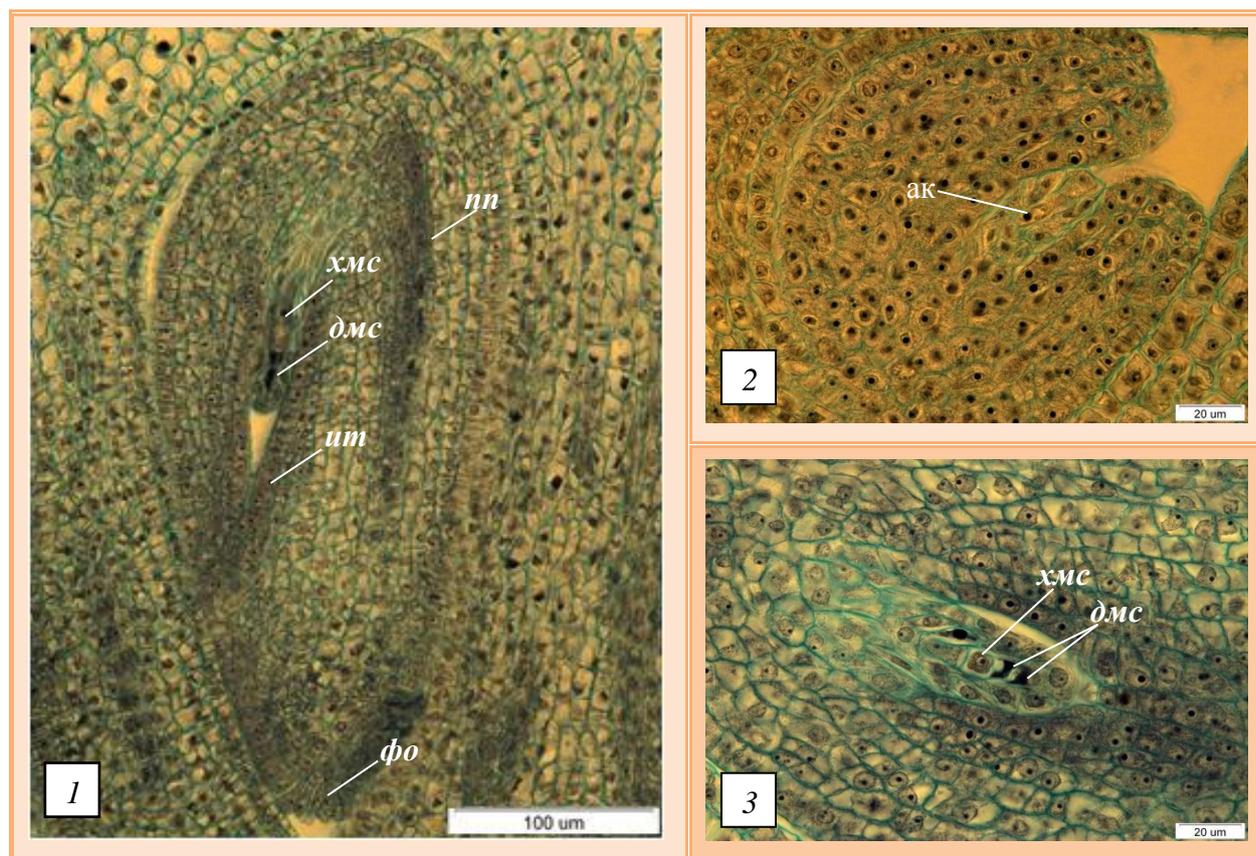


Рисунок 14. Строение и развитие семязачатков

1 – *S. wolfii*, семязачаток, бутон 3 мм ( $\times 400$ ); 2 – *S. villosa*, семязачаток, бутон, 3 мм ( $\times 1500$ ); 3 – *S. wolfii*, тетрада мегаспор в семязачатке, бутон 3 мм ( $\times 1500$ ); *ак* – археспориальная клетка; *дмс* – дегенирирующая мегаспора; *мс* – мегаспора; *нп* – нуцеллус; *ит* – интегументальный тапетум; *нп* – проводящий пучок; *фо* – фуникулярный obturator; *хмс* – халазальная мегаспора.

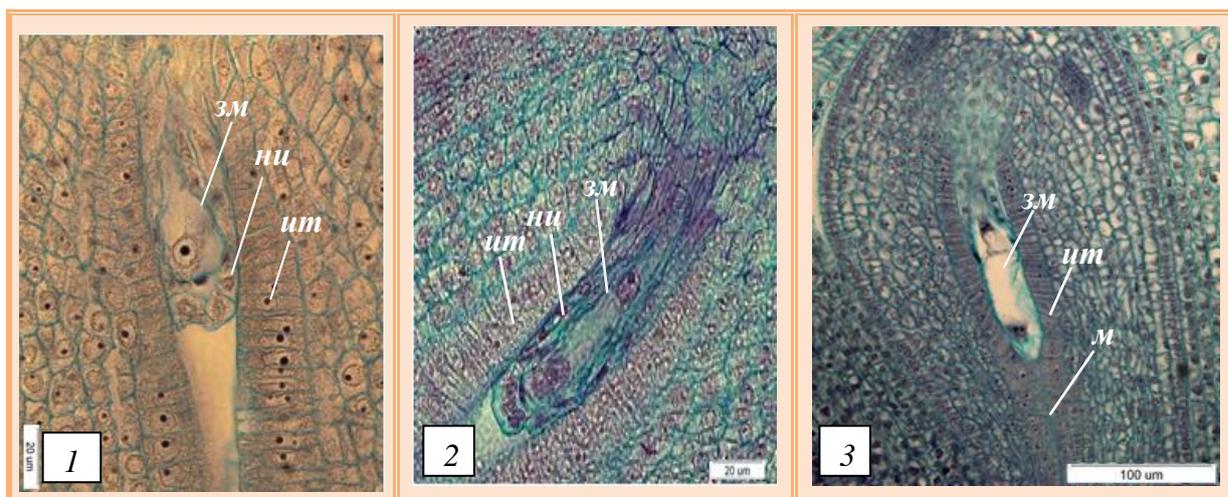
Нуцеллус представлен одним слоем из рано разрушающихся клеток. Единственный интегумент состоит из 9–12 слоев клеток. Интегументальный тапетум представлен слоем клеток вытянутой таблитчатой формы, дифференцируется в период мегаспорогенеза, окружает весь зародышевый мешок. Микропиле прямое, узкое, расположено на одной оси с халазой. У всех изученных видов и гибридов в основании фуникулуса имеются радиально вытянутые эпидермальные клетки, образующие фуникулярный обтуратор.

Проводящий пучок состоит из 3–4 слоев удлиненных прокамбиальных клеток; у *S. emodi* и *S. × prestoniae* дифференцируется по направлению к халазе, у *S. wolfii*, *S. sweginzowii*, *S. josikaea*, *S. villosa* и *S. × henryi* проходит через халазу.

Археспориальная клетка одна, закладывается у большинства исследованных видов и гибридов в третьей декаде мая, у *S. villosa* – во второй декаде мая (рисунок 14, 2).

Тетрада мегаспор линейная, функциональная мегаспора – халазальная (рисунок 14, 3).

Митотические деления в зародышевом мешке наблюдались у всех видов в бутонах от 3 до 5 мм, у *S. vulgaris* – в открытых цветках (рисунок 15).

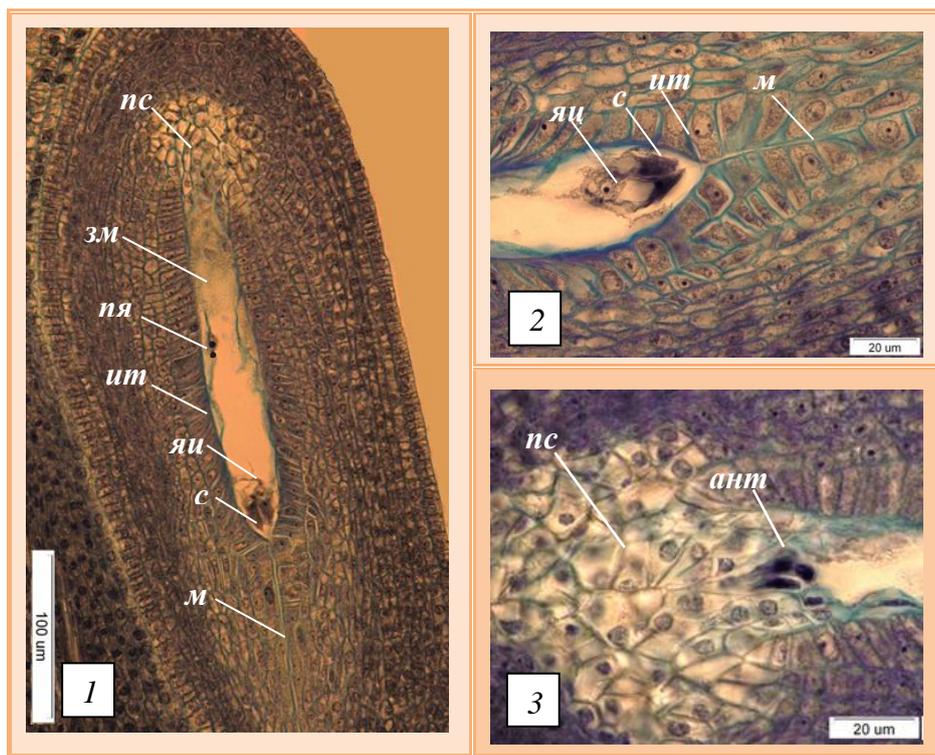


**Рисунок 15. Зародышевые мешки**

1 – *S. × prestoniae*, одноядерный зародышевый мешок, бутон 5 мм ( $\times 1500$ ); 2 – *S. × henryi*, двухъядерный зародышевый мешок, бутон 5 мм ( $\times 1500$ ); 3 – *S. wolfii*, четырехъядерный зародышевый мешок, бутон 4 мм ( $\times 1500$ ); зм – зародышевый мешок; ит – интегументальный тапетум; м – микропиле; ни – нуцеллус.

Зрелый зародышевый мешок вытянутой формы; состоит из яйцеклетки и двух синергид в микропиллярной части, центральной клетки с двумя полярными ядрами, трех антипод в халазальной части (рисунок 16).

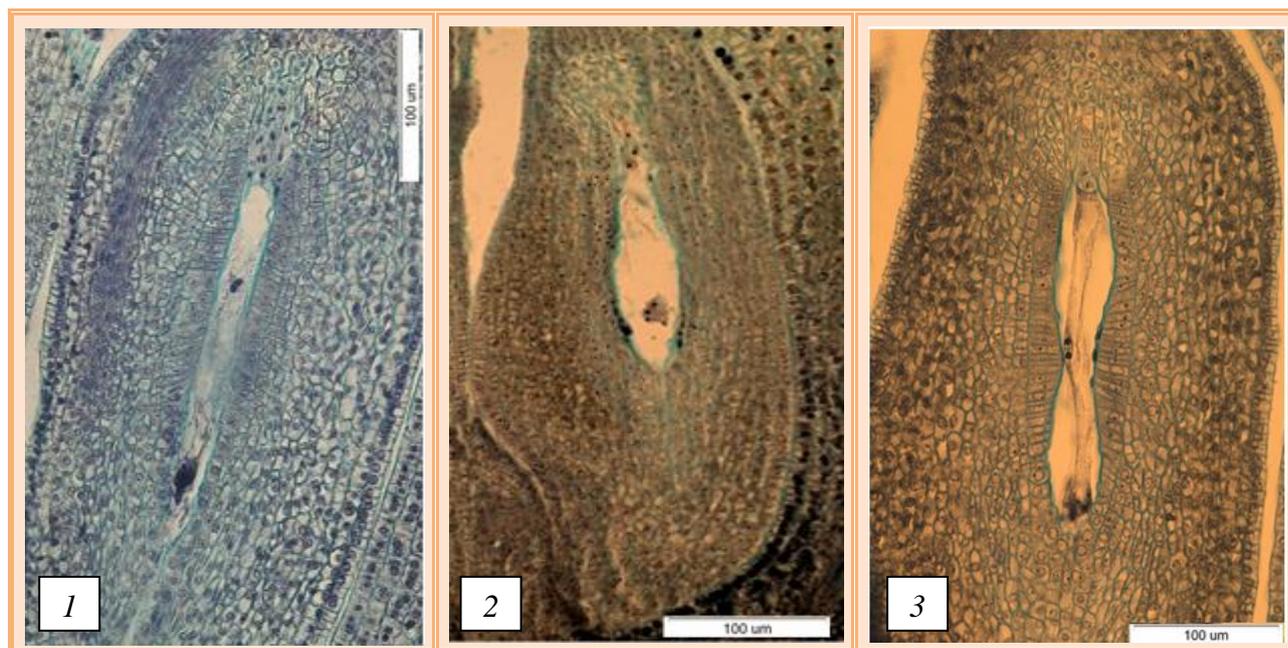
Таким образом, зародышевый мешок у изученных видов и гибридов моноспориический, развивается по Polygonum-типу.



**Рисунок 16. Зрелый зародышевый мешок *S. sweginzowii***

1 – зрелый зародышевый мешок, бутон 9 мм ( $\times 400$ ); 2 – яйцеклетка и синергиды, бутон 9 мм ( $\times 1500$ ); 3 – антиподы, раскрывшийся бутон ( $\times 1500$ ); ант – антиподы; зм – зародышевый мешок; ит – интегументальный тапетум; м – микропиле; нп – постамент; ня – полярные ядра; с – синергида; яц – яйцеклетка.

У *S. villosa* центральная часть зародышевого мешка расширена (рисунок 17, 2), у *S. josikaea* и *S.  $\times$  prestoniae* центральная часть более узкая, халазальная и микропиллярная расширены (рисунок 17, 3).



**Рисунок 17. Зрелые зародышевые мешки**

1 – *S. emodi*, полуоткрытый цветок ( $\times 400$ ); 2 – *S. villosa*, бутон 5 мм ( $\times 400$ ); 3 – *S.  $\times$  prestoniae*, открытый цветок ( $\times 400$ ).

Оплодотворение *Syringa* двойное, порогамное. Один спермий сливается с яйцеклеткой, формируя зиготу, второй – с центральной клеткой или с вторичным ядром или двумя полярными ядрами, образуя первичную клетку эндосперма.

Слияние полярных ядер обнаружено до момента оплодотворения на стадии бутона (*S. wolfii*, *S. emodi*, *S. sweginzowii*), полуоткрытого цветка (*S. josikaea*) и открытого цветка (*S. villosa*, *S. × prestoniae*, *S. × henryi*).

Нарушениями в развитии зародышевого мешка является деформация интегументального тапетума у *S. villosa*, остановка в развитии зародышевых мешков на разных стадиях в полноценно сформированных семязачатках у *S. vulgaris*.

### Соотношение развития мужских и женских репродуктивных структур

Результаты цитоэмбриологических исследований указывают на более раннее начало развития мужской репродуктивной сферы при формировании генеративных почек и развитии бутонов, наблюдения в период цветения указывают на более раннее созревание пестика.

Рыльцевую стадию у всех видов и гибридов наблюдали в закрытом бутоне за 2–3 дня до раскрытия цветка. Тычиночная стадия обнаружена у *S. wolfii* и *S. × henryi* в бутоне, у *S. × prestoniae* в полуоткрытом цветке (рисунок 18), у остальных видов – в раскрывшемся бутоне.

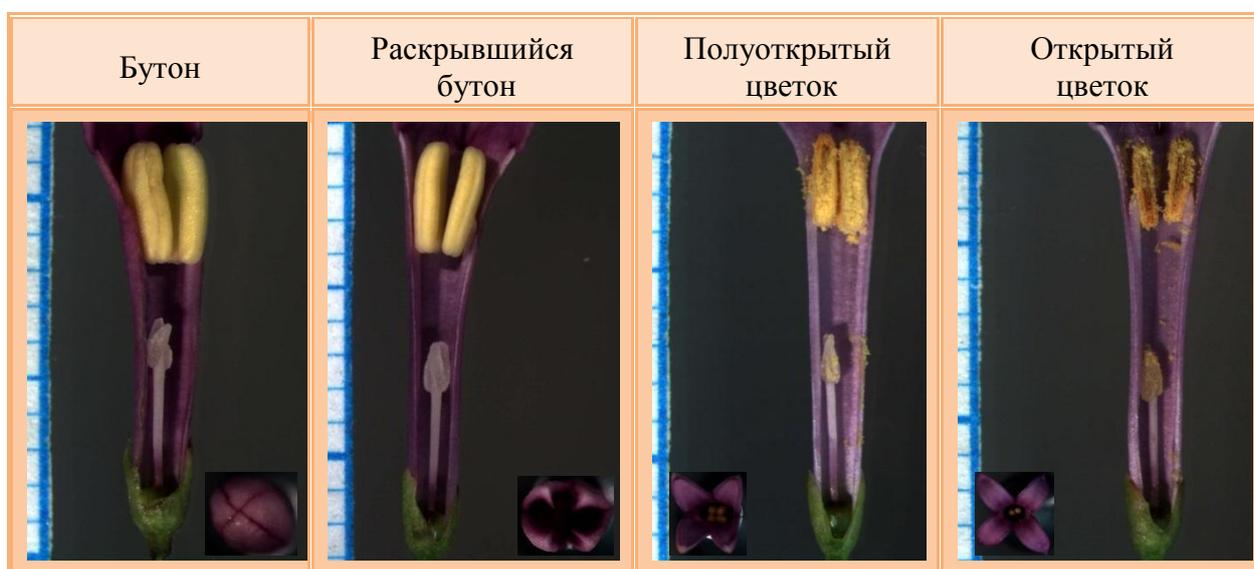


Рисунок 18. Тычиночная и рыльцевая фазы на разных стадиях развития цветка у *S. × prestoniae*

### Плодоцветение

Виды, гибриды и сорта *Syringa* в условиях свободного опыления имеют низкую завязываемость плодов (от 1 до 44,6 %). Более низкой завязываемостью плодов характеризуются сорта *S. vulgaris*, плодоцветение за все годы исследований не превысило 13,7 %. Совсем не завязывают плоды сорта 'Mme Jules Finger', 'Marie Legraye', 'Mme Abel Chatenay' и 'Jules Simon'. Плодоцветение *S. vulgaris* (несортовая) изменялось в пределах от 1,7 до 4,6 %. У других видов и гибридов завязываемость плодов составила в 2012 г.

от 18 % (*S. wolfii*) до 44,3 % (*S. emodi*), в 2013 г. от 1,1 % (*S. sweginzowii*) до 22,6 % (*S. villosa*), в 2014 г. от 1,4 % (*S. villosa*) до 44,6 % (*S. emodi*).

При изоляции соцветий плоды не завязываются или завязываются единично (плодоцветение от 0 до 12,8 %). Семена в таких плодах обычно морфологически сформированы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключении обсуждаются особенности системы размножения у представителей рода *Syringa*.

Результаты исследований репродуктивной биологии видов и культиваров *Syringa* в г. Перми могут быть учтены в селекционной работе для создания новых форм и сортов, характеризующихся высокими декоративными качествами в сочетании с разными сроками и продолжительностью цветения.

## ВЫВОДЫ

1. У исследованных видов и культиваров *Syringa* выявлены существенные отличия в строении цветков и соцветий. По форме цветков – простые и махровые; по числу цветков в соцветии – у видов и межвидовых гибридов от 115 до 1815 шт., у сортов от 170 до 411 шт.; по числу парциальных соцветий – у видов и гибридов от 15 до 23 шт., у сортов от 14 до 24 шт.; тип распускания цветков в соцветии – акропетальный и дивергентный.

2. Изученные виды и культивары *Syringa* характеризуются различными сроками цветения. В разные годы наблюдений цветение продолжалось с 12.05 по 25.06. Продолжительность цветения куста у видов и межвидовых гибридов варьирует от 8 до 19 дней, у сортов *S. vulgaris* от 13 до 26 дней; продолжительность цветения соцветия у видов и межвидовых гибридов – от 6 до 13 дней, у сортов *S. vulgaris* от 10 до 19 дней.

3. Выявлены особенности в суточном ходе цветения: большинство видов и межвидовых гибридов *Syringa*, а также сорта *S. vulgaris* с простой формой цветка имеют утренний тип раскрытия цветков, максимум открытых цветков приходится на 8:00. У *S. × henryi* и большинства сортов *S. vulgaris* с махровой формой раскрытие цветков происходит преимущественно утром к 8:00, а также с 14:00 до 16:00. У *S. wolfii* выявлен дневной тип раскрытия цветков, большая часть цветков раскрывается с 12:00 до 14:00.

4. В развитии и строении мужских репродуктивных структур у видов и межвидовых гибридов *Syringa* выявлены черты, типичные для семейства *Oleaceae* и рода *Syringa*, и отличительные черты: даты сезонной дифференциации стенки пыльников и закладки археспория при развитии генеративных почек и бутонов; варьирующее число средних слоев и эндотеция в стенке пыльников.

5. В развитии и строении женских репродуктивных структур у видов и межвидовых гибридов *Syringa* выявлены черты, типичные для семейства *Oleaceae* и рода *Syringa*, и отличительные черты: даты сезонной закладки плодолистиков и археспория; расположение проводящего пучка в тканях семязачатков; варьирующее число слоев интегумента; форма зрелого зародышевого мешка.

6. К нарушениям в развитии репродуктивных структур следует отнести недоразвитые зародышевые мешки в полноценно сформированных семязачатках у *S.vulgaris*, деформацию интегументального тапетума у *S. villosa*, отсутствие пыльников у сорта *S.vulgaris* 'Mme Jules Finger' и 100 % стерильные пыльцевые зерна у сорта *S.vulgaris* 'Marie Legraye'.

7. Цветки видов и межвидовых гибридов *Syringa* дихогамны, физиологически протогиничны. Рыльца созревают в бутоне до раскрытия цветков. Тычиночная фаза накладывается на рыльцевую фазу, что не исключает как автогамию, так и гейтоногамию при наличии самосовместимости.

8. Завязываемость плодов невысокая, в условиях свободного опыления составляет от 1 до 44,6 %. Более низкой завязываемостью плодов характеризуются сорта *S. vulgaris*, плодоцветение за все годы исследований не превысило 13,7 %. Совсем не завязывают плоды сорта *S.vulgaris* 'Mme Jules Finger', 'Marie Legraye', 'Mme Abel Chatenay' и 'Jules Simon'. В условиях изоляции завязывается от 0 до 12,8 % плодов.

### Список публикаций по теме диссертации

Публикации из перечня рецензируемых научных журналов и изданий для опубликования основных научных результатов диссертаций:

1. **Жакова С.Н.** Биология цветения сортов *Syringa vulgaris* L. / **С.Н. Жакова**, Л.В. Новоселова // Современные проблемы науки и образования. – 2014. – № 6; URL: <http://www.science-education.ru/12016177> (дата обращения: 13.12.2014).

2. **Жакова С.Н.** Эмбриологические особенности строения и развития семязачатков и зародышевых мешков некоторых видов *Syringa* L. / **С.Н. Жакова**, Л.В. Новоселова // Современные проблемы науки и образования. – 2014. – № 6; URL: <http://www.science-education.ru/120-16959> (дата обращения: 20.01.2015).

Другие публикации:

1. **Жакова С.Н.** Репродуктивная биология сирени. Морфологические особенности и качество пыльцевых зерен видов, гибридов и сортов / **С.Н. Жакова**, Л.В. Новоселова, И.В. Карпович // Эмбриология, генетика и биотехнология: материалы IV Международной школы для молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология». – Пермь, Ижевск: ИП Пермьяков С.А. – 2012. – С. 164–170.

2. Новоселова Л.В. Характеристика пыльцевых зерен видов и сортов сирени из сирингария Пермского государственного национального исследовательского университета/ Л.В. Новоселова, **С.Н. Жакова**, И.В.

Карпович // Тезисы докладов II (X) Международной Ботанической Конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге 11–16 ноября 2012 г. – СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ». – 2012. – С. 134.

3. **Жакова С.Н.** Плодоцветение видов, гибридов, сортов *Syringa* L. в сирингарии Ботанического сада ПГНИУ / С.Н. Жакова, Л.В. Новоселова, И. В. Карпович // Вестник Пермского университета. Сер.: Биология. – 2013. – № 3. – С.12–17.

4. **Жакова С.Н.** Плодоцветение сортов сирени обыкновенной в сирингарии ботанического сада имени профессора А.Г. Генкеля / С.Н. Жакова, А.В. Иванова // Материалы LXXIV Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых, аспирантов, студентов «Молодежная наука 2014: Технологии, инновации». – Пермь: ФГБОУ ВПО Пермская ГСХА. – 2014. – С. 132–135.