



УДК 581.3

Эмбриологические особенности бобовника анагировидного (*Laburnum anagyroides* Medik.)

С. Н. Тимофеева, О. И. Юдакова

Тимофеева Светлана Николаевна, ведущий биолог лаборатории биотехнологии и репродуктивной биологии, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, timofeevasn@mail.ru

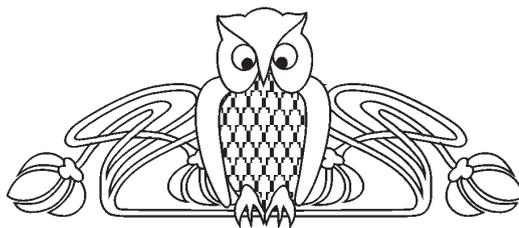
Юдакова Ольга Ивановна, доктор биологических наук, заведующий кафедрой генетики, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, yudakovaoi66@gmail.com

Laburnum anagyroides Medik. (Leguminosae) – перспективное декоративное древесное растение родом из Средиземноморья. При интродукции в Нижнем Поволжье характеризуется следующими показателями семенного размножения: потенциальная семенная продуктивность – $5,24 \pm 0,08$ семян на 1 завязь, реальная семенная продуктивность – $1,53 \pm 0,05$ семян на 1 плод, коэффициент эффективности репродукции – 29,2%. Семена быстро переходят в состояние глубокого физического покоя, из которого не могут самостоятельно выйти весной. Низкая всхожесть интактных семян не превышает 10%, что является одной из причин отсутствия самосева.

Ключевые слова: пыльца, зародышевые мешки, семенная продуктивность, физический покой семян, *Laburnum anagyroides*.

DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-1-81-84>

Интродукция является одним из способов увеличения разнообразия пищевых, лекарственных и декоративных растений. Ее успешность определяется совокупностью многих факторов, в том числе и эффективностью репродуктивной системы растения в новых эколого-климатических условиях. К числу видов, сложности с естественным размножением которых препятствуют их широкому практическому использованию, относится бобовник анагировидный (*Laburnum anagyroides* Medik., Leguminosae) – средиземноморское высоко декоративное и лекарственное древесное растение [1, 2]. В России его выращивают на Кавказе и в Крыму с XVIII в., но в более северных регионах он до сих пор представлен лишь единичными экземплярами в ботанических садах. Дело в том, что искусственное вегетативное размножение *L. anagyroides* неэффективно, а в районах, эколого-климатические условия которых отличаются от его естественного ареала, он не размножается самосевом и не образует корневой поросли [3]. Для выявления причин, осложняющих семенное размножение *L. anagi-*



roides при интродукции в Нижнем Поволжье, был проведен цитозембриологический анализ растений и изучены процессы прорастания семян в лабораторных условиях.

Материал и методы исследования

Объектом исследования послужили растения *L. anagyroides*, произрастающие в дендрарии УНЦ «Ботанический сад» СГУ имени Н. Г. Чернышевского ($51^{\circ}32'$ с. ш., $46^{\circ}00'$ в. д.). Соцветия фиксировали ацетоалкоголем (3 : 1) темпорально каждые 2 сут., начиная с образования бутонов длиной 2 мм и заканчивая увяданием цветков. Структуру пыльцевых зерен и семязачатков исследовали на препаратах, приготовленных методом просветления растительных тканей [4]. Степень дефектности пыльцы (СДП) определяли как отношение дефектных пыльцевых зерен к общему количеству исследованных. Препараты анализировали с помощью фазово-контрастного микроскопа «AxioStar Plus» (С. Zeiss, Германия). Статистическую обработку результатов осуществляли с использованием программ Microsoft Office Excel 2010.

Результаты и их обсуждение

Цветение *L. anagyroides* в условиях Нижнего Поволжья начинается в третьей декаде мая при устойчивом переходе среднесуточных температур через $+15^{\circ}$ С и продолжается около 3 недель. Цветки длиной $15,32 \pm 0,18$ мм и шириной $14,87 \pm 0,20$ мм распускаются в соцветиях преимущественно акропетально.

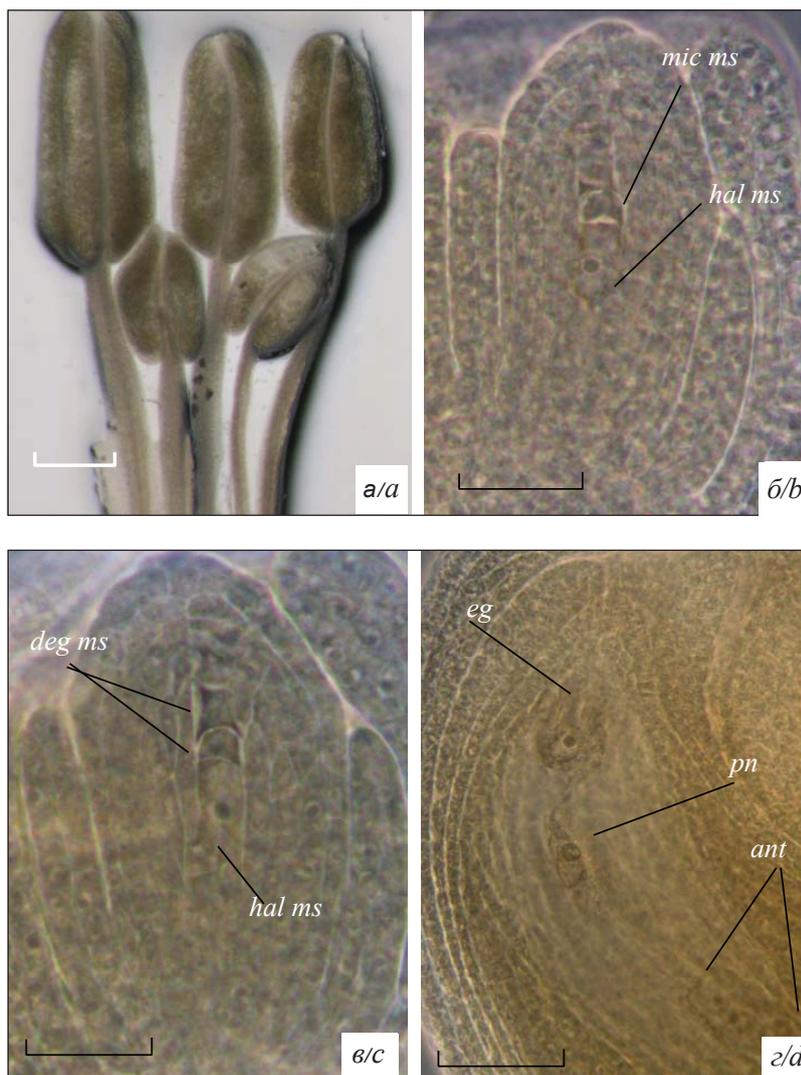
Андроцей состоит из 10 сросшихся тычинок двух типов, которые чередуются друг с другом: 1) с длинной тычиночной нитью и крупным пыльником; 2) с короткой тычиночной нитью и небольшим пыльником (рисунок, а). Пыльцевые зерна трехпоровые, округлой формы, диаметром $24,1 \pm 1,5$ мкм. Качество пыльцы высокое, средняя СДП растений – 15,4%. В одной завязи формируется в среднем $5,2 \pm 0,1$ кампилотропного семязачатка. Соотношение количества пыльцевых зерен и количества семязачатков (*P/O ratio*) составляет 1440, что характерно для факультативных аллогамов [5]. Семязачатки



красинуцеллятные с толстостенным массивным нуцеллусом. В семязачатках закладывается единственная археспориальная клетка, в результате переклиналильного деления которой образуются мегаспороцит и кроющая (париетальная) клетка, которая дегенерирует.

Данные о типе развития мегагаметофита у *L. anagyroides* противоречивы. L. Guignard [6] причислил *L. anagyroides* к видам с Polygonum-типом развития зародышевого мешка, отмечая,

что для него характерно формирование не тетрад, а триад мегаспор. Позднее D. H. Jr. Rembert [6] описал зародышевый мешок *L. anagyroides* как биспорический, двумитозный, биполярный (Allium-тип). В ходе проведенного нами анализа на стадии спорогенеза были обнаружены диады мегаспор с дегенерирующей микропиллярной клеткой (см. рисунок, б) и триады с функциональной халазальной клеткой и двумя дегенерирующими микропиллярными клетками



Генеративные структуры и органы *L. anagyroides*: а – тычинки; б – диада мегаспор с дегенерирующей микропиллярной клеткой (*mic ms*) и функциональной халазальной (*hal ms*); в – триада мегаспор с двумя дегенерировавшими клетками (*deg ms*); г – зрелый зародышевый мешок (*eg* – яйцеклетка, *pn* – полярные ядра, *ant* – антиподы). Масштабная линейка: а – 1 мм; б–г – 50 мкм

Generative structures and organs of *L. anagyroides*: а – stamens; б – dyad of megaspores with a degenerated micropilar cell (*mic ms*) and functional chalazal cell (*hal ms*); в – triad of megaspores with two degenerated cells (*deg ms*); д – mature embryo sac (*eg* – egg cell, *pn* – polar nuclei, *ant* – antipodes). Scale bar: а – 1 mm; б–д – 50 μm



(см. рисунок, в). Их наличие указывает на моноспорический тип развития зародышевого мешка, а биполярность и восьмиядерность зрелых мегаспорофитов (см. рисунок, з) – на Polygonum-тип. Следует отметить, что образование вместо тетрады триад мегаспор характерно для видов рода *Cytisus*, к которому ранее относили *L. anagyroides* [7]. У *Cytisus multiflorus* и *C. striatus*, так же как и у *L. anagyroides*, микропилярная клетка диады мегаспор не делится и дегенерирует, второе деление мейоза происходит только в халазальной клетке диады и завершается образованием двух изолированных клеток.

Зрелый зародышевый мешок *L. anagyroides* биполярный, восьмиядерный, семиклеточный (см. рисунок, з). В микропилярной части зародышевого мешка располагается яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид, в халазальной части – три одноядерные антиподы. Полярные ядра до оплодотворения не сливаются. Зародыш и эндосперм развиваются в результате оплодотворения. Эндоспермогенез нуклеарного типа.

Мегагаметофитов аномального строения, нарушений эмбрио- и эндоспермогенеза, а также эмбриологических признаков апомиксиса не зарегистрировано. Вместе с тем в семязачатках отцветающих соцветий, наряду с зародышевыми мешками, которые находились на завершающих стадиях эмбрио- и эндоспермогенеза, были обнаружены неоплодотворенные дегенерирующие зародышевые мешки. При потенциальной семенной продуктивности $5,2 \pm 0,1$ семязачатков на завязь реальная семенная продуктивность составила лишь $1,53 \pm 0,05$ семени на плод.

Зрелые плоды *L. anagyroides* – сухие голые бобы длиной $3,28 \pm 0,04$ см и шириной $1,01 \pm 0,01$ см. Вес 1000 семян – $16,44 \pm 0,21$ г, средний вес 100 семян – $1,65 \pm 0,02$ г. В выполненных семенах зародыш нормально развитый, дифференцированный, состоит из радикулы, гипокотила, двух семядолей и почечки. Несмотря на нормальное строение, при проращивании в лабораторных условиях прорастали лишь единичные семена, количество проросших семян через 1 месяц не превышало 10%. Остальные, несмотря на их нормальное строение, даже не набухали, что свидетельствует о водонепроницаемости семенной оболочки. Особое строение семенной кожуры, делающее ее полностью водо- и газонепроницаемой, характерно для многих бобовых. В таких семенах у зародыша развивается состояние глубокого покоя, из которого он может выходить под действием видо-специфических биотических или абиотических

факторов. Для выведения семян из состояния покоя искусственно нарушают целостность семенной кожуры путем скарификации (механической или кислотной) или температурной стратификации. Для преодоления физического покоя семян у *L. anagyroides* наиболее эффективным оказалось высокотемпературное воздействие на них горячей водой ($+90^\circ \text{C}$) в течение 20 мин, что увеличило количество проросших семян в среднем до 80% [8].

Заключение

Проведенное исследование показало, что природно-климатические условия Нижнего Поволжья не препятствуют завязыванию у *L. anagyroides* полноценных семян. Выявленное невысокое значение соотношения количества развившихся семян и количества семязачатков (эффективность репродукции = 29,2%) в целом характерно для древесных форм [5]. Поскольку *L. anagyroides* является факультативным аллогамом, одной из возможных причин, снижающих коэффициент репродукции у изученных растений, может быть осложнение перекрестного опыления из-за разобщенности экземпляров на территории Ботанического сада. Даже при невысоких значениях коэффициента эффективности репродукции большое количество соцветий и цветков в них позволяет растениям в генеративной фазе развития ежегодно производить до 1000 и более полноценных семян. Однако получить посадочный материал *L. anagyroides* можно только в лабораторных и тепличных условиях после температурной стратификации семян.

Список литературы

1. Hewood V. H. Flowering plants of the world. Batsford : Oxford University Press, 1993. 336 p.
2. Sato H., Tahara S., Ingham J. L., Dziedzic S. Z. Isoflavones from pods of *Laburnum anagyroides* // Phytochemistry. 1995. Vol. 39, № 3. P. 673–676.
3. Балабушка В. К. Результаты испытания регуляторов роста при размножении древесных интродуцентов летними черенками // Бюл. ГБС. 1990. № 156. С. 65–67.
4. Юдакова О. И., Гуторова О. В., Беляченко Ю. А. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2012. 38 с.
5. Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. : КМК, 2008. 350 с.
6. Rembert D. H. Jr. Megasporeogenesis in *Laburnum anagyroides* Medic. – a case of bisporic development in Leguminosae // Transactions of the Kentucky Academy of Science. 1966. Vol. 27. P. 47–50.



7. Rodriguez-Riano T., Valtuena F. J., Ortega-Olivencia A. Megasporogenesis, Megagametogenesis and ontogeny of the aril in *Cytisus striatus* and *C. multiflorus* (Leguminosae : Papilionoideae) // *Annals of botany*. 2006. Vol. 98. P. 777–791.
8. Тимофеева С. Н., Юдакова О. И., Эльконин Л. А. Преодоление физического покоя семян бобовника анагировидного *in vivo* и в культуре *in vitro* // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 1. С. 30–35. DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-1-30-35

Образец для цитирования:

Тимофеева С. Н., Юдакова О. И. Эмбриологические особенности бобовника анагировидного (*Laburnum anagyroides* Medik.) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2020. Т. 20, вып. 1. С. 81–84. DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-1-81-84>

Embryological Features of *Laburnum anagyroides* Medik.

S. N. Timofeeva, O. I. Yudakova

Svetlana N. Timofeeva, <https://orcid.org/0000-0003-1391-6803>, Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, timofeevasn@mail.ru

Olga I. Yudakova, <https://orcid.org/0000-0003-1391-6803>, Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, yudakovaoi@info.sgu.ru

Laburnum anagyroides Medik. (Leguminosae) is a promising ornamental woody plant, which is native to the Mediterranean. It is characterized by the following indicators of seed reproduction during introduction in the Lower Volga region: potential seed productivity is 5.24 ± 0.08 ovules on 1 ovary, real seed productivity is 1.53 ± 0.05 seeds per 1 fruit, the reproduction efficiency coefficient is 29.2%. Seeds quickly pass into a state of deep physical rest and cannot independently leave this state in spring. Germination of both freshly-harvested and long-stored intact seeds does not exceed 10%. This is one of the reasons for the lack of self seeding.

Keywords: pollen, embryo sac, seed productivity, seed dormancy, *Laburnum anagyroides*.

Reference

1. Hewood V. H. *Flowering plants of the world*. Batsford, Oxford University Press, 1993. 336 p.
2. Sato H., Tahara S., Ingham J. L., Dziedzic S. Z. Iso-

flavones from pods of *Laburnum anagyroides*. *Phytochemistry*, 1995, vol. 39, no. 3, pp. 673–676.

3. Balabushka V. K. Results of growth regulators tested during reproduction of tree introductions by summer cuttings. *Byulleten GBS*, 1990, vol. 156, pp. 65–67 (in Russian).
4. Yudakova O. I., Gutorova O. V., Belyachenko Yu. A. *Metody issledovaniya reproduktivnykh struktur i organov rasteniy* [Methods of investigation of reproductive plant structures and organs]. Saratov, Izd-vo Sarat. un-ta, 2012. 38 p. (in Russian).
5. Shamrov I. I. *Semyzachatok tsvetkovykh rasteniy: stroenie, funktsii, proiskhozhdenie* [Ovary of flowering plants: structure, function, origin]. Moscow, KMK Publ., 2008. 350 p. (in Russian).
6. Rembert D. H. Jr. Megasporogenesis in *Laburnum anagyroides* Medic. – a case of bisporic development in Leguminosae. *Transactions of the Kentucky Academy of Science*, 1966, vol. 27, pp. 47–50.
7. Rodriguez-Riano T., Valtuena F. J., Ortega-Olivencia A. Megasporogenesis, Megagametogenesis and ontogeny of the aril in *Cytisus striatus* and *C. multiflorus* (Leguminosae: Papilionoideae). *Annals of botany*, 2006, vol. 98, pp. 777–791.
8. Timofeeva S. N., Yudakova O. I., Elkonin L. A. Breaking Physical Domancy of Seeds by *in vivo* and *in vitro* Conditions. *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2017, vol. 17, iss. 1, pp. 30–35 (in Russian). DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-1-30-35

Cite this article as:

Timofeeva S. N., Yudakova O. I. Embryological Features of *Laburnum anagyroides* Medik. *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2020, vol. 20, iss. 1, pp. 81–84 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-1-81-84>