



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2024. Т. 24, вып. 3. С. 302–314

*Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2024, vol. 24, iss. 3, pp. 302–314

<https://ichbe.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2024-24-3-302-314>, EDN: UOMRGQ

Научная статья

УДК 573.581



## Особенности развития генеративных структур некоторых цветковых растений

С. В. Шевченко ✉, Ю. В. Плугатарь

Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Россия, Крым, 298648, г. Ялта, пгт. Никита

Шевченко Светлана Васильевна, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории биохимии, физиологии и репродуктивной биологии растений, [shevchenko\\_nbs@mail.ru](mailto:shevchenko_nbs@mail.ru), <https://orcid.org/0000-0001-2345-6789>

Плугатарь Юрий Владимирович, доктор сельскохозяйственных наук, член-корреспондент РАН, директор Никитского ботанического сада – Национального научного центра, [plugatar.y@gmail.com](mailto:plugatar.y@gmail.com), <https://orcid.org/0000-0001-5262-8957>

**Аннотация.** Обобщены результаты сравнительного изучения различных аспектов репродуктивной биологии 12 видов растений из 11 семейств (Magnoliaceae, Annonaceae, Ericaceae, Campanulaceae, Anacardiaceae, Lamiaceae, Ranunculaceae, Davidiaceae, Nyssaceae, Onagraceae, Papaveraceae); представлены некоторые закономерности формирования системы репродукции, заключающиеся в сопряженности развития мужских и женских элементов, созревании гамет и в процессе опыления. Сделано заключение о высоком репродуктивном потенциале изученных видов, выражающемся в нормальном развитии генеративных структур и успешных процессах опыления и оплодотворения. Показана возможность использования знаний о репродуктивных процессах цветковых растений и антекологических аспектов их репродукции при селекции сельскохозяйственных растений, в определении стратегии размножения и сохранении фиторазнообразия.

**Ключевые слова:** мужские и женские генеративные структуры, микроспорангий, семязачаток, зародышевый мешок, опыление, эмбриогенез, зародыш, эндосперм

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках темы № FNNS-2022-0009 научных исследований ФГБУН «Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН».

**Для цитирования:** Шевченко С. В., Плугатарь Ю. В. Особенности развития генеративных структур некоторых цветковых растений // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2024. Т. 24, вып. 3. С. 302–314. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2024-24-3-302-314>, EDN: UOMRGQ

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

### Features of development of generative structures of some flowering plants

S. V. Shevchenko ✉, Yu. V. Plugatar

The Labour Red Banner Order Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS, Nikita, Yalta 29648, Crimea, Russia

Svetlana V. Shevchenko, [shevchenko\\_nbs@mail.ru](mailto:shevchenko_nbs@mail.ru), <https://orcid.org/0000-0001-2345-6789>

Yuri V. Plugatar, [plugatar.y@gmail.com](mailto:plugatar.y@gmail.com), <https://orcid.org/0000-0001-5262-8957>

**Abstract.** The paper presents the results of a comparative study of the reproductive biology of a number of Crimean flora species and valuable plants introduced to the south of Russia belonging to various families (Magnoliaceae, Annonaceae, Ericaceae, Campanulaceae, Anacardiaceae, Lamiaceae, Ranunculaceae, Davidiaceae, Nyssaceae, Onagraceae, Papaveraceae), which made it possible to establish some features and regularities in the formation of the generative structures of the reproductive system, consisting in the conjugation of the development of male and female elements, the maturation of sexual gametes and the process of pollination in entomophilous plants. A conclusion was drawn concerning the high reproductive potential of the studied species, which is expressed in the formation of a sufficient number of full-fledged seeds to reproduce. The possibilities of using the knowledge of the reproductive processes of flowering plants in solving certain issues of taxonomy, determining the strategy of reproduction and conservation of phytodiversity, and showing the importance of antecological aspects in plant reproduction, breeding and nature protection were demonstrated. The material is of scientific interest to botanists, ecologists, breeders and other specialists.

**Keywords:** male and female generative structures, microsporangium, ovule, embryo sac, pollination, embryogenesis, embryo, endosperm

**Acknowledgements.** The work was carried out within the framework of topic No. FNNS-2022-0009 of scientific research of the Federal State Budgetary Institution “Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of the Russian Academy of Sciences”.



**For citation:** Shevchenko S. V., Plugatar Yu. V. Features of development of generative structures of some flowering plants. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2024, vol. 24, iss. 3, pp. 302–314 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2024-24-3-302-314>, EDN: UOMRGQ

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

## Введение

Как известно, репродуктивная биология растений – отрасль ботанической науки, изучающая процессы развития цветка и его элементов, опыление, семяобразование, диссеминацию и прорастание семян. По мнению известного ученого-теоретика и практика Эдуарда Семеновича Терехина, изучению процессов воспроизведения и размножения растений в современной ботанике уделяется явно недостаточное внимание [1]. Этот вывод основывается на сознании того исключительного значения, которое процессы репродукции имеют не только в регулярном возобновлении растительного покрова, но и при восстановлении нарушений вследствие антропогенного воздействия. К мнению Э. С. Терехина присоединяется ряд других ученых [2–4], поскольку знание репродуктивных процессов позволяет выявить критические периоды в развитии и учитывать их при разработке приемов оптимизации размножения растений.

Следует также подчеркнуть, что знания процессов репродуктивной биологии растений приобретают особое значение для решения вопросов, связанных не только с проблемой сохранения фиторазнообразия [5–7], но и для решения спорных вопросов систематики и филогении [8–10], а также в связи с задачами создания новых форм и сортов ресурсных растений [11], выявления закономерностей формирования генеративных структур [10, 12–14], особенностей анэкологии, семяобразования и диссеминации [15–58]. Цель данной работы состояла в том, чтобы на основании полученных эмбриологических данных выявить особенности развития генеративных структур, опыления, оплодотворения и образования семян у ряда редких и интродуцированных растений Крыма в связи с проблемой сохранения фиторазнообразия.

## Материалы и методы

В качестве объектов для сравнительного анализа были взяты редкие виды флоры Крыма (*Arbutus andrachne* L. (Ericaceae), *Pistacia mutica* Fisch. et Mey. (Anacardiaceae), *Campanula taurica* Juz., *Adenophora taurica* (Campanulaceae), *Aspho-*

*deline taurica* (Pall.) Endl., *Asphodeline lutea* (L.) Rchb (Asphodelaceae), *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae), *Paeonia tenuifolia* L. (Paeoniaceae), *Fumana thymifolia* L. (Cistaceae), *Scilla bifolia* (Asparagaceae), *Lamium glaberrimum* (C.Koch) Taliev (Lamiaceae), *Glaucium flavum* Grantz (Papaveraceae), а также некоторые ценные декоративные виды, интродуцированные на Южный берег Крыма (*Davidia involucrata* Baill. (Davidiaceae), *Camptotheca acuminata* Decne (Nyssaceae), *Magnolia kobus* var. *boreales* Sarg. (Magnoliaceae), *Olea europaea* L. (Oleaceae), *Asimina triloba* (L.) Dunal. (Annonaceae), *Oenothera speciosa* Nutt и *Oenothera missouriensis* Sims (Onagraceae).

При определении типов тех или иных структур и процессов использовали соответствующие классификации. При определении типа микроспорангия ориентировались на классификацию Т. Б. Батыгиной [2, 18–20], строение тапетума описывали по классификации О. П. Камелиной [11, 12], особенности развития семязачатков определяли по классификациям М. И. Савченко [23] и И. И. Шамрова [42, 43], при описании анэкологии ориентировались на работы А. Н. Пономарева, Е. И. Демьяновой [24, 25], Р. Е. Левиной [26], А. Л. Тахтаджяна [27, 28].

Наблюдения за процессами цветения и опыления осуществляли согласно методикам А. Н. Пономарева [22, 25], В. Н. Голубева и Ю. С. Волокитина [30, 31].

Изучение эмбриологических процессов проводили на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятым методикам [32, 33]. Для фиксации бутонов, цветков и завязей использовали фиксаторы Карнуа (96% этиловый спирт – 6, хлороформ – 3 части, уксусная кислота ледяная – 1 часть) и Чемберлена (спирт этиловый 70% – 90 частей, формалин 40% – 5 частей и ледяная уксусная кислота – 5 частей). Парафиновые срезы толщиной 8–10  $\mu\text{m}$  получали с помощью ротационного полуавтоматического микротомы RMD-3000 («МедТехникаПоинт» Россия). Срезы окрашивали гематоксилином по Гейденгайну и метилгрюнпиронином с подкраской алциановым синим [34, 35]. Анализ постоянных препаратов проводили с помощью микроскопа AxioScope A.1 (Carl Zeiss). Микрофотографии получены с помощью системы анализа изображения AxioCamERC 5s (Carl Zeiss).



## Результаты и их обсуждение

В процессе изучения развития элементов репродуктивной сферы установлены особенности генеративных структур, а также специфические приспособления, обеспечивающие эффективность опыления, оплодотворения и формирования полноценных плодов и семян. Известно, например, что одной из важнейших структурно-функциональных частей цветка является андроцей, представляющий собой совокупность тычинок, состоящих из тычиночной нити и пыльника, строение и расположение которых могут быть различными. Так, у *Raemonia tenuifolia* тычинки располагаются спирально,

у *Davidia involucreta* – мутовчато и, поскольку раскрываются пыльники постепенно, такое расположение тычинок увеличивает возможности эффективного опыления. Крепиться пыльники могут к тычиночной нити своей центральной частью, обеспечивая большие возможности опыления, например, у *Asphodeline lutea*, *Scilla bifolia* (рис. 1, а, б) и *Oenothera speciosa* [4]. У некоторых видов, например, у *Magnolia kobus* и *Asimina triloba*, четкая граница между тычиночной нитью и пыльником отсутствует, тычиночная нить у них плавно переходит в связник, при этом может формироваться крупный надсвязник, как, например, у *Asimina triloba* (см. рис. 1, в).

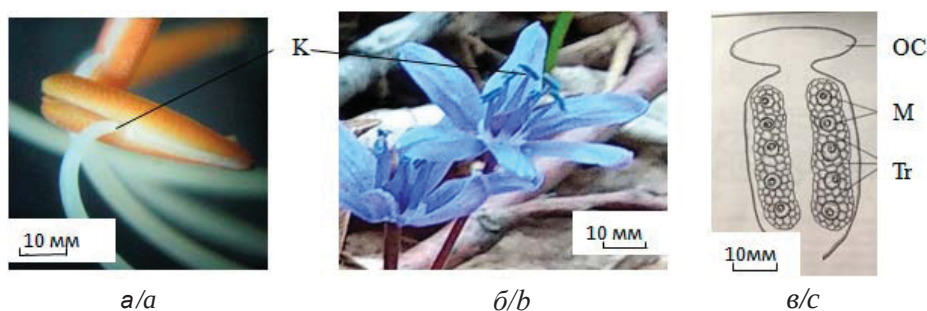


Рис. 1. Приспособления тычинок для опыления: К – прикрепление тычиночной нити к центральной части пыльника у *Asphodeline lutea* (а), *Scilla bifolia* (б), в – формирование массивного надсвязника в пыльнике тычинок у *Asimina triloba* (в): ОС – надсвязник, М – микроспороциты, Тр – трабекулы

Fig. 1. Adaptations of stamens for pollination: К – Attachment of filament and anther in *Asphodeline lutea* (а), *Scilla bifolia* (б) and scheme of microsporangium in *Asimina triloba* (с): ОС – overconnective, М – microsporocytes, Tr – trabeculas

Развитие андроцея начинается с заложения примордиев тычинок на начальных этапах формирования цветка. У большинства изученных нами видов пыльник 4-гнездный (но может быть и двугнездный, как, например, у видов родов *Canna* или *Fumana*), 2-тековый, стенка микроспорангия развивается либо в центростремительном, либо в центробежном направлении. При центростремительном типе развития тапетум образуется в результате деления вторичной париетальной ткани, средний слой обычно представлен несколькими рядами клеток (у *Magnolia kobus*, *Asimina triloba*, *Adonis vernalis*, *Camptotheca acuminata*, *Arbutus andrachne* средний слой представлен тремя-четырьмя рядами). При центробежном типе тапетум является результатом развития первичного париетального слоя, стенка микроспорангия представлена меньшим числом средних слоев, как, например, у видов рода *Campanula*, у *Adonis vernalis* или *Oenothera missouriensis* одним, редко – двумя рядами (рис. 2).

Обычно сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Спорогенная ткань представлена довольно крупными клетками по сравнению с другими, густой цитоплазмой и четко выраженным ядром. После прекращения делений спорогенной ткани клетки ее обособляются, формируются микроспороциты, вокруг которых происходит отложение каллозы и начинается мейоз.

Микроспорогенез может быть сукцессивного или симультанного типов. При сукцессивном типе первое деление мейоза сопровождается заложением клеточных перегородок и образованием двух клеток, последующее деление которых формирует тетраду микроспор, как происходит, например, у *Oenothera speciosa*, *Asphodeline lutea*, *Asphodeline taurica*, *Scilla bifolia*. При симультанном типе после первого деления мейоза клеточные перегородки не образуются, и формирование четырех микроспор происходит одновременно

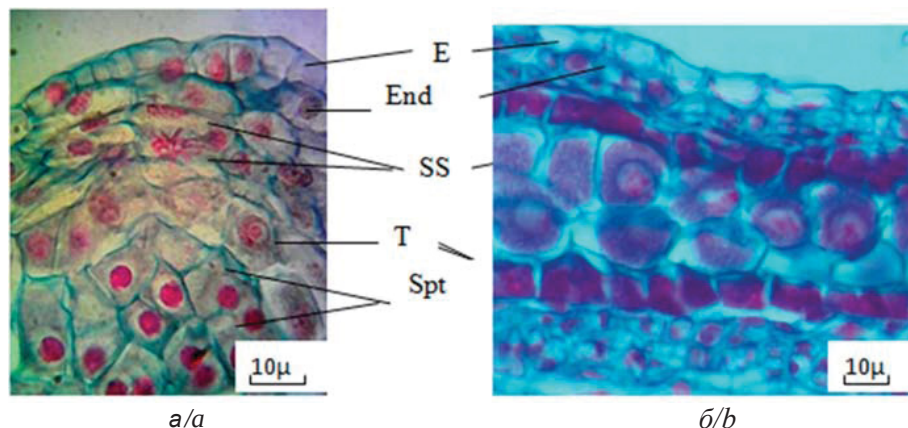


Рис. 2. Фрагменты микроспорангиев *Adonis vernalis* (а) и *Oenothera missouriensis* (б): E – эпидермис; End – эндотеций; SS – средний слой; T – тапетум; Spt – спорогенная ткань  
 Fig. 2. Fragments of microsporangium of *Adonis vernalis* (a) and *Oenothera missouriensis* (b): E – epidermis; End – endothecium; SS – middle layer; T – tapetum; Spt – sporogenic tissue

путем заложения борозд от периферии к центру и перешнуровывания протопласта микроспороцита (*Paeonia tenuifolia*, *Arbutus andrachne*).

Расположение микроспор (в соответствии с классификацией Г. Эрлмана [36]) может быть тетрадральное, изобилатеральное и крестообразное, как, например, у *Oenothera speciosa*. В период мейоза в стенке микроспорангия происходят значительные изменения, приводящие к деструкции клеток среднего слоя. После распада тетрад микроспоры постепенно увеличиваются в размерах, ядра в них четко определяются и сдвигаются к оболочке, где и происходит дифференцирующее деление, приводящее к образованию двух неравных клеток – вегетативной и генеративной. Чаще всего дальнейшее развитие 2-клеточных пыльцевых зерен происходит в тканях столбика, когда спермиогенное деление происходит на рыльце пестика или в пыльцевой трубке с образованием двух спермиев [13]. У некоторых видов спермиогенное деление с образованием двух спермиев происходит в пыльцевом зерне, как, например, у *Arbutus andrachne*, тетрады микроспор не распадаются, они объединены между собой висциновыми нитями, которыми пыльцевые зерна в процессе опыления крепятся к насекомым. Вскрываются пыльники чаще всего продольной щелью (*Magnolia kobus*, *Asimina triloba*), но иногда и апикальными порами, как у *Arbutus andrachne* [4].

Одним из основных и наиболее защищенных от воздействия внешних факторов среды элементов цветка является женская генеративная сфера (гинецей), представляющая собой сложную интегрированную систему, нормальное развитие которой в значительной

степени определяет успешность последующего оплодотворения и формирования полноценных семян [2, 43]. Как известно, гинецей у цветковых растений – это совокупность плодолистиков (мегаспорофиллов), образующих один или несколько пестиков [44]. Плодолистики могут быть свободными, не сросшимися друг с другом (апокарпный гинецей) или сросшимися в единое целое (ценокарпный гинецей). Например, у *Adonis vernalis* гинецей – апокарпный, представлен множеством свободных плодолистиков, расположенных спирально на коническом удлинённом цветоложе, а у *Lamium glaberrimum* ценокарпный гинецей, представленный двумя плодолистиками, которые срастаются до рыльца и образуют один сложный пестик. Ценокарпный гинецей может быть синкарпным, когда плодолистики срастаются боковыми стенками (*Campanula taurica*), паракарпным (плодолистики срастаются краями) (*Brassica taurica*) или лизикарпным, когда срастаются края и боковые стенки, образуя колонку.

На плаценте завязи закладываются семязачатки, которые в зависимости от формы фуникулуса и расположения оси нуцеллуса и микропиле по отношению к плаценте и фуникулусу могут быть ортотропными, или атропными, анатропными (рис. 3, а, б), гемитропными, кампилотропными или амфитропными [23].

Например, у *Fumana thymifolia* семязачатки атропные, у *Arbutus andrachne* и *Paeonia tenuifolia* они анатропные. У *Pistacia mutica* зрелый семязачаток анатропный, но после оплодотворения по мере последующего развития структура семени меняется, семя становится кампилотропным, а затем цирцинтотропным (рис. 4), что, по мнению

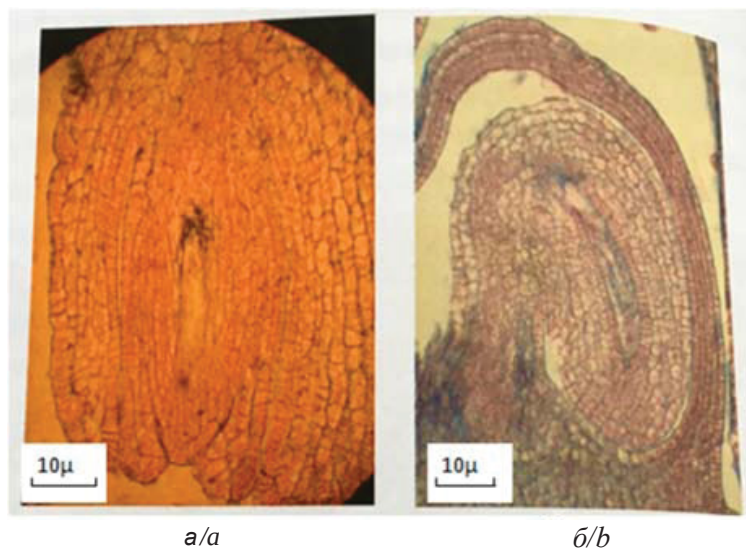


Рис. 3. Анатропные семязачатки у *Magnolia kobus* (а) и у *Lamium glaberrimum* (б) (цвет онлайн)

Fig. 3. Anatropic in *Magnolia kobus* (a) and in *Lamium glaberrimum* (b) ovules (color online)

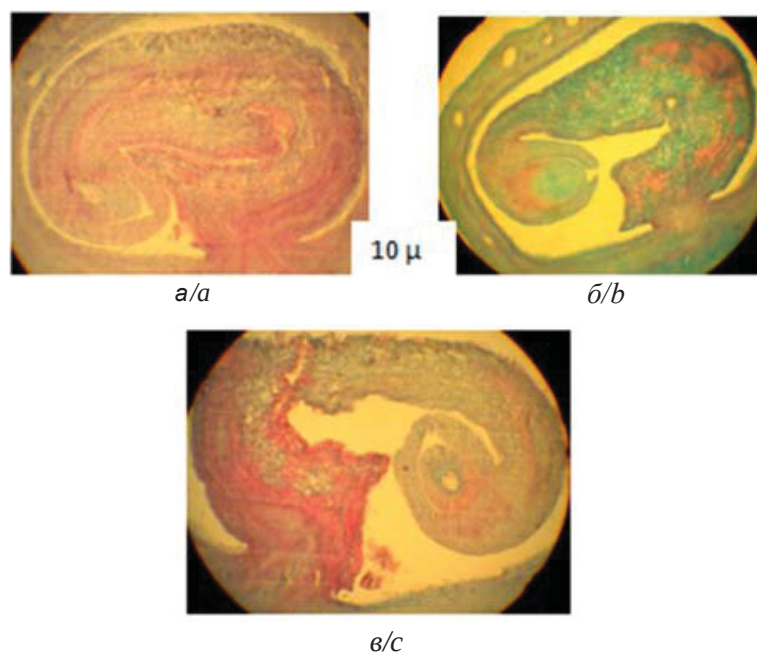


Рис. 4. Семязачаток *Pistacia mutica* на разных стадиях развития семени: а – на стадии зиготы, б – эндоспермогенеза и в – эмбриогенеза (цвет онлайн)

Fig. 4. *Pistacia mutica* ovule at different stages of seed development: a – at the stage of zygote, b – endospermogenesis and c – embryogenesis (color online)

некоторых исследователей [45–47], создает более благоприятные условия для дальнейшего развития зародыша. Необходимо подчеркнуть, что тип семязачатка следует определять перед оплодотворением, так как после оплодотворения уже начинает развиваться семя, и часто его структура и положение меняется.

Семязачатки различаются по степени массивности нуцеллуса: красси нуцеллятные, тену нуцеллятные и медио нуцеллятные, по количеству интегументов: битегмальные (двупокровные) (рис. 5), унитегмальные (однопокровные) и атегмальные (беспокровные) [42, 43].

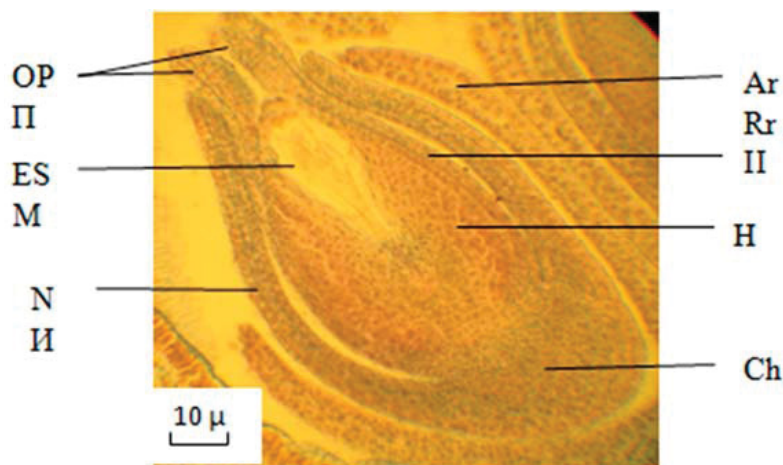


Рис. 5. Общий вид битегмального семязачатка *Asphodeline lutea*: OP – оперкулум; ES – зародышевый мешок; П – наружный интегумент; Ar – ариллус; И – внутренний интегумент; N – нуцеллус; Ch – халаза

Fig. 5. General view of the bitegmal ovule of *Asphodeline lutea*: OP – operculum; ES – embryo sac; EI external integument; Ar – aryllus; II – internal integument; N – nucellus; Ch – chalase

У изученных нами видов растений встречаются семязачатки различных типов. Так, у *Magnolia kobus*, *Asimina triloba*, *Ziziphus jujuba* и др. семязачаток анатропный, битегмальный, крассиуцеллятный, у *Camptotheca acuminata* – унитегмальный, тенуинуцеллятный, у *Davidia involucrata* – анатропный, крассиуцеллятный, унитегмальный [4, 11, 12, 17].

Зародышевый мешок у изученных нами видов чаще всего моноспорический Polygonum-типа, у *Oenothera speciosa* зародышевый мешок моноспорический Oenothera-типа, у *Olea europaea* зародышевый мешок биспорический Allium-типа. У *Olea europaea* в результате гетеротипического деления образуется диада мегаспор, микропилярная мегаспора постепенно дегенерирует, а из халазальной после второго деления мейоза формируется двуядерная клетка, дающая начало зародышевому мешку.

Следует заметить, что почти на всех этапах репродуктивного процесса происходит элиминация некоторого числа генеративных элементов. Так, в процессе формирования мужских генеративных структур наиболее уязвимым является период мейоза, который проходит в довольно узком диапазоне температуры воздуха (различной для разных видов) и резкие колебания ее приводят к нарушениям нормального хода. Например, у *Paeonia tenuifolia* и *Brassica taurica* при среднесуточной температуре воздуха ниже 13°C аномалии выражались в выбросе хромосом за пределы метафазной пластинки

на стадии метафазы 1 и отставании хромосом при их расхождении на стадии метафазы. Наблюдались также нарушения и в процессе дифференцирующего митоза, что в конечном итоге приводило к снижению числа морфологически нормальных пыльцевых зерен. Женская генеративная сфера менее подвержена действию экстремальных условий, и нарушения в ее развитии встречаются значительно реже. Однако, например, у *Brassica taurica* только 38–62% (изредка 84%) семязачатков развиваются в полноценные семена. Поддержанию успешной репродукции может способствовать образование большого количества пыльцы, а также увеличение числа репродуктивных клеток (археспориальных клеток, мегаспороцитов, функциональных мегаспор) в женских структурах. Например, у *Lamium glaberrimum* дифференцируется две, а у *Paeonia tenuifolia* несколько клеток археспория, хотя зародышевый мешок часто формируется только один [55, 56].

Необходимо особо подчеркнуть, что одним из важнейших этапов репродуктивного цикла является период цветения, во время которого происходят процессы опыления и оплодотворения, обуславливающие последующее формирование плодов и семян. Наиболее прогрессивным является биотическое опыление, поскольку при таком опылении в процессе эволюции происходит сопряженная трансформация обоих компонентов – цветка и опылителя. Выделяют разные формы биотического опыления, среди



которых наиболее распространено опыление насекомыми (энтомофилия). Привлекают насекомых чаще всего аромат нектара и окраска цветков. Но у некоторых растений цветки лишены нектарников, например, у *Glaucium flavum* насекомых привлекает ярко-желтая окраска цветков, жиросодержащая пыльца, высыпаящаяся на лепестки, и движение тычинок. Также в качестве обманного аттрактанта может служить аромат цветков *Melilotus tauricus* L. (Fabaceae), растущего рядом с *Glaucium flavum*. Все это способствует эффективности опыления данного растения.

Следует заметить, что обычно для обеспечения эффективного опыления имеются специфические приспособления – особые механизмы для обеспечения переноса пыльцы насекомыми у энтомофильных растений или строение и размеры пыльцевых зерен у анемофильных растений. Например, у *Arbutus andrachne* опыление обеспечивается особым механизмом, при котором насекомые, посещая цветок, задевают

имеющиеся на пыльниках отростки (рис. 6) и этим способствуют «выстреливанию» пыльцы через апикальные поры (см. рис. 6, б) и ее попаданию на тело насекомых (см. рис. 6, б) [19]. Особым приспособлением к энтомофилии у *Lamium glaberrimum* является гладкая экзина пыльцевых зерен, покрытая полленкитом, способствующим склеиванию пыльцевых зерен и прикреплению их к насекомым-опылителям. У *Paeonia tenuifolia* приспособлениями для эффективного аллогамного опыления служат яркая окраска цветка, наличие нектарного диска у основания плодолистиков, двулопастное раскрытое рыльце, имеющее наполненный слизью канал и трихомы, которые счесывают с тела насекомых и удерживают пыльцевые зерна. Кроме того, для *Paeonia tenuifolia* также характерно самоопыление, которое обеспечивается такой характерной особенностью, связанной с возможностью пыльников тычинок центрального круга, которая, раскрываясь, наклоняется к рыльцам, густо осыпая их пыльцой [48].



Рис. 6. Раскрытый цветок *Adonis vernalis* (а) с насекомым на нем; фрагмент цветка *Arbutus andrachne* (б): А – отростки на верхушке пыльников, П – апикальные поры пыльников  
Fig. 6. An open flower of the *Adonis vernalis* (a) with an the insect on it; fragments of an *Arbutus andrachne* flower (b): A – appendages at the top of the anthers, P – apical pores of the anthers

Для анемофильных растений характерны иные приспособления для эффективного опыления. Например, у *Pistacia mutica* это мелкая (15–20  $\mu\text{m}$ ), легкая пыльца, с гладкой поверхностью экзины, толщина которой незначительная, что облегчает перенос пыльцы ветром, в то время, как у энтомофильной *Asimina triloba* пыльцевые зерна в диаметре могут быть более 300  $\mu\text{m}$ . Для анемофильных растений также немаловажную роль в процессе опыления играют погодные условия, которые могут способствовать опылению или, напротив, препятствовать ему. Немаловажное значение в период опыления имеют погодные условия: для энтомофильных растений необходимо наличие насекомых-опылителей и возможность переноса ими пыльцы, а

для анемофильных – солнечные ветреные дни. Следует заметить, что синдром опыления представлен также такими приспособлениями, как одновременное созревание мужских и женских элементов в цветке (протандрия у *Magnolia kobus* и протогиния у *Adonis vernalis*), а также геркогамией (пространственное разграничение мужских и женских элементов цветка у *Arbutus andrachne*, *Pistacia mutica*), которые препятствуют самоопылению или ограничивают его. У некоторых видов цветковых растений наблюдается смешанный способ опыления, как, например, у *Olea europaea* и *Camptotheca acuminata*, у которых обычно в начале цветения пыльца переносится насекомыми, а затем ветром. Зрелая пыльца их мелкая (25–30  $\mu\text{m}$ ), экзина тонкая с простым



рельефом, покрыта тонким слоем полленкита, способствующим прикреплению пыльцы к насекомым. Полленкит с течением времени подвергается ферментативному расщеплению, в результате чего остается на поверхности экзины в столь незначительном количестве, что пыльца подсыхает, становится сыпучей и может легко переноситься ветром. Цветение у *Olea europaea* и *Camptotheca acuminata* продолжается в течение нескольких дней и указанные приспособления обеспечивают процесс опыления и насекомыми (в начале цветения), и затем ветром. Эти особенности цветения и опыления у данных видов служат показателем адаптивной эволюции их репродуктивной сферы, свидетельствующим о достижении равновесия с условиями окружающей среды [4].

Ключевыми этапами репродуктивного процесса цветковых растений являются оплодотворение, эндоспермо- и эмбриогенез. Нарушение данных процессов может существенно повлиять на показатели воспроизведения вида и его возобновление в условиях природного ареала.

У изучаемых нами видов растений оплодотворение порогамное, за исключением *Pistacia mutica*, которой свойственна халазогамия. После попадания пыльцы на рыльце пестика пыльцевые зерна прорастают, образуя пыльцевую трубку, которая по тканям пестика растет и входит сначала в семязачаток, а затем в зародышевый мешок, где вскрывается, освобождая спермии, участвующие в оплодотворении. Эффективному процессу прорастания пыльцы и росту пыльцевой трубки способствуют различные приспособления, например, фуникулярные и интегументальные обтураторы, тяжи вертикально вытянутых клеток в микропилярной зоне нуцеллуса крассинуцеллярных семязачатков, нуцеллярные колпачки, нитчатый аппарат синергид, открытый пестик с каналом внутри, как, например, у *Campanula taurica*, *Adenophora taurica* [13, 24, 49, 51].

Последующие эффективно протекающие процессы развития эндосперма и зародыша приводят к формированию полноценных семян и плодов. Типы формирования эндосперма и последующее его развитие могут быть различными. Например, у *Paeonia tenuifolia* и *Pistacia mutica* эндосперм нуклеарный, а у *Magnolia kobus*, *Asimina triloba*, *Arbutus andrachne*, *Davidia involucrata* он целлюлярный [4, 11, 37, 38]. У одних видов эндосперм используется зародышем полностью и в зрелом семени отсутствует (*Pistacia mutica*), у других вследствие неодинаковой активности роста интегументов и эндосперма может форми-

роваться руминированный эндосперм (*Asimina triloba*) [52]. У *Lamium glaberrimum* и *Campanula taurica* в процессе развития эндосперма формируются терминальные гаустории, способствующие питанию зародыша и эндосперма в процессе развития полноценного семени.

Для *Magnolia kobus*, *Asimina triloba* и *Pistacia mutica* свойствен Onagrad-тип эмбриогенеза, для *Olea europaea* и *Arbutus andrachne* – Solanad-тип, для *Lamium glaberrimum* характерен Asterad-тип, а для *Paeonia tenuifolia* свойствен описанный М. С. Яковлевыми и М. Д. Иоффе [53] специфический Раеонад-тип эмбриогенеза, при котором зигота сперва делится без цитокинеза, т.е. формируется ценоцитная структура, в которой в ходе развития ядра начинают концентрироваться по периферии и между ними закладываются клеточные стенки. Из клеток этого периферического слоя формируется зародыш, который и развивается дальше в семени [13, 17, 47, 53].

Отмечена низкая семенная продуктивность у *Arbutus andrachne* и *Pistacia mutica*, которая составляет 2–3% и обусловлена различными причинами. Так, у *Arbutus andrachne* – это результат увеличения гомозиготности в ценопопуляциях, вызванной малочисленностью и изоляцией популяций на северной границе ареала данного вида, и незначительным числом особей в популяциях, а также долговечностью особей (до 800–1000 лет) и близкородственным скрещиванием. У *Pistacia mutica* пустосемянность является результатом поедания зародышей семян фисташковым семейством [57]. Немаловажными причинами снижения семенной продуктивности некоторых видов и малочисленности их популяций могут быть также нарушения в репродуктивном процессе, как результат аномалий в закладке генеративных почек при формировании генеративных структур, отсутствие насекомых-опылителей, недостаточно эффективного опыления и оплодотворения, слабого обмена генетической информацией вследствие прерывистости ареала, его изоляции. Антропогенное воздействие (физическое уничтожение при освоении и распашке земель, сборы на букеты, техногенное загрязнение), а также повреждения и поедание частей растений животными приводят к снижению численности особей тех или иных видов. Однако, несмотря на возможные нарушения, приводящие к снижению семенного размножения, у некоторых растений возобновление особей и сохранение популяций обеспечивается не только семенным размножением (семенная продуктивность 30–45% у *Paeonia tenuifolia* и *Adonis vernalis*, 60–70% у *La-*





*mium glaberrimum*, до 84% у *Brassica taurica*), но поддерживается и вегетативным размножением.

Следует отметить возможность развития дополнительных зародышей в результате истинной полиэмбрионии (функционирование двух мегаспороцитов у *Ziziphus jujuba*, в отдельные годы у зизифуса сорта Китайский-60 до 50% семян содержали по два зародыша), адвентивной полиэмбрионии (*Ziziphus jujuba*, *Olea europaea*), апогаметии (*Ziziphus jujuba*), которые могут увеличить число полноценных семян с развитым зародышем и дать жизнеспособные проростки.

Улучшению естественного возобновления редких видов способствует увеличение численности особей в популяциях за счет образования дополнительных генеративных побегов (*Brassica taurica*, *Adonis vernalis*), вегетативного разрастания (*Pistacia mutica*, *Arbutus andrachne*, *Paeonia tenuifolia*). Рядом специфических приспособлений обеспечивается процесс диссеминации, при котором семена могут распространяться, например, с помощью птиц (*Arbutus andrachne*, *Paeonia tenuifolia*), муравьев (*Adonis vernalis*), спирально закручивающихся створок стручка (*Cardamine graeca*), механического воздействия ветров или животных (*Lamium glaberrimum*, *Pistacia mutica*).

## Заключение

Проблема сохранения биологического разнообразия, в том числе фиторазнообразия, в настоящее время является одной из наиболее важных, поскольку «... угроза сохранению отдельных видов и экосистем еще никогда не была так велика, как сегодня, когда рост населения и последствия его хозяйственной деятельности приводят к необратимым изменениям природы нашей планеты» [58, с. 5].

На основании полученных эмбриологических данных у ряда редких и интродуцированных растений выявлены особые черты развития генеративных структур, опыления, оплодотворения, образования семян и их диссеминации. Знания процессов репродуктивной биологии растений приобретают особое значение для решения вопросов, связанных не только с проблемой сохранения фиторазнообразия [2–5], но и для решения спорных вопросов систематики и филогении [7–12], выявления закономерностей формирования генеративных структур [6, 13–15, 58], особенностей антропоэкологии, семяобразования и диссеминации [16, 17, 29, 30, 48, 49], а также в связи с задачами создания новых форм и сортов

ресурсных растений [14]. Наблюдаемые нами приспособления для обеспечения эффективного процесса опыления, специфичные практически для каждого вида растений, свидетельствуют о надежности системы воспроизведения и различных способах ее проявления. Обеспечивается она как морфологическими системами несовместимости (дихогамия, геркогамия), так и морфофизиологическими особенностями цветка. Чрезвычайно важную роль для успешности опыления играет сопряженность процессов формирования элементов цветка, генеративных структур, цветения растений и особенностей развития опылителей, а также параллельными им эволюционными преобразованиями.

Система репродукции цветковых растений обладает большими потенциальными возможностями и репродуктивным успехом, которые в значительной степени мобилизуются при воздействии неблагоприятных условий окружающей среды и проявляются в особых стратегиях выживания и размножения. Например, описываемые приспособления для опыления и диссеминации являются дополнительной иллюстрацией своего рода адаптаций, направленных на обеспечение этих процессов. Тем не менее, современное состояние природных ценопопуляций многих цветковых растений указывает на необходимость строгого соблюдения мер их охраны и определения условий антропогенного воздействия и репатриации [5, 6, 50, 57].

Развитие и размножение растений чрезвычайно важны для сохранения жизни на земле, и основополагающими при этом являются процессы их воспроизведения и распространения. Реализацию репродуктивного успеха растений обуславливает нормальное развитие генеративных структур, эффективные антропоэкология и последующие процессы оплодотворения, семяобразования и диссеминации, которые обеспечивают преемственность поколений и сохранение вида.

## Список литературы

1. Терехин Э. С. Репродуктивная биология // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции : в 3 т. / под ред. Т. Б. Батыгиной. Т. 3 : Системы репродукции. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 21–24.
2. Батыгина Т. Б., Титова Г. Е., Васильева В. Е. Репродукция растений: теоретические разработки и инновационные технологии // Инновационная Россия – опыт Санкт-Петербурга (наука и образование как основа будущего). 2007. № 2 (100). С. 39–46.
3. Кордюм Е. Л. 2010. К 200-летию Никитского ботанического сада. Предисловие // Шевченко С. В.,



- Кузьмина Т. Н., Марко Н. В., Ярославцева А. Д. Репродуктивная биология некоторых редких видов флоры Крыма. Киев : Аграрная наука, 2010. С. 3–5.
4. Шевченко С. В., Кузьмина Т. Н., Марко Н. В., Ярославцева А. Д. Репродуктивная биология некоторых редких видов флоры Крыма. Киев : Аграрная наука, 2010. 392 с.
  5. Плугатарь Ю. В., Шевченко С. В. Репродуктивная биология цветковых растений для решения теоретических и практических задач // Эмбриология. Генетика и биотехнология : материалы VI Международной школы-конференции (Ялта, Республика Крым, 19–23 сентября 2022 г.). Ялта, 2022. С. 6–8.
  6. Шевченко С. В. Особенности репродуктивной биологии цветковых растений // 200 лет Никитскому ботаническому саду : сб. науч. тр. Т. 134. Симферополь, 2012. С. 192–206.
  7. Шевченко С. В., Гафарова М. А. Репродуктивная биология *Fumana thymifolia* (L.) Spach et Webb (сем. Cistaceae) // Бот. журн. 2015. Т. 100, № 1. С. 39–43.
  8. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли, грибы / отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга. Симферополь : ИТ «Ариал», 2015. 480 с.
  9. Крайнюк Е. С., Шевченко С. В., Багрикова Н. А. Ценопопуляционная структура и особенности воспроизведения *Asphodeline lutea* (L.) Rchb (Asphodelaceae) в Крыму // Бюл. ГНБС. 2018. Вып. 12. С. 30–38.
  10. Шевченко С. В., Крайнюк Е. С. Биология развития и распространение *Adenophora taurica* в Крыму // Бот. журн. 2019. Т. 104, № 8. С. 47–56.
  11. Шевченко С. В., Камелина О. П. Семейство *Davidiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae – Asteraceae* / под ред. Т. Б. Батыгиной, М. С. Яковлева. Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1987. С. 7–12.
  12. Камелина О. П., Шевченко С. В. К эмбриологии *Davidia involucrata* (Davidiaceae) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 203–213.
  13. Шевченко С. В. Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма. Киев : Аграрная наука, 2009. 336 с.
  14. Синько Л. Т., Литвинова Т. В., Шевченко С. В. Селекция зизифуса // Сб. науч. тр. гос. Никит. бот. сада. 1999. Т. 188. С. 78–83.
  15. Shevchenko S. Reproduction and Propagation of some rare species of the Crimean flora // Agriculture and Forestry. 2017. Т. 63, № 4. С. 99–106.
  16. Шевченко С. В., Кузьмина Т. Н., Мирошниченко Н. Н. Структурно-функциональная организация генеративной сферы цветковых растений. Симферополь : ИТ « АРИАЛ », 2020. 164 с.
  17. Кузьмина Т. Н., Шевченко С. В. Формирование мужской и женской генеративных сфер *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. (сем. Brassicaceae) // Эмбриологические и физиологические исследования семенных растений. Труды Никит. бот. сада. 2008. Т. 129. С. 71–86.
  18. Батыгина Т. Б. Системный подход к проблеме дифференциации зародыша покрытосеменных растений // Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза : материалы VIII Всесоюз. совещания по эмбриологии растений (12–13 октября 1982 г., Ташкент). Ташкент : Фан, 1983. С. 25–26.
  19. Батыгина Т. Б. Феномен двойного оплодотворения // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции : в 3 т. Т. 1. Генеративные органы цветка. СПб. : Мир и семья, 1997. С. 31–45.
  20. Батыгина Т. Б. Завязь и семяпочка – сложная интегрированная система и сопряженность развития структур и некоторые аспекты транспорта веществ в генеративных структурах // Морфофизиологические аспекты развития женских генеративных структур семенных растений : материалы Всесоюз. симп. Телави, 1984. С. 6–8.
  21. Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Новый подход к трактовке базальной области семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции : в 3 т. Т. 1. Генеративные органы цветка. СПб. : Мир и семья, 1994. С. 166–167.
  22. Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника : в 5 т. / под ред. Е. М. Лавренко, А.А. Корчагина. М. : Наука, 1960. Т. 2. С. 9–19.
  23. Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1973. 112 с.
  24. Пономарев А. Н., Демьянова Е. И. Опыление // Жизнь растений : в 6 т. / гл. ред. Ал. А. Федоров. М. : Просвещение, 1980. Т. 5, ч. 1. С. 55–77.
  25. Пономарев А. Н., Демьянова Е. И. Антэкология // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции : в 3 т. Т. 3. СПб. : Мир и семья, 2000. С. 72–73.
  26. Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М. : Наука, 1981. 96 с.
  27. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М. ; Л. : Наука, 1966. 612 с.
  28. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1987. 440 с.
  29. Голубев В. Н., Волокитин Ю. С. Морфологическое описание репродуктивной структуры : методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Ялта : ГНБС, 1986. 44 с.
  30. Голубев В. Н., Волокитин Ю. С. Функционально – экологические принципы репродуктивной структуры : методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Ялта : ГНБС, 1986. 38 с.
  31. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. 4-е изд. М. : Агропромиздат, 1988. 271 с.
  32. Ромейс Б. Микроскопическая техника. М. : Изд-во иностр. лит., 1954. 718 с.
  33. Жинкина Н. А., Воронова О. Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 2000. Т. 86, № 6. С. 168–171.
  34. Шевченко С. В., Ругузов И. А., Ефремова Л. М. Методика окраски постоянных препаратов мегилловым зеленым и пиронином // Бюл. Никит. бот. сада. 1986. Вып. 66. С. 99–101.



35. Шевченко С. В., Чеботарь А. А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Труды Никит. бот. сада: Цитолого-эмбриологические исследования высших растений. 1992. Вып. 113. С. 52–61.
36. Эрдтман Т. Морфология пыльцы и систематика растений (введение в палинологию). 1. Покрытосеменные. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 486 с.
37. Марко Н. В. Эмбриология и особенности естественного возобновления *Adonis vernalis* L. и *Raeonia tenuifolia* L. в Крыму: дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 2008. 194 с.
38. Шевченко С. В., Марко Н. В. Ранние этапы онтогенеза и размножения *Adonis vernalis* (Ranunculaceae) в условиях Крыма // Бот. журн. 2021. Т. 106, № 5. С. 494–507.
39. Шевченко С. В., Плугатарь Ю. В. Исследования репродуктивной биологии семенных растений в Никитском ботаническом саду // Труды Никит. бот. сада. 2019. Вып. 149. С. 210–231.
40. Марко Н. В., Шевченко С. В. Оплодотворение, эндоспермогенез и эмбриогенез у *Raeonia tenuifolia* L. // Черноморский бот. журн. 2008. Т. 4, № 1. С. 76–83.
41. Марко Н. В., Шевченко С. В. Особенности мужской генеративной сферы *Raeonia tenuifolia* L. (Raeoniaceae) // Украинский ботанический журнал. 2008. Т. 65, № 2. С. 252–262.
42. Шамров И. И. Интегумент // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции: в 3 т. Т. 1. Генеративные органы цветка. СПб.: Мир и семья, 1994. С. 150–153.
43. Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 358 с.
44. Корчагина И. А. Семязачаток // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: в 3 т. Т. 1. Генеративные органы цветка. СПб.: Мир и семья, 2008. С. 122–131.
45. Боумэн Ф. Семязачаток // Эмбриология растений. Т. 1. М.: Агропромиздат, 1990. С. 147–187.
46. Vouman F. Structure and function of the campylo-tropous ovule // Embryology and Seed Reproduction. St. Petersburg, Nauka, 1992. P. 88–89.
47. Ярославцева А. Д. Репродуктивная биология некоторых видов семейства Lamiaceae Lindley: дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 2009. 252 с.
48. Марко Н. В. Антэкология и семенная продуктивность *Raeonia tenuifolia* L. (Raeoniaceae) в Крыму // Вісник Запорізького державного університету. Біологічні науки. 2004. № 1. С. 136–140.
49. Шевченко С. В., Мирошниченко Н. Н. Антэкологические аспекты репродуктивного процесса некоторых видов рода *Campanula* L. // Бюл. ГНБС. 2013. Вып. 109. С. 69–79.
50. Шевченко С. В., Одинцова А. В. Краткий словарь терминов по репродуктивной биологии цветковых растений. Симферополь: АРИАЛ, 2016. 168 с.
51. Шевченко С. В., Крайнюк Е. С. Биология развития и распространение *Adenophora taurica* в Крыму // Бот. журн. 2019. Т. 104, № 8. С. 47–56.
52. Шевченко С. В. Оплодотворение и ранний эмбриогенез у *Asimina triloba* L. (DUN) // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». 2003. Т. 5. С. 67–70.
53. Яковлев М. С., Иоффе М. Д. Особенности эмбриогенеза рода *Raeonia* L. // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 10. С. 1491–1502.
54. Shevchenko S. V., Gorina V. M., Mitrofanova I. V. Characteristics of apricot male generative sphere for creation of its new forms // Agriculture and Forestry. 2017. Vol. 63, iss. 1. P. 87–93.
55. Шевченко С. В. Репродуктивная биология ряда ценных субтропических плодовых и декоративных растений Крыма: дис. ... д-ра биол. наук. Ялта, 2001. 297 с.
56. Шевченко С. В., Коростылев А. А., Шевчук О. М. Особенности развития *Orthosiphon aristatus* на Южном берегу Крыма // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2022. Т. 22, вып. 4. С. 437–444. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2022-22-4-437-444>
57. Шевченко С. В. К эмбриологии *Pistacia mutica* F. et M. // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 4. С. 52–62.
58. Андреев Л. Н., Горбунов Ю. Н. Роль ботанических садов России в сохранении биологического разнообразия растений // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: материалы третьей междунар. науч. конф. (23–25 сентября 2003 г., г. Санкт-Петербург). СПб.: [б. и.], 2003. С. 5–7.

## References

1. Terekhin E. S. Reproductive biology. In: *Embriologiya tsvetkovykh rasteniy: Terminologiya i kontseptsii: v 3 t. Pod red. T. B. Batyginoy. T. 3: Sistemy reproduksii* [T. B. Batygina, ed. Embryology of flowering plants: Terminology and concepts: in 3 vols. Vol. 3: Reproduction systems]. St. Petersburg, Mir i sem'ya, 2000, pp. 21–24 (in Russian).
2. Batygina T. B., Titova G. E., Vasilieva V. E. Reproduction of plants: Theoretical developments and innovative technologies. *Innovative Russia – the experience of St. Petersburg (science and education as the basis of the future)*, 2007, no. 2 (100), pp. 39–46 (in Russian).
3. Kordyum E. L. To the 200th anniversary of the Nikita Botanical Gardens. Foreword. In: Shevchenko S. V., Kuzmina T. N., Marco N. V., Yaroslavtseva A. D. *Reproductive biology some rare species of Crimean flora*. Kyiv, Agrarnaya nauka, 2010, pp. 3–5 (in Russian).
4. Shevchenko S. V., Kuzmina T. N., Marco N. V., Yaroslavtseva A. D. *Reproduktivnaya biologiya nekotorykh redkikh vidov flory Kryma* [Reproductive biology some rare species of Crimean flora]. Kyiv, Agrarnaya nauka, 2010. 392 p. (in Russian).
5. Plugatar Yu. V., Shevchenko S. V. *Reproductive Biology of Flowering Plants: For to Solve Theoretical and Practical Problems. Embryology. Genetics and Biotechnology:*



- Materials of the VI international conference schools* (Yalta, Republic of Crimea, September 19–23, 2022). Yalta, 2022, pp. 6–8 (in Russian).
6. Shevchenko S. V. Features of the reproductive biology of flowering plants. *200 years the Nikita Botanical Gardens: Collection of scientific papers*. Vol. 134. Simferopol, 2012, pp. 192–206 (in Russian).
  7. Shevchenko S. V., Gafarova M. A. Reproductive biology *Fumana thymifolia* (L.) Spach et Webb (fam. Cistaceae). *Botanicheskii Zhurnal*, 2015, vol. 100, no. 1, pp. 39–43 (in Russian).
  8. *Krasnaya kniga Respubliki Krym. Rasteniya, vodorosli, griby. Otv. red. A. V. Yena, A. V. Fatyryda* [Yena A. V., Fatoryga A. V., eds. Red book of the Republik of Crimea. Plants, algae and fungi]. Simferopol, IT "ARIAL", 2015. 480 p. (in Russian).
  9. Krainyuk E. S., Shevchenko S. V., Bagrikova N. A. Cenopopulation structure and reproduction features of *Asphodeline lutea* (L.) Rchb (Asphodelaceae) in the Crimea. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens*, 2018, iss. 12, pp. 30–38 (in Russian).
  10. Shevchenko S. V., Krainyuk E. S. Developmental biology and distribution of *Adenophora taurica* in the Crimea. *Botanicheskii Zhurnal*, 2019, vol. 104, no. 8, pp. 47–56 (in Russian).
  11. Shevchenko S. V., Kamelina O. P. Family Davidiaceae. In: Batygina T. B., Yakovlev M. S., eds. *Comparative embryology of flowering plants. Davidiaceae – Asteraceae*. Leningrad, Nauka, Leningr. otd-nie, 1987, pp. 7–12 (in Russian).
  12. Kamelina O. P., Shevchenko S. V. On the embryology of *Davidia involucrata* (Davidiaceae). *Botanicheskii Zhurnal*, 1988, vol. 73, no. 2, pp. 203–213 (in Russian).
  13. Shevchenko S. V. *Reproduktivnaya biologiya dekorativnykh i subtropicheskikh plodovykh rasteniy Kryma* [Reproductive biology of ornamental and subtropical fruit plants of the Crimea]. Kyiv, Agrarnaya nauka, 2009. 336 p. (in Russian).
  14. Sinko L.T., Litvinova T. V., Shevchenko S. V. Breeding jujube. *Collection of scientific works of the State Nikita Botan. Gardens*, 1999, vol. 188, pp. 78–83 (in Russian).
  15. Shevchenko S. Reproduction and Propagation of some rare species of the Crimean flora. *Agriculture and Forestry*, 2017, vol. 63, no. 4, pp. 99–106.
  16. Shevchenko S. V., Kuzmina T. N., Miroshnichenko N. N. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya generativnoy sfery tsvetkovykh rasteniy* [Structural-functional organization of the generative sphere of flowering plants]. Simferopol, IT "ARIAL", 2020. 164 p. (in Russian).
  17. Kuzmina T. N., Shevchenko S. V. Formation of male and female generative spheres of *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. (Brassicaceae). *Physiological and Embryological Studies of Flowering Plants: Proceeding of Nikit. Bot. Gardens*, 2008, vol. 129, pp. 71–86 (in Russian).
  18. Batygina T. B. A systematic approach to the problem of embryo differentiation angiosperms. *Problems of Gametogenesis, Fertilization and Embryogenesis: Materials of the VIII all-Union Meeting on Plant Embryology*. Tashkent, October 12–13, 1982. Tashkent, Fan, 1983, pp. 25–26 (in Russian).
  19. Batygina T. B. The phenomenon of double fertilization. In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts: in 3 vols. Vol. 1. The generative organs of the flower*. St. Petersburg, Mir i semiya, 1997, pp. 31–45 (in Russian).
  20. Batygina T. B. The ovary and ovule are a complex integrated system conjugation of the development of structures and some aspects of the transport of substances in generative structures. In: *Morphophysiological Aspects of the Development of Female Generative Structures of Seed Plants: Materials of the all-Union symposium*. Telavi, 1984, pp. 6–8 (in Russian).
  21. Batygina T. B., Shamrov I. I. A new approach to the interpretation of the basal region ovule. In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts: in 3 vols. Vol. 1. Generative organs of a flower*. St. Petersburg, Mir i semiya, 1994, pp. 166–167 (in Russian).
  22. Ponomarev A. N. The study of flowering and pollination of plants. In: Lavrenko E. M., Korchagin A. A., eds. *Field Geobotany: in 5 vols*. Moscow, Nauka, 1960, vol. 2, pp. 9–19 (in Russian).
  23. Savchenko M. I. *Morfologiya semyapochki pokrytosemnykh rasteniy* [Morphology of the ovule of angiosperms]. Leningrad, Nauka, Leningr. otd-nie, 1973. 112 p. (in Russian).
  24. Ponomarev A. N., Demyanova E. I. Pollination. In: Fedorov A. I., ch. ed. *Plant life: in 6 vols*. Moscow, Prosveshchenie, 1980, vol. 5, part 1, pp. 55–77 (in Russian).
  25. Ponomarev A. N., Demyanova E. I. Antecology In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts: in 3 vols. Vol. 3*. St.-Petersburg, Mir i semiya, 2000, pp. 72–73 (in Russian).
  26. Levina R. E. *Reproduktivnaya biologiya semennykh rasteniy* [Reproductive Biology of Seed Plants]. Moscow, Nauka, 1981. 96 p. (in Russian).
  27. Takhtajan A. L. *Sistema i filogeniya tsvetkovykh rasteniy* [Systema et Phylogenia Magnoliophytorum]. Moscow, Leningrad, Nauka, 1966. 612 p. (in Russian).
  28. Takhtajan A. L. *Sistema magnoliotitov* [Systema Magnoliophytorum]. Moscow, Leningrad, Nauka, Leningr. otd-nie, 1987. 440 p.
  29. Golubev V. N., Volokitin Yu. S. *Morfologicheskoye opisaniye reproductivnoy struktury: metodicheskiye rekomendatsii po izucheniyu ant-ekologicheskikh osobennostey tsvetkovykh rasteniy* [Morphological description of the reproductive structure: Guidelines for study of antecological features of flowering plants]. Yalta, State Nikitsky Botanical Gardens Publ., 1986. 44 p. (in Russian).
  30. Golubev V. N., Volokitin Yu. S. *Funktsional'no-ekologicheskoye printsipy reproductivnoy struktury: metodicheskiye rekomendatsii po izucheniyu ant-ekologicheskikh osobennostey tsvetkovykh rasteniy* [Functional ecological principles of the reproductive structure: Guidelines for study of antecological features of flowering plants]. Yalta, State Nikitsky Botanical Garden Publ., 1986. 38 p. (in Russian).
  31. Pausheva Z. P. *Praktikum po tsitologii rasteniy. 4-e izd.* [Workshop on Plant Cytology]. Moscow, Agropromizdat, 1988. 271 p. (in Russian).



32. Romeis B. *Mikroskopicheskaya tekhnika* [Microscopic technique]. Moscow, Izd-vo inostr. lit., 1954. 718 p. (in Russian).
33. Zhinkina N. A., Voronova O. N. To the staining technique embryological preparations. *Botanicheskii Zhurnal*, 2000, vol. 86, no. 6, pp. 168–171 (in Russian).
34. Shevchenko S. V., Ruguzov I. A., Efremova L. M. The technique of coloring permanent preparations with methyl green and pyronine. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens*, 1986, iss. 66, pp. 99–101 (in Russian).
35. Shevchenko S. V., Chebotar A. A. Features of the European olive (*Olea europaea*) embryology. In: *Works of the Nikitsky Botanical Garden. Cytological and Embryological Studies of Higher Plants*, 1992, iss. 113, pp. 52–61 (in Russian).
36. Erdtman T. *Morfologiya pyl'tsy i sistematika rasteniy (vvedeniye v palinologiyu). 1. Pokrytosemnyye* [Pollen Morphology and Plant Systematics (Introduction to palynology). 1. Angiosperms]. Moscow, Izd-vo inostr. lit., 1956. 486 p. (in Russian).
37. Marko N. V. *Embryology and Features of the Natural Renewal of Adonis Vernalis L. and Paeonia tenuifolia L. in the Crimea*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Yalta, 2008. 193 p. (in Russian).
38. Shevchenko S. V., Marko N. V. Early stages of ontogenesis and reproduction *Adonis vernalis* (Ranunculaceae) in the Crimea. *Botanicheskii Zhurnal*, 2021, vol. 106, no. 5, pp. 494–507 (in Russian).
39. Shevchenko S. V., Plugatar Yu. V. Reproductive studies biology of seed plants in the Nikita Botanical Gardens. *Proceedings of Nikita Bot. Gardens*, 2019, iss. 149, pp. 210–231 (in Russian).
40. Marko N. V., Shevchenko S. V. Fertilization, endospermogenesis and embryogenesis of *Paeonia tenuifolia* L. *Black Sea Botanicheskii Zhurnal*, 2008, vol. 4, no. 1, pp. 76–83 (in Ukrainian).
41. Marko N. V., Shevchenko S. V. Features of the male generative sphere of *Paeonia tenuifolia* L. (Paeoniaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 2008, vol. 65, no. 2, pp. 252–262 (in Ukrainian).
42. Shamrov I. I. Integument. In: *Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts: in 3 vols. Vol. 1. Generative Organs of a Flower*. St. Petersburg, Mir i semiya, 1994, pp. 150–153 (in Russian).
43. Shamrov I. I. *Semyazachatok tsvetkovykh rasteniy: stroyeniye, funktsii, proiskhozhdeniye* [The ovule of flowering plants: structure, functions, origin]. Moscow, KMK Scientific Press, 2008. 358 p. (in Russian).
44. Korchagina I. A. Ovule. In: *Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts: in 3 vols. Vol. 1. Generative Organs of a Flower*. St. Petersburg, Mir i semiya, 1994, pp. 122–131 (in Russian).
45. Bouman F. Ovule. *Plant Embryology. Vol. 1*. Moscow, Agropromizdat, 1990, pp. 147–187 (in Russian).
46. Bouman F. Structure and function of the campylotropous ovule. In: *Embryology and Seed Reproduction*. St. Petersburg, Nauka, 1992, pp. 88–89.
47. Yaroslavtseva A. D. *Reproductive Biology of Some Species of the Lamiaceae Lindley family*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Yalta, 2009. 21 p. (in Russian).
48. Marko N. V. Antecology and seed productivity of *Paeonia tenuifolia* L. (Paeoniaceae) in the Crimea. *Bulletin of the Zaporizky State University. Biological Sciences*, 2004, no. 1, pp. 136–140 (in Russian).
49. Shevchenko S. V., Miroshnichenko N. N. Antecological aspects of the reproductive process of some species of the genus *Campanula* L. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens*, 2013, iss. 109, pp. 69–79 (in Russian).
50. Shevchenko S. V., Odinzova A. B. *Kratkiy slovar' terminov po reproduktivnoy biologii tsvetkovykh rasteniy* [Brief Glossary of Terms Reproductive Biology of Flowering Plants]. Simferopol, ARIAL, 2016. 168 p. (in Russian).
51. Shevchenko S. V., Krajnyuk E. S. Developmental biology and distribution of *Adenophora taurica* in the Crimea. *Botanicheskii Zhurnal*, 2019, vol. 104, no. 8, pp. 47–56 (in Russian).
52. Shevchenko S. V. Fertilization and early embryogenesis in *Asimina triloba* L. (DUN). *Wisti of the Askania-Nova Biosphere Reserve*, 2003, vol. 5, pp. 67–70 (in Russian).
53. Yakovlev M. S., Joffe M. D. Peculiarities of embryogenesis of the genus *Paeonia* L. *Botanicheskii Zhurnal*, 1957, vol. 42, no. 10, pp. 1491–1502 (in Russian).
54. Shevchenko S. V., Gorina V. M., Mitrofanova I. V. Characteristics of apricot male generative sphere for creation of its new forms. *Agriculture and Forestry*, 2017, vol. 63, iss. 1, pp. 87–93.
55. Shevchenko S. V. *Reproductive Biology of a Number of Valuable Subtropical Fruit and Ornamental Plants of the Crimea*. Diss. ... Dr. Sci. (Biol.). Yalta, 2001. 297 p. (in Russian).
56. Shevchenko S. V., Korostylev A. A., Shevchuk O. M. Features of the developmental biology of *Orthosiphon aristatus* (Lamiaceae) under the conditions of introduction on the Southern coast of the Crimea. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2022, vol. 22, iss. 4, pp. 437–444 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2022-22-4-437-444>
57. Shevchenko S. V. To the embryology of *Pistacia mutica* F. et M. *Botanicheskii Zhurnal*, 1994, vol. 79, no. 4, pp. 52–62 (in Russian).
58. Andreev L. N., Gorbunov Ju. N. The role of Russian botanical gardens in the conservation of plant biological diversity. In: *Biological Diversity. Plant Introduction. Materials of the Third Intern. scientific conf. (September 23–25, 2003, St. Petersburg)*. St. Petersburg, [б. и.], 2003, pp. 5–7 (in Russian).

Поступила в редакцию: 05.02.2024; одобрена после рецензирования 01.03.2024; принята к публикации 03.03.2024; опубликована 30.09.2024

The article was submitted 05.02.2024; approved after reviewing 01.03.2024; accepted for publication 03.03.2024; published 30.09.2024