

УДК 581.4:582.47(470)

Палинологические исследования *Chamaecyparis lawsoniana* в Предгорном Крыму

Захаренко Г. С., Сеит-Аблаева С. С., Ренецкая А. И.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
cupressus@inbox.ru

Приведены результаты цитоморфологических исследований пыльцы *Chamaecyparis lawsoniana* (A.Murr.) Parl., произрастающих в Ботаническом саду им. Н. В. Багрова Крымского федерального университета. Получены оригинальные данные по индивидуальной изменчивости диаметра, объема, потенциальной фертильности и аномалиях пыльцы, связанных с влиянием погодно-климатических условий в период микроспорогенеза. Разбухающий слой интины рассматривается в качестве депо биологически активных веществ опылительной капли, необходимых для дальнейшего развития мужского гаметофита. Показано, что по ритму развития мужского гаметофита пыльца *Ch. lawsoniana* аналогична пыльце видов подсемейства Secoioideae.

Ключевые слова: *Chamaecyparis lawsoniana*, Ботанический сад имени Н. В. Багрова, Южный берег Крыма, жизнеспособность пыльцы, диаметр и объем пыльцевого зерна, экзина, интина.

ВВЕДЕНИЕ

Дифференциация полов у растений представляет собой специализацию на уровне популяции в двух главных альтернативных аспектах эволюции: изменения и сохранения. Было показано, что информация об изменении среды обитания более эффективно передается мужским полом (Геодакян, 1977). В этой связи изучение пыльцы как мужского поколения является важным этапом оценки результатов интродукционного испытания и репродуктивных способностей растений определенного вида или выяснения причин их низкой семенной продуктивности в новом физико-географическом окружении, поскольку семенная продуктивность является определяющим условием микроэволюции вида, конечным этапом которого является формирование интродукционной популяции как системы надорганизменного уровня, способной адекватно реагировать на природно-климатические факторы без потери устойчивости (Некрасов, 1980).

В последние годы наблюдается возрастание интереса к развитию мужского гаметофита растений на разных этапах его развития в целях решения проблем эволюции, систематики и филогении, практических вопросов семеноводства (Williams, Mazer, 2016). Изучение мужской половой сферы является важным этапом изучения адаптивных возможностей и перспектив культуры растений в условиях интродукции.

К числу видов голосеменных растений, представляющих интерес для зеленого строительства в предгорном Крыму, относится кипарисовик Лавсона (*Chamaecyparis lawsoniana* (A.Murr.) Parl.). Несмотря на более чем полуторавековой период выращивания в Крыму этот вид в биологическом отношении здесь почти не изучен. Имеются лишь данные о размерах растений и противоречивые сведения о качестве семян в условиях культуры на Южном берегу Крыма. Так, И. А. Забелин (Забелин, 1939) указывает, что жизнеспособность семян колеблется по деревьям и годам от 0 до 100 %. По нашим данным (Захаренко, Царенко, 2017), в Ботаническом саду им. Н. В. Багрова Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского у растущих групп деревьев этого вида жизнеспособность семян в течение трех лет варьировала от 0 до 13 %. При этом было обнаружено, что отсутствие жизнеспособных семян в отдельные годы связано с отсутствием опыления вследствие поражения низкими температурами микростробиллов на этапе

расхождения микроспорофиллов и подготовки к поллинии. В годы с благоприятным температурным режимом (+7–12 °С) в период опыления все функционально однодомные и женские деревья образовывали жизнеспособные семена.

В отечественной литературе сведения о пыльце кипарисовика Лавсона очень ограничены, а цитоморфологические характеристики вообще отсутствуют. Согласно принятой в палинологии морфологической классификации, пыльца видов рода *Chamaecyparis* Sprach. мелколептомная радиально симметричная, шарообразная, с относительно тонкой экзиной (Сладков, 1967). При попадании в опылительную каплю, именуемую в англоязычной литературе «pollination drop» (Konar, Oberoi 1969), в результате разбухания наружного пектинового слоя интины нормально развитые пыльцевые зерна сбрасывают экзину. По этому признаку пыльца видов семейства Cupressaceae Bartleg, отнесена к таксоидному типу (Schacht, 1860; Muller-Stoll, 1948).

Исследования состава опылительной капли, впервые изученного немецким исследователем Н. Ziegler в 1959 году у тиса ягодного (*Taxus baccata* L.), имеющего пыльцу таксоидного типа, показали сложный биохимический состав выделяемого семяпочкой секрета, включающий углеводы, минеральные и другие биологически активные вещества (Ziegler, 1959). При изучении опылительной капли у можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) с использованием современной хроматографии в ее составе выявлено более сорока биологически активных соединений (Сурсо, Селиванова, 2016).

Опыты по проращиванию пыльцы таксоидного типа на искусственных питательных средах не позволяют дать объективную характеристику ее жизнеспособности и проследить все этапы развития мужского гаметофита (Размологов, 1972). И только использование секрета, выделяемого семяпочками в рецептивном состоянии или его добавление в питательный раствор сделало возможным проследить развитие мужского гаметофита у тиса и других голосеменных растений с пыльцой таксоидного типа (Голубев и др., 1982).

Изучение репродуктивных процессов у *Sequoia sempervirens* Lindl., *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) J. Buchholz и видов рода *Cupressus* L. показало, что пыльцевые зерна, неспособные освободиться от экзины в опылительной капле, не могут участвовать в половом процессе. Поэтому неспособность сбрасывания экзины является аномалией, существенно снижающей потенциальную фертильность пыльцы отдельных деревьев у видов, имеющих пыльцу таксоидного типа (Захаренко, 1984).

Учитывая такую особенность пыльцевых зерен видов семейства Cupressaceae Bartleg, как обязательное сбрасывание экзины в опылительной капле, было предложено включить в методику приготовления препаратов для цитоморфологического анализа предварительное намачивание пыльцы в растворе, содержащем, как и секрет, выделяемый семяпочками, ионы кальция (Никифоров, Захаренко, 1973). Как показали исследования пыльцы у других видов этого семейства, это открыло возможность не только давать цитологическую характеристику пыльцы, но и выявлять аномалии строения оболочки пыльцевого зерна.

Целью нашего исследования было цитоморфологическое изучение пыльцы кипарисовика Лавсона для восполнения данных о строении пыльцевого зерна и оценки потенциальной фертильности пыльцы у деревьев данного вида на прогамном этапе ее развития в условиях Предгорной зоны Крыма.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Для исследований в начале апреля 2017 года в период поллинии была собрана пыльца с трех деревьев кипарисовика Лавсона в Ботаническом саду имени Н. В. Багрова Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского. Учитывая, что у кипарисовика Лавсона в районе исследования мейоз микроспороцитов и формирование пыльцевых зерен проходили в конце февраля – начале марта, когда имело место понижение температуры до минусовых значений, дополнительно была взята пыльца с образовавшегося в год исследования микростробилы дерева типовой формы на Южном берегу Крыма (п. Партенит), где мейоз проходил в более благоприятных температурных условиях. Использование пыльцы одного

дерева вызвано малым числом деревьев типовой формы в южнобережной зоне и наличием микростробилов лишь у одного из четырех растущих в группе деревьев, что связано с динамикой их половой принадлежности. Возраст деревьев, образцы пыльцы которых использованы в данной работе, насчитывает около 50 лет.

Цитоэмбриологический анализ пыльцы проводили на временных окрашенных ацетокармином препаратах, приготовленных по методике, разработанной нами ранее для изучения пыльцы секвойи вечнозеленой (Никифоров, Захаренко, 1973).

С целью освобождения пыльцевых зерен от экзины перед окрашиванием образец пыльцы на предметном стекле помещали в каплю 0,1-молярного раствора уксуснокислого кальция на 30 минут. Длительность экспозиции соответствует времени, необходимому для всасывания семяпочкой опылительной капли с пыльцой. После обработки пыльцы физиологическим раствором его удаляли с помощью фильтровальной бумаги. Для этого ровно отрезанный край полоски фильтровальной бумаги, плотно прижатой к предметному стеклу, подводили к капле и удаляли её, после чего на оставшуюся пыльцу наносили каплю красителя и накрывали покровным стеклом. Для ускорения процесса окрашивания препарат подогревали, помещая его над пламенем спиртовки или свечи.

Цитологический анализ пыльцы проводили под микроскопом Микмед-5. На препаратах, предназначенных для цитологического анализа, с помощью окуляр-микрометра МОВ 1-1,5[×] измеряли диаметр пыльцевых зерен, сбросивших и не сбросивших экзину. Для измерения диаметра пыльцевых зерен с экзиной готовили окрашенные препараты без предварительного намачивания в физиологическом растворе. Полученный цифровой материал статистически обрабатывали с использованием пакета прикладных программ Microsoft Office Excel 2003. Варьирование морфологических признаков пыльцевого зерна оценивали по шкале, предложенной С. А. Мамаевым (Мамаев, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований показали, что у кипарисовика Лавсона развитие мужского гаметофита начинается еще в микроспорангии. Зрелое нормально развитое пыльцевое зерно представляет собой двухклеточный мужской гаметофит, состоящий из отличающихся по размеру клеток, заключенных в общую оболочку (рис. 1а). Крупная вегетативная (сифоногенная) клетка занимает основную часть объема пыльцевого зерна. Ее ядро находится в центре пыльцевого зерна.

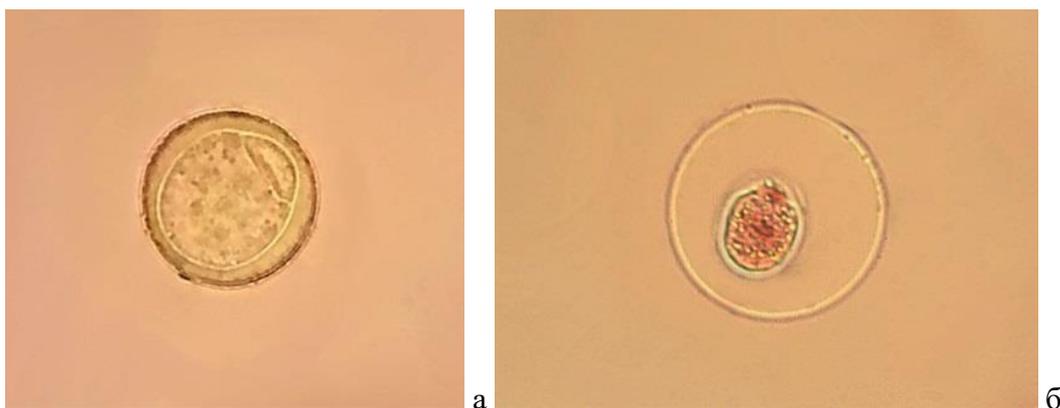


Рис. 1. Пыльца *Chamaecyparis lawsoniana* ($\times 40$)

а – пыльцевое зерно с экзиной, не окрашенное ацетокармином; б – пыльцевое зерно без экзины.

Цитоплазма вегетативной клетки содержит большое число мелких вакуолей и на просвет кажется пенистой. Крахмальные зерна в цитоплазме отсутствуют. Маленькая линзовидная генеративная клетка располагается пристенно (рис. 1б).

Как видно из таблицы 1, во всех изученных образцах живые внешне морфологически нормальные пыльцевые зерна составляют более 99 %. Основной аномалией, исключающей участие пыльцевых зерен в половом процессе, является неспособность сбрасывать экзину при попадании в опылительную каплю, как и в физиологическом растворе.

Таблица 1

Результаты цитоморфологического анализа образцов пыльцы деревьев *Chamaecyparis lawsoniana*, растущих в Ботаническом саду и на Южном берегу Крыма

№ дерева и место произрастания	Соотношение числа пыльцевых зерен, %		
	Морфологически нормально развитые, способные сбрасывать экзину	Морфологически нормально развитые, неспособные сбрасывать экзину	Мелкие, заполненные крахмальными зернами, неспособные сбрасывать экзину
№ 1, п. Партенит	93,67	6,33	0
№ 2, Бот. сад	73,56	26,44	ед.
№ 3, Бот. сад	50,84	49,10	0,06
№ 4, Бот. сад	90,55	8,47	0,98

По распространению этой аномалии наблюдается значительное различие образцов пыльцы деревьев, растущих рядом на территории Ботанического сада. Если в образце дерева № 4 более 90 % пыльцевых зерен способно сбрасывать экзину, то у дерева № 3 почти половина пыльцевых зерен аномальна по этому признаку. В то же время пыльца дерева № 4 незначительно отличается по количеству зерен с такой аномалией от пыльцы дерева № 1

Наряду с морфологически нормально развитыми пыльцевыми зернами в пыльце деревьев, растущих в Ботаническом саду, встречаются не сбрасывающие экзину мелкие живые одноклеточные пыльцевые зерна, заполненные крахмалом, который идентифицируется при просмотре в поляризованном свете. Кроме того, у этих деревьев единично встречаются мелкие оптически пустые, деформированные зерна.

Причина возникновения мелких живых заполненных крахмалом и мертвых зерен, вероятно, связана с нарушениями деления микроспороцитов в мейозе. Микроспорогенез у кипарисовика Лавсона в условиях Симферополя шел с середины февраля до начала марта, когда имели место значительные колебания суточных температур с падением до минусовых значений. На это указывает и отсутствие таких зерен в образце южнобережного происхождения. Вероятно, следствием отрицательного воздействия низких температур являются и нарушения развития слоев оболочки пыльцевых зерен, приводящие к утрате способности сбрасывать экзину. С воздействием низких температур в период мейоза связано появление аналогичных аномалий у *Cupressus sempervirens* L. (Захаренко, 2006) и *Taxus baccata* L. (Ругузов, 1972), имеющих пыльцу таксоидного типа.

Способность пыльцевых зерен, сбрасывающих экзину, участвовать в половом процессе не зависимо от их размеров дает право относить их к потенциально фертильным. Тот факт, что кипарисовик Лавсона, растущий на Южном берегу Крыма, представлен лишь одним деревом и имеет очень близкие значения потенциальной фертильности пыльцы с деревом № 4 из Ботанического сада, не позволяют говорить о различии по этому показателю деревьев, растущих в разных природно-климатических районах Крыма. Можно лишь отметить, что на Южном берегу Крыма в пыльце не обнаружено аномалий, которые возникают при нарушении в мейозе, прошедшем здесь зимой 2017 года в безморозный период.

При изучении механизма опыления у голосеменных растений с таксоидным типом опыления обнаружено, что для опыления отдельно взятой семечки необходимо (и достаточно) попадание в нее с помощью опылительной капли трех пыльцевых зерен (Ругузов и др., 1982). Наличие в проанализированных образцах пыльцы деревьев, растущих в Ботаническом саду, в среднем более 70 % пыльцевых зерен, способных сбрасывать экзину, указывает на то, что высокое качество пыльцы, продуцируемой в Предгорной зоне Крыма, при достаточной ее плотности в воздухе и благоприятных погодных условиях (температура около 10–12 °С и отсутствие осадков) может обеспечить нормальное опыление и формирование жизнеспособных семян.

У ветроопыляемых растений важным условием нормально опыления является не только доброкачественность пыльцы, но и обеспечение достаточной плотности пыльцы своего вида в воздухе в период рецептивного состояния семечек. Разреженное стояние деревьев или малочисленность групп не обеспечивают нормальное опыление, поскольку плотность пыльцевого потока в воздухе по мере удаления от пылящего дерева существенно снижается. По данным К. Фегри и Л. Ван дер Пейла (Фегри, Ван дер Пейл, 1982), с увеличением расстояния от пылящего дерева на единицу длины плотность пыльцевого потока снижается в 3 раза. Практическим шагом в решении вопросов повышения семенной продуктивности кипарисовика Лавсона в районе исследования является создание больших групп или формирование специальных куртин.

Морфометрический анализ показал, что средние значения диаметра пыльцевого зерна с экзиной в образцах, не подвергнутых обработке физиологическим раствором (таблица 2), находятся в пределах от 32,1 мк (дерево № 1) до 33,6 мк (дерево № 4) с абсолютными значениями этого показателя от 22,8 мк до 38,6 мк. Варьирование диаметра пыльцевых зерен у всех деревьев характеризуется низким уровнем изменчивости (7 % <C<12 %).

Таблица 2

Диаметр пыльцевого зерна у деревьев *Chamaecyparis lawsoniana* с экзиной в Ботаническом саду и в насаждениях ЮБК

№ дерева и место произрастания	$X \pm m$, мк	Lim, мк	Коэффициент варьирования, %
№ 1, п. Партенит	31,5±0,47	22,8–36,0	8
№ 2, Бот. сад	32,6±0,38	26,4–38,6	8
№ 3, Бот. сад	32,1±0,30	26,6–36,2	6
№ 4, Бот. сад	33,6±0,28	27,6–37,4	7

Однофакторный дисперсионный анализ результатов измерения диаметра пыльцевого зерна с экзиной свидетельствует о достоверных различиях образцов пыльцы рассматриваемой группы деревьев кипарисовика Лавсона из Ботанического сада по этому показателю ($F_{\text{факт.}} = 5,26$ при $F_{\text{критич.}} = 3,05$ и $P < 1\%$).

Поскольку данный анализ указывает только на наличие достоверных различий в общем массиве сравниваемых данных, но не характеризует различия по диаметру зерна между выборками пыльцы отдельных деревьев, проведено парное сравнение образцов пыльцы по критерию Стьюдента. С достоверностью выше 95 % оказались доказанными различия по диаметру пыльцевого зерна между деревом № 4 и всеми остальными деревьями, растущими совместно с ним на территории Ботанического сада. Пыльца дерева № 1, растущего на Южном берегу Крыма, достоверно отличается от пыльцы деревьев № 2 и № 4 (таблица 3). Можно также отметить, что у дерева из Партенита пыльца характеризуется как меньшим средним, так и абсолютными значениями диаметра пыльцевого зерна. Однако представленность единичным деревом не позволяет говорить о влиянии условий произрастания на морфометрические показатели пыльцы и указывает на необходимость специального исследования различий пыльцы по этому параметру.

Таблица 3

Различия по критерию Стьюдента (t) деревьев *Chamaecyparis lawsoniana* по диаметру пыльцевого зерна с экиной (t критич.=1,69) в Крыму

№ дерева и место произрастания	№ 1, п. Партенит	№ 2, Бот. сад	№ 3, Бот. сад	№ 4, Бот. сад
№ 1, п. Партенит	1	<u>1,74</u>	1,12	<u>3,78</u>
№ 2, Бот. сад	<u>1,74</u>	1	0,89	<u>2,13</u>
№ 3, Бот. сад	1,12	0,89	1	<u>3,57</u>
№ 4, Бот. сад	<u>3,78</u>	<u>2,13</u>	<u>3,57</u>	1

В результате сбрасывания экины диаметр пыльцевых зерен, измеряемый по противоположным точкам разбухшего слоя интины, резко возрастает (табл. 4). Так, у дерева № 4 он увеличился в 1,78 раза. Ранговое же положение деревьев из Ботанического сада в ряду индивидуальной изменчивости среднего значения диаметра пыльцевого зерна после сбрасывания экины не изменилось. Среди рассматриваемой группы наименьшее среднее и предельное максимальное значение диаметра пыльцевого зерна без экины имел образец южнобережного дерева.

Таблица 4

Диаметр пыльцевого зерна, освободившегося от экины, у деревьев *Chamaecyparis lawsoniana* в Ботаническом саду и в насаждениях ЮБК

№ дерева и место произрастания дерева	X ср±m, мк	Lim X	Коэффициент варьирования, %
№ 1, п. Партенит	49,8±0,59	41,5–59,5	8
№ 2, Бот. сад	54,9±0,93	40,6–67,7	12
№ 3, Бот. сад	54,9±0,66	43,9–64,8	8
№ 4, Бот. сад	59,7±0,78	46,6–75,1	9

Оценка различий образцов пыльцы, сбросившей экину, по критерию Стьюдента указывает на возрастание различий между ними с достоверностью выше 99 % (табл. 5). Это позволяет говорить о значительной индивидуализации материнских деревьев по этому признаку. Лишь пыльца деревьев № 2 и № 3 имела после сбрасывания экины одинаковый диаметр.

Таблица 5

Различия по критерию Стьюдента (t) деревьев *Chamaecyparis lawsoniana* по диаметру пыльцевых зерен, сбрасывающих экину (t критич. = 1,98)

№ дерева и место сбора образца	№ 1, п. Партенит	№ 1, Бот. сад	№ 2, Бот. сад	№ 3, Бот. сад
№ 1, п. Партенит	1	<u>4,69</u>	<u>5,85</u>	<u>10,19</u>
№ 1, Бот. сад	<u>4,69</u>	1	0,01	<u>3,94</u>
№ 2, Бот. сад	<u>5,85</u>	0,01	1	<u>4,68</u>
№ 3, Бот. сад	<u>10,19</u>	<u>3,94</u>	<u>4,68</u>	1

Сравнение средних значений диаметра пыльцевых зерен, не подвергнутых обработке физиологическим раствором, и после сбрасывания экзины показало тесную корреляцию между этими показателями: коэффициент корреляции $r=0,96$. Однако учитывая разное соотношение в изученных образцах количества пыльцевых зерен, способных и неспособных сбрасывать экзину, корреляционная связь между статистическими значениями диаметра пыльца до и после намачивания заслуживает дополнительного исследования пыльца большего числа деревьев.

Для выяснения вопроса о различии размеров пыльцевых зерен, неспособных сбрасывать экзину от сбрасывающих ее, на препаратах пыльца, обработанных физиологическим раствором, были измерены диаметры пыльцевых зерен, оставшихся с экзиной. Сравнение данных, приведенных в таблице 6, с данными, приведенными ранее в таблице 2, показывает, что у деревьев № 1 и № 3 пыльца, не сбросившая экзину, имеет больший диаметр, а у дерева № 2 – меньший. У дерева же № 4 такого различия практически нет. Размеры пыльца, неспособной сбрасывать экзину, у деревьев № 1 и № 3 характеризуются таким же низким уровнем изменчивости, как и в целом по генеральной совокупности пыльца этих деревьев с экзиной. У дерева № 3 пыльца, неспособная сбрасывать экзину, характеризуется более высоким, а у дерева № 4, наоборот, очень низким уровнем изменчивости. Эти данные, по-видимому, указывают на различные причины возникновения аномалий оболочки пыльцевого зерна, связанных как с воздействием внешних факторов, так и с индивидуальными наследственными особенностями материнских деревьев.

Таблица 6

Диаметр пыльцевых зерен, неспособных сбрасывать экзину, у деревьев *Chamaecyparis lawsoniana* в Ботаническом саду и в насаждениях ЮБК

№ дерева и место сбора образца	$X \pm m$, мк	Lim X	Коэффициент варьирования, %
№ 1, п. Партенит	32,7±0,63	22,3–36,0	10
№ 2, Бот. сад	28,7±0,76	21,6–39,6	15
№ 3, Бот. сад	33,4±0,49	29,3–40,8	8
№ 4, Бот. сад	33,3±0,35	29,0–37,2	6

Сравнение образцов пыльца по объему пыльцевых зерен, не прошедших обработку физиологическим раствором (таблица 7), и после такой обработки (табл. 8) показывают, что после сбрасывания экзины средний объем пыльцевого зерна в изученных образцах увеличивается по-разному. Если у дерева № 1, растущего на Южном берегу Крыма, средний объем возрос в 3,9 раза, то у деревьев № 2 и № 4 из Ботанического сада, соответственно, в 4,8 раза и 5,7 раза.

Таблица 7

Объем пыльцевых зерен, не обработанных физиологическим раствором, у деревьев *Chamaecyparis lawsoniana*, растущих в Ботаническом саду и в насаждениях ЮБК

Место произрастания и № дерева	$X \pm m$, мк ³	Lim, мк ³	Коэффициент варьирования, %
№ 1, п. Партенит	16677±693	6203–24416	23
№ 2, Бот. сад	18450±647	9629–30191	25
№ 3, Бот. сад	17574±473	9894–24908	19
№ 4, Бот. сад	20023±490	11003–27465	17

Таблица 8

Объем пыльцевых зерен, сбросивших экзину, у деревьев *Chamaecyparis lawsoniana*, растущих в Ботаническом саду и в насаждениях ЮБК

Место произрастания и № дерева	$X \pm m$, мк ³	Lim, мк ³	Коэффициент варьирования, %
№ 1, п. Партенит	65792±2367	37458–110348	25
№ 2, Бот. сад	90287±4444	34920–162240	34
№ 3, Бот. сад	88558±3145	44337–142398	25
№ 4, Бот. сад	114146±4401	52822–221843	27

Особенно заметны различия по абсолютным значениям объемов пыльцевых зерен с минимальными и максимальными значениями. В образцах пыльцы без обработки раствором уксуснокислого кальция максимальные значения объема пыльцевого зерна превышают минимальные в 2,5 (дерево № 4) – 3,9 раза (дерево № 1). После сбрасывания экзины эти различия становятся более заметными у дерева № 4 (самое крупное пыльцевое зерно имеет объем в 4,2 раза, большей чем мелкое), а у дерева № 1 – менее (объем самого крупного зерна больше самого мелкого в 2,9 раза). Сравнение образцов по объему пыльцевых зерен показало, что их ранговое положение, наблюдаемое при сравнении диаметров пыльцевых зерен, сбросивших экзину, не изменяется (табл. 9).

Таблица 9

Различия по критерию Стьюдента (t) деревьев *Chamaecyparis lawsoniana* по объему пыльцевых зерен, сбросивших экзину

№ дерева и место сбора образца	№ 1, п. Партенит	№ 1, Бот. сад	№ 2, Бот. сад	№ 3, Бот. сад
№ 1, Бот. сад	4,86	1		
№ 2, Бот. сад	5,78	0,32	1	
№ 3, Бот. сад	9,68	3,81	4,73	1

Биологическая сущность сбрасывания экзины и разбухания наружного слоя интины состоит в обеспечении роста развивающегося в семяпочке мужского гаметофита необходимыми биологически активными веществами, содержащимися в опылительной капле. Разбухающий слой интины является приспособлением для аккумуляции содержащихся в опылительной капле биологически активных соединений, предоставляемых в момент опыления семяпочкой (Захаренко, 2006). Из этого следует, что пыльцевые зерна, имеющие после сбрасывания экзины больший объем разбухающего пектинового слоя интины, обладают преимуществом перед зёрнами с минимальным объемом этого слоя по обеспеченности трофическими и другими биологически активными веществами. В этой связи различие пыльцы отдельных деревьев и пыльцевых зерен в пыльце отдельного дерева можно рассматривать как показатель дифференциации мужского гаметофитного поколения и проявление действия естественного отбора в мужском половом потомстве на уровне как деревьев, так и пыльцевых зерен отдельно взятого дерева.

Род *Chamaecyparis* на основе анализа морфологического строения женских шишек включен в подсемейство Cupressoideae (Jagel, Dörken, 2015). Сравнение полученных данных о развитии мужского гаметофита в зрелой пыльце *Ch. lawsoniana* с другими видами семейства Cupressaceae показывает, что по степени формирования клеточной структуры пыльцевого зерна этот вид отличается от относящихся к подсемейству Cupressoideae видов

родов *Cupressus*, *Juniperus*, пыльца которых представляет собой микроспору. Пыльца же рассматриваемого вида представляет собой двухклеточный гаметофит в оболочке пыльцевого зерна, что характерно для представителей подсемейства *Secoioideae* (Захаренко, 1984, 2006). Этот факт представляет интерес для дальнейшего совершенствования систематики и филогении семейства *Cupressaceae*.

ВЫВОДЫ

1. Нормально развитая пыльца *Chamaecyparis lawsoniana* представляет собой двухклеточный гаметофит в оболочке пыльцевого зерна, состоящий из крупной вегетативной и небольшой пристенно расположенной генеративной клетки. По степени развития мужского гаметофита в процессе формирования пыльцевых зерен кипарисовик Лавсона в рамках семейства *Cupressaceae* аналогичен представителям подсемейства *Secoioideae*, имеющим двухклеточную пыльцу.

2. В условиях Предгорной зоны Крыма у кипарисовика Лавсона средний диаметр пыльцевого зерна у отдельно взятого дерева варьирует от 32,1 мк до 33,6 мк с абсолютными значениями этого показателя от 22,8 мк до 38,6 мк.

3. В районе исследования у кипарисовика Лавсона формируется пыльца со средней потенциальной фертильностью выше 70 %. Основной аномалией пыльцы является неспособность сбрасывать экзину. Возникновение аномалии связано с нарушением низкими температурами процесса микроспорогенеза и формирования оболочки пыльцевого зерна.

Статья публикуется в рамках выполнения госзадания Министерства образования и науки РФ с госбюджетным финансированием № 6.7794.2017/БЧ по теме «Разработка системы рационального использования декоративных фитобиологических ресурсов на территории Крыма»

Список литературы

- Геодакян В. А. Количество пыльцы как регулятор эволюционной пластичности перекрестно опыляемых растений // Доклады АН СССР. – 1977. – Т. 234, № 6. – С. 1460–1463.
- Голубев В. Н. и др. Некоторые структурно-функциональные особенности мужского гаметофита хвойных / Голубев В. Н., Ругузов И. А., Захаренко Г. С. // Тез. докл. VII съезда Укр. бот. общ.-ва. – Киев, 1982. – 101 с.
- Забелин И. А. *Gymnospermae* – голосеменные // Труды Никитского ботанического сада. – 1939. – Т. 22. – Вып. 1. – С. 35–178.
- Захаренко Г. С. Особенности развития пыльцы секвойи вечнозеленой // Труды Никитского ботанического сада. – 1984. – Т. 92. – С. 84–91.
- Захаренко Г. С. Биологические основы интродукции и культуры видов рода кипарис (*Cupressus* L.). – Киев, 2006. – 255 с.
- Захаренко Г. С., Царенко О. И. Особенности семеношения кипарисовика Лавсона в предгорном Крыму // Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Проблемы и перспективы развития современной ландшафтной архитектуры». – Симферополь, 2017. – С. 212–215.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). – М.: Наука, 1973. – 284 с.
- Некрасов В. И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. – М.: Наука, 1980. – 101 с.
- Никифоров Ю. Л., Захаренко Г. С. Опыление у секвойи вечнозеленой // Половая репродукция. – Новосибирск, 1973. – С. 139–141.
- Размологов В. П. О филогенетическом значении некоторых аномалий, встречающихся при прорастании микроспор кипарисов // Биология и филогения растений. – М.: Наука, 1972. – С. 213–222.
- Ругузов И. А. Фертильность пыльцы тиса ягодного и аномалии в ее развитии // Бюл. Никитского ботанического сада. – 1972. – Вып. 2. – С. 34–36.
- Ругузов И. А., Захаренко Г. С., Склонная Л. У. Закономерности опыления растений порядка *Coniferales* // Материалы Всесоюзного совещания «Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений». – Киев, 1982. – С. 257–259.
- Сладков А. Н. Введение в споровую-пыльцевую анализ. – М.: Наука, 1967. – 271 с.
- Сурсо М. В., Селиванова Н. В. Опыление у можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.): механизмы вовлечения пыльцы и влияние мужского гаметофита на развитие семезачатков и шишкочагод // Лесной журнал. – 2016. – № 4. – С. 40–53.
- Фегри К., Ван дер Пейл Л. Основы экологии опыления. – М.: Мир, 1982. – 379 с.

Jagel A, Dörken V. Morphology and morphogenesis of the seed cones in Cupressaceae – part II: Cupressoideae // Bulletin of the Cupressus Conservation Project. – 2015. – Vol. 4. – N. 2. – P. 51-78.

Konar R. N., Oberoi J. P. Recent works on reproductive structures of living conifers and taxads. – A review. // Bot. Res. – 1969. – Vol. 35. – P. 89–116.

Müller-Stoll R. W. Zytomorphologische studien am Pollen von *Taxus baccata* L. und anderen Koniferen // Planta. – 1948. – B. 35. – Hf. 5/6. – S. 601–641.

Schacht H. Über den Bau einiger Pollenkörner // Berlin – 1860. – Jarhb. Wiss. Bot. – Bd. 2. – S. 109–168.

Williams J. H., Mazer S. J. Pollen –Tiny and ephemeral but not forgotten: New ideas on their ecology and evolution // American. Journal of Botany. – 2016. – № 103. – P. 365-374.

Ziegler H. Über die Zusammensetzung des «Bestäubungstropfens» und den Mechanismus seines Sekretion. // Planta. – 1959. – B. 52. – S. 587–599.

Zakharenko G. S., Seit-Ablaeva S. S., Repetskaya A. I. Palynological studies of the *Chamaecyparis lawsoniana* in the Foothill Crimea // Ekosystemy. 2018. Iss. 13 (43). P. 27–36.

The article provides the information of the results of cytomorphological studies of the pollen of *Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murr.) Parl. The trees growing in the Botanic Garden named after N. V. Bagrov of the Crimean Federal University (hereinafter referred to as the Botanic Garden) and on the Southern coast of the Crimea. The aim of the research is to fill the missing palynological data in the literature and assess the potential fertility of the pollen of this species in the Piedmont Zone of the Crimea. Original data on the individual variability of diameter, volume, potential fertility and pollen anomalies associated with the influence of weather and climate conditions during the microsporogenesis are obtained. The swelling layer of intin is considered as a depot of the biologically active substances of the pollinating drop, which are necessary for the further development of the male gametophyte. It is shown that, according to the rhythm of the male gametophyte development, the pollen of *Chamaecyparis lawsoniana* is similar to the pollen of the species of the subfamily Secuoioideae.

Key words: *Chamaecyparis lawsoniana*, Southern coast of the Crimea, Botanic Garden named after N. V. Bagrov, pollen viability, diameter and volume of pollen grains, exin, intin.

Поступила в редакцию 02.02.2018