

БОТАНИКА

УДК 581.3 : 582.669.2

К РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *EUPHORBIA LATHYRIS* L. (EUPHORBIACEAE): РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ*

Г.Е Титова, М.А. Ньюкалова, Н.А. Жинкина
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
Санкт-Петербург

Впервые детально изучено развитие семени у *Euphorbia lathyris* L. Установлено, что этот процесс в целом сходен с таковым у других исследованных видов рода *Euphorbia*. Также выявлены его специфические особенности: наличие гемитропных семязачатков; формирование эндопахихалазы, системы постхалазального ветвления проводящего пучка рафе семени (в виде особых клеток его окончаний, проникающих в гипостазу, основание тегмена и подиум нуцеллуса), трахеидоподобных клеток в эндотегмене и халазального гаустория эндосперма; глубокое погружение последнего в эндопахихалазу. Обсуждены некоторые функциональные аспекты — возможное участие трахеидоподобных клеток эндотегмена в набухании семян при прорастании и возможные причины появления в клетках зрелой тесты сферокристаллов, интерпретированных как кристаллизующиеся избыточные продукты метаболизма семени, необходимые для его формирования.

Ключевые слова: *Euphorbiaceae*, *Euphorbia lathyris* L., семязачаток, семя, эндопахихалаза.

DOI: 10.26456/vtbio3

Введение. *Euphorbia lathyris* L. (молочай чиновидный) относится к подроду *Esula* Pers. рода *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae), недавно выделенному в результате молекулярно-филогенетического анализа; при этом данный вид является представителем монотипной секции *Lathyris* Dumort. этого подрода, занимающей базальное положение на его филогенетическом древе (Riina et al, 2013). *E. lathyris* — однолетнее травянистое растение с высоким прямостоячим стеблем и зонтиковидным соцветием (сложный плейохазий, состоящий, в свою очередь, из отдельных сложных соцветий—циатиев); произрастает в Средиземноморье, Центральной Европе и Восточной Азии (Geltman, 2015). Согласно R. Wang с соавторами

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-04-01809)

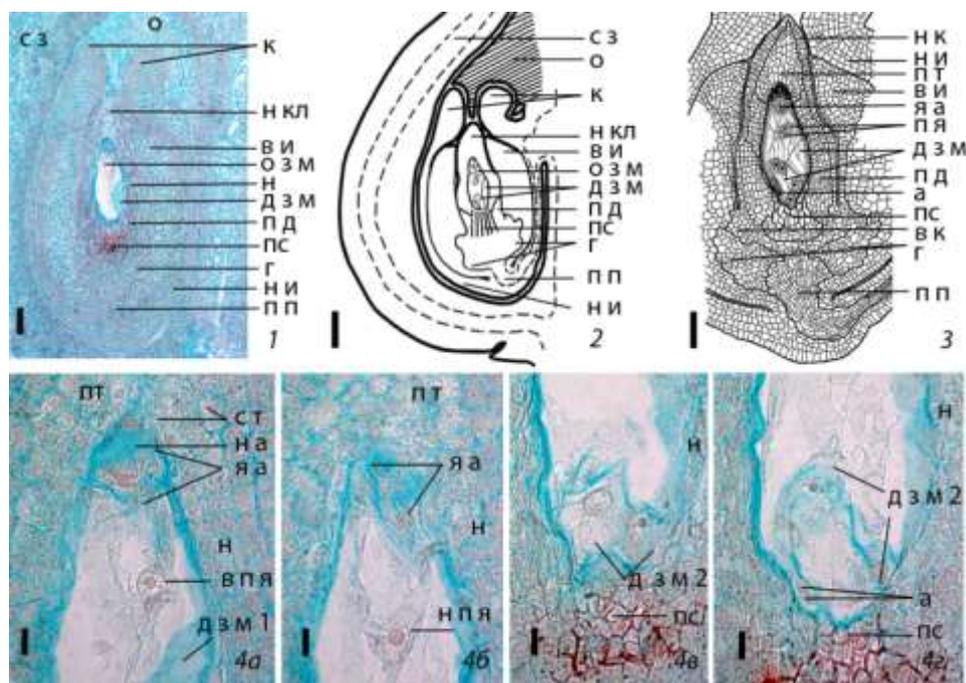
(2011), при интродукции в условия умеренного климата вид может вести себя как двулетник (что согласуется и с нашими наблюдениями). Это ценное масличное растение и перспективный источник получения высококачественного биотоплива из семян (Wang et al, 2011). Для успешного использования *E. lathyris* в качестве сельскохозяйственной культуры необходимо изучение его репродуктивной биологии, в частности, развития семян, сведения о котором довольно фрагментарны (отдельные данные имеются лишь по формированию зародышевого мешка, эндосперма и семенной кожуры — Baillon, 1858; Modilewski, 1910; Mandl, 1926, и др.). Поэтому целью нашей работы явилось выявление закономерностей развития семени у *Euphorbia lathyris* L.

Методика. Сбор материала осуществляли с растений, выращенных в условиях карантинной оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН, г. Санкт-Петербург), а также интродуцированных на территории Эколого-ботанической станции «Пятигорск» БИН РАН (г. Пятигорск) в 2016-2017гг. Семена на разных стадиях развития фиксировали в смеси ФАА. Постоянные препараты изготавливали по общепринятой цитозембриологической методике (Паушева, 1970). Для получения срезов (10-14 мкм) использовали микротом Microm HM 325 (Carl Zeiss, Germany). Препараты окрашивали сафранином и алциановым синим и анализировали с помощью микроскопа AxioPlan 2 (Carl Zeiss, Germany). Внешнюю морфологию семян оценивали на сканирующем электронном микроскопе JSM-6390LA (Jeol Ltd., Japan) Центра коллективного пользования научным оборудованием «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН; образцы семян напыляли смесью палладия с золотом. При описании развития структур семязачатка и семени использовали типизацию И. И. Шамрова (2008).

Результаты и обсуждение. Гинецей *Euphorbia lathyris* синкарпный, состоит из 3-х гнездной завязи и 3-х стилодиев, каждый из которых оканчивается двулопастным рыльцем и в основании объединен с другими стилодиями в короткий столбик. В каждом гнезде завязи развивается единственный семязачаток, расположенный на центральном колончатом выросте плаценты вблизи массивного плацентарного obturator (рис. 1, 1, 2).

Сформированный семязачаток гемитропный (ось микропиле-халаза ориентирована к плаценте под углом ~ 35°, с легким изгибом в области микропиле), крассинуцеллятный, битегмальный; фуникулус короткий (1-2 слоя) (рис. 1, 1, 2). В нуцеллусе обычно присутствует 3 зародышевых мешка: один более развитый, зрелый (7-клеточный, 8-ядерный) и два недоразвитых

(находящихся, как правило, на стадии 4-ядерного ценоцита). Зрелый зародышевый мешок состоит из яйцеклетки, двух синергид (с развитым с нитчатым аппаратом), центральной клетки (с 2 полярными ядрами, находящимися в контакте около яйцевого аппарата) и 3-х клеток антипод (рис. 1, 3, 4а-4г).



Р и с. 1. Сформированный семязачаток и зародышевый мешок *Euphorbia lathyris*. 1, 2 – строение семязачатка на продольном срезе (2 – схематизировано), 3 – строение его нуцеллуса и халазы, 4а-4г – строение элементов зародышевых мешков (серия продольных срезов; на дет. 4а и 4б видны яйцевой аппарат, верхнее и нижнее полярные ядра центральной клетки основной зародышевого мешка, а также сферические тела в клетках париетальной ткани; дет. 4в и 4г иллюстрируют антиподы основного мешка и дополнительный мешок, находящийся на стадии 4-ядерного ценоцита). А – антиподы, В И – внутренний интегумент, В П Я – верхнее полярное ядро центральной клетки, Г – гипостаза, Д З М – дополнительные зародышевые мешки, К – карункула, Н – нуцеллус, Н И – наружный интегумент, Н К – нуцеллярный колпачок. Н КЛ – нуцеллярный клюв, Н П Я – нижнее полярное ядро, О – obturator, О З М – основной зародышевый мешок, ПД – подиум, ПС – постамент, П П – проводящий пучок рафе, П Т – париетальная ткань, П Я – полярные ядра, С З – стенка завязи, Я А – яйцевой аппарат. Шкала: 1, 2 – 100, 3 – 50, 4а-4г - 20 мкм.

Апикальная часть нуцеллуса представлена массивной клювовидной структурой, состоящей из 1–3-хслойного нуцеллярного колпачка и многослойной париетальной ткани (9–10 слоев клеток). Нуцеллярный клюв выступает до оплодотворения из микропиле,

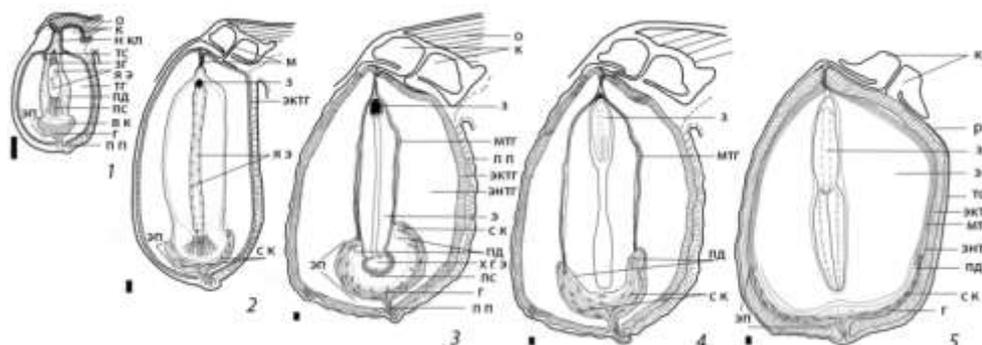
примыкая к плацентарному obturatorу, имеет характерную коническую форму и отделен бороздой от остальной части нуцеллуса. Клетки его многослойной эпидермы (нуцеллярного колпачка) продолжают в средней части нуцеллуса в виде крупных клеток, местами двуслойной эпидермы. Базальная часть нуцеллуса также массивная, дифференцирована на бокаловидный подиум (из мелких, активно делящихся меристематических клеток) и колонковидный постамент (из удлиненных вакуолизированных клеток). Внутренние клетки средней части нуцеллуса вакуолизированы и расположены четкими рядами. Клетки всех частей нуцеллуса в зоне прилегания к зародышевому мешку (исключая подиум) находятся в состоянии лизиса. При этом клетки апикальной и средней части нуцеллуса, как и клетки зародышевого мешка, содержат сферические включения, особенно крупные в клетках париетальной ткани (рис. 1, 3, 4а-4г).

Наружный интегумент 4-слойный, в апикальной части (в области формирования карункулы) — 8-9-слойный, где формирует экзостом. Внутренний интегумент 7-8-слойный, короче наружного интегумента и нуцеллуса и на данном этапе не участвует в образовании микропиле. Длинные эпидермальные клетки плацентарного obturatorа вырастают в широкий экзостом и контактируют с клетками нуцеллярного клюва (рис 1, 1). В ходе прогамной фазы толщина внутреннего интегумента увеличивается до 10-15 слоев клеток (рис. 5, 1).

Халаза в семязачатке *E. lathyris* (как и у других видов сем. Euphorbiaceae; Corner, 1976) имеет необычное строение, характеризуясь нетипичным положением окончания проводящего пучка рафе и гипостазы. Массивный проводящий пучок входит в относительно широкое основание наружного интегумента и далее — в узкое основание внутреннего интегумента («гетеропиле»), куда смещена и чашевидная гипостаза, ограничивающая здесь лишь основание нуцеллуса. На этой стадии развития в проводящем пучке рафе уже присутствуют отдельные дифференцированные элементы ксилемы, тогда как в его окончании на уровне внутреннего интегумента и гипостазы — только клетки прокамбия. Последние вместе с клетками гипостазы слегка заходят в основание интегумента, где находятся в контакте с периклинально делящимися клетками его внутренней эпидермы и наружной эпидермы нуцеллуса. При этом в результате этих делений образуется небольшая вставка клеток, постепенно распространяющаяся между гипостазой и подиумом нуцеллуса. Меристематические клетки этой вставки, в совокупности с тонкостенными таблитчатыми клетками гипостазы и проникающими в нее клетками прокамбия, образуют единое целое,

имеющее на этой стадии лишь отчетливые внешние границы (рис. 1, 1-3).

Развитие семени. После оплодотворения развивающимся семенам свойственно искривление оси микропиле-халаза: вследствие преобладания роста структур с антирафальной стороны семени становятся геми-кампилотропными, а затем кампилотропными. Также происходит обрастание внутренним интегументом нуцеллярного клюва (с образованием эндостома), а наружным интегументом — внутреннего интегумента, с окончательным формированием в его апикальной части карункулы. При этом более сильный рост наружного интегумента в длину с антирафальной стороны приводит к еще большему смещению экзостома к плаценте, вследствие чего микропиле становится зигзагообразным. Эмбриогенез включает стадии зиготы, проэмбрио, глобулярного, сердечковидного, торпедовидного и морфологически сформированного зародыша. Эндоспермогенез нуклеарного типа; переход к клеткообразованию начинается на стадии глобулярного зародыша (рис. 2, 1-5; 3, 1-5б).

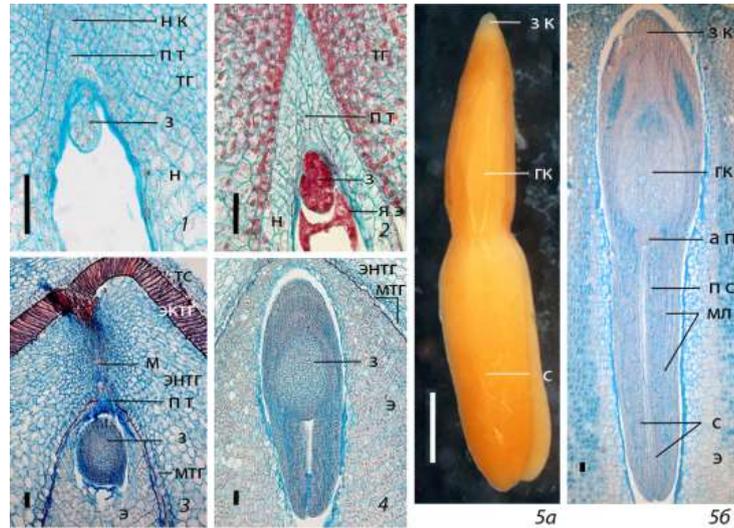


Р и с . 2. Последовательные стадии развития семени. 1 – строение семени на стадии проэмбрио, 2 – глобулярного; 3 – сердечковидного, 4 – торпедовидного и 5 - зрелого зародыша (продольные срезы, схематизировано). В К - вставка клеток между гипостазой и подиумом, ЗГ – зародыш, ЗГ – зигота, МТГ – мезтегмен, Р – рубчик, С К – специфические клетки окончаний проводящего пучка рафе, ТГ – тегмен, ТС – теста, Х Г Э – халазальный гаусторий эндосперма, ЭКТГ – экзотегмен, ЭНТГ – эндотегмен, ЭП – эндопахихалаза, Я Э – ядра ценоцитного эндосперма, Э – эндосперм, Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Шкала: 100 мкм.

В ходе развития семени происходит постепенная деструкция париетальной ткани и средней части нуцеллуса в области прилегания к зародышевому мешку, хотя остатки париетальной ткани прослеживаются даже после стадии сердечковидного зародыша. Оболочки клеток нуцеллярного колпачка, содержимое которых

лизирует, постепенно сдавливаются и становятся лигнифицированными, с образованием эпистазы (рис. 3, 1-4). Также (по мере роста халазального конца эндосперма) деструкции подвергаются и клетки постаменты, что сопровождается ослизнением их оболочек (ярко-красное окрашивание сафранином) (рис. 4, 1, 2а-2б, 3а, 4а, 4г).



Р и с . 3 . Строение зародыша на разных стадиях развития: 1 – проэмбрио, 2 – глобулярный, 3 – сердечковидный, 4 – торпедовидный и 5а-5б – сформированный зародыш (1-4, 5б - продольные срезы, 5а- внешний вид). А П – апекс побега, ГК – гипокотиль, З К – зародышевый корень, МЛ – млечники, П С – палисадный слой мезофилла, С – семядоли. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

Шкала: 1-4, 5б - 50 мкм, 5а – 0.5 мм.

В отличие от этого, подиум нуцеллуса претерпевает иные изменения, что сопряжено с определенными преобразованиями халазальной части семени. На стадии проэмбрио в этих структурах продолжают деления клеток, вследствие чего они становятся еще более массивными (рис. 2, 1; 4, 1). К стадии глобулярного зародыша клетки подиума, особенно в его латеральной части, удлиняются и увеличиваются в размерах (с образованием нуцеллярной подушки), накапливая при этом сферические включения, свойственные клеткам париетальной ткани и средней части нуцеллуса. Толщина гипостазы возрастает до 10 слоев, а вставки клеток между гипостазой и подиумом — до 8 слоев. Увеличение толщины гипостазы и вставки клеток достигается за счет их интеркалярного роста (путем продолжения периклиналильных делений клеток). При этом границы между клетками гипостазы (постепенно уплощающимися и приобретающими слегка утолщенные оболочки) и пронизывающими

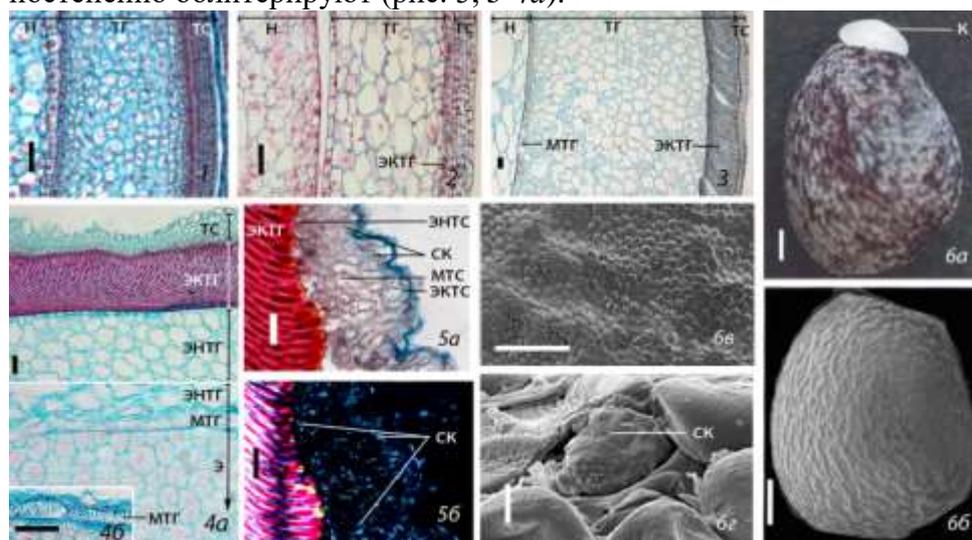
окрашиванию сафранином (вишневый цвет) становится особенно заметным сокращение длины внутреннего интегумента (тегмена) со стороны нуцеллуса. Расширение подиума и халазы сопряжено с приобретением халазальным концом эндосперма пузыревидной формы и его глубоким погружением в ткань этих структур; причем эта часть эндосперма (после перехода остальной части к клеткообразованию) сохраняет ценоцитное состояние, проявляя признаки гаусториальной активности. Клетки центральной части подиума, прилегающие к халазальному гаусторию эндосперма, постепенно подвергаются вакуолизации и последующей деструкции, но по периферии сохраняют плотную цитоплазму и становятся обильно пронизанными окончаниями проводящего пучка в виде специфических клеток (рис. 2, 3; 4, 3а-3б).

На стадии торпедовидного зародыша клетки подиума вместе со специфическими клетками окончаний проводящего пучка полностью подвергаются деструкции, что сопровождается постепенной утратой халазальным концом эндосперма гаусториальной активности и его еще более глубоким погружением в ткань халазы. Клетки гипостазы и вставки клеток между гипостазой и подиумом полностью заполняются танинами (рис. 2, 4; 4, 4а-4б) и сохраняются в зрелом семени вместе со специфическими клетками окончаний проводящего пучка (рис. 2, 5).

Следует подчеркнуть, что анализ развития халазальной части семени *E. lathyris* показал, что она обладает рядом особых черт строения: значительной массивностью и характерной полушаровидной формой; глубоким погружением в нее халазального конца эндосперма; сокращением длины тегмена со стороны нуцеллуса и образованием специфического «постхалазального ветвления» в виде сети дополнительных пучков, продолжающихся в основание тегмена и в нуцеллус (в виде удлиненных клеток с утолщенными оболочками). Исходя из этих особенностей и в соответствии с основными критериями типизации халазы (Corner, 1976; Boesewinkel, Bouman, 1984; Шамров, 2008, и др.), структуру данной части семени *E. lathyris* следует определить как тегминальную пахихалазу, или эндопахихалазу. Причем выявленное нами наличие вставки клеток ниже основания нуцеллуса и тегмена, происходящее вследствие пролиферации клеток эпидермы нуцеллуса и внутренней эпидермы тегмена и приводящее к сокращению длины тегмена со стороны нуцеллуса, подтверждает точку зрения И. И. Шамрова (2008), что эндопахихалаза является продуктом частичного конгенитального объединения нуцеллуса и внутреннего интегумента.

Интегументы в ходе развития претерпевают существенные изменения, связанные с их преобразованием в тесту (производную

наружного интегумента) и тегмен (производный внутреннего интегумента). На стадиях проэмбрио и глобулярного зародыша (ценоцитная фаза эндосперма) в тегмене начинается выделение слоя экзотегмена – производного наружной эпидермы внутреннего интегумента, клетки которой подвергаются постепенному удлинению; клетки остальных слоев становятся сильно вакуолизированными, причем в них также отмечается появление незначительного количества сферических тел (рис. 2, 2, 3; 5, 1-2). В ходе поздних стадий развития (органогенез в зародыше, клеточный эндосперм) в удлиняющихся клетках экзотегмена наблюдается лизис клеточного содержимого и развитие пористых утолщений клеточных стенок с образованием механического слоя макросклерид, причем в отдельных участках макросклериды становятся более длинными. Одновременно отмечается выделение слоя внутренней эпидермы интегумента — эндотегмена, клетки которого становятся трахеидоподобными (с кольчатыми утолщениями стенок) и дополняют систему постхалазального ветвления проводящего пучка семени. Паренхимные клетки промежуточных слоев — мезотегмена, постепенно облитерируются (рис. 5, 3-4а).



Р и с . 5 . Строение семенной кожуры на стадиях: 1 – проэмбрио, 2 – глобулярного, 3 – сердечковидного, 4а-4б – торпедовидного зародыша (4б – фрагмент трахеидоподобных клеток эндотегмена с кольчатыми утолщениями стенок, увел.); 5а – клетки тесты, дифференцированной на экзо-, мезо- и эндотесту (в экзо- и мезотесте видны сферические тела), 5б – те же клетки при просмотре в поляризованном свете (видно лучепреломление сферических тел); 6а-6б – внешний вид зрелого семени, 6в – фрагмент поверхности тесты, 6г – сферокристаллы на сколе клеток экзотесты (увеличено). 1-5б – продольные срезы, 6а – прижизненные наблюдения, 6б-6г – СЭМ. МТС – мезотеста, ЭКТС – экзотеста, ЭНТС – эндотеста, СК – сферокристаллы, остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.
Шкала: 1-5б – 50, 6а-6б – 500, 6в – 200, 6г – 5 мкм.

Теста дифференцируется на экзо-, эндо- и мезотесту, при этом число ее слоев местами увеличивается до 5–6 за счет дополнительных периклиальных делений клеток мезотесты (иногда и экзотесты), что в сочетании с удлинением макросклерид в отдельных участках экзотегмена создает характерную скульптуру поверхности семени *E. lathyris* (рис. 5, 4а). Клетки разных слоев тесты приобретают четкие морфологические различия. Клетки однорядной экзотесты становятся крупными, радиально удлиненными и выпуклыми (с утолщенной внешней оболочкой), клетки однорядной эндотесты — также крупными, но кубической формы (на срезах); клетки 2–4-рядной мезотесты — продольно уплощенными и сильно вакуолизированными. Характерно, что в клетках мезо- и экзотесты на поздних стадиях развития появляются очень мелкие сферические тела, сходные по структуре со сферическими телами клеток нуцеллуса и мезотегмена, но агглютинирующие в ходе созревания семени в более крупные тела и проявляющие свойство двоякого лучепреломления при их анализе в поляризованном свете (рис 5, 5а-5б)

Зрелые семена *E. lathyris* около 5 мм в дл. и 3-4 мм в шир., яйцевидные, неравномерно окрашенные (с участками темно- и светло-коричневой окраски), экзотегминальные, с карункулой и сетчато-морщинистой поверхностью (рис. 5, 6а-6в). Зародыш крупный, осевой, дифференцирован на семядоли, апекс побега и слегка изогнутую гипокотиль-корневую ось. Семядоли равны по длине гипокотиллю, с выраженным палисадным слоем мезофилла и системой разветвленных проводящих пучков и млечников. Апекс побега в виде конуса нарастания, а апикальная меристема корня с многослойным чехликом (рис. 3, 5а, 5б). Эндосперм массивный, его халазальная часть глубоко погружена в эндопахихалазу (рис. 2, 5) и имеет выраженный слой клеток эпидермы с утолщенными оболочками. Клетки зародыша и эндосперма обильно заполнены запасными веществами (белки, масла, крахмал). Семенная кожура состоит из 5–6-слойной тесты, мощного слоя неравномерно удлиненных макросклерид экзотегмена и слоя трахеидоподобных клеток эндотегмена. Теста представлена сосочковидными клетками 1-рядной экзотесты (с утолщенными внешними оболочками), уплощенными клетками 2–4-рядной мезотесты и относительно крупными клетками 1-рядной эндотесты (с несколько утолщенными тангентальными и внутренними антиклинальными стенками). В полостях клеток мезотесты и экзотесты выявляются особые одиночные кристаллические образования (рис. 5, 6г), идентифицированные ранее как сферокристаллы (Гельтман и др., 2014) и, вероятно, представляющие продукт преобразования

накапливающихся в них мелких сферических включений на ранних стадиях развития, объединяющихся в более крупные массы при созревании семени. Специализированные структуры микропилярной и халазальной части зрелого семени представлены эпистазой, эндопахихалазой (включая гипостазу) из клеток с утолщенными оболочками и заполненных танинами, а также склерифицированными клетками внутренней поверхности эндостома в области карункулы (рис. 2, 5).

Как отмечено выше, процесс развития семени у *E. lathyris* изучен недостаточно; отдельные сведения содержатся лишь в работах ранних авторов. В частности, М. Н. Baillon (1858), давший одно из первых описаний развития семени у *E. lathyris* (и у ряда других видов сем. Euphorbiaceae), сообщил о наличии у данного вида анатропного семязачатка с 2 интегументами и обтуратором, семени с карункулой, развитым зародышем (с зачаточным чехликом на апексе корня) и маслянистым эндоспермом, а также присутствию в составе семенной кожуры 3-х слоев, внешний из которых, по данным автора, обычно дезинтегрирует. Позднее эти данные были подтверждены Ф. Рах (1887), высказавшим, однако, точку зрения о том, что карункула и обтуратор являются одной и той же структурой. N. J. Poisson (1878) выявил более раннюю закладку внутреннего интегумента в семязачатке *E. lathyris* и его дальнейшее отставание в росте от наружного интегумента. E. Strasburger с соавторами (1910), используя иллюстрации Baillon, дополнил эти характеристики, отметив присутствие в семязачатке *E. lathyris* развитого нуцеллуса с выраженным нуцеллярным клювом в апикальной части, контактирующим с длинными клетками обтуратора, способствующих, по мнению автора, росту пыльцевых трубок к микропиле. J. Modilewski (1910) сообщил о развитии зародышевого мешка у *E. lathyris* по нормальному (моноспорическому Polygonum) типу и наличии у данного вида нуклеарного эндосперма. К. Mandl (1926) выявил наличие в составе семенной кожуры зрелого семени *E. lathyris* 4-х слоев: слоя сосочковидных клеток наружной эпидермы (с утолщенными внешними оболочками и пигментированным содержимым), слоя призматических клеток, палисадного слоя (из длинных клеток склереид с утолщенными стенками) и лежащего под ним слоя остатков клеток нуцеллуса, ниже которых следуют слои клеток эндосперма, содержащие (как и клетки дифференцированного на органы зародыша) белки и масла.

Проведенное нами исследование существенно дополнило характеристику развития семени *E. lathyris*, а также эмбриологическую характеристику рода *Euphorbia* в целом. Согласно большинству сводок по сравнительной эмбриологии и анатомии

семян, видам рода *Euphorbia* свойственно наличие анатропных, битегмальных, крассиуцеллятных семязачатков (с коротким фуникулузом и плацентарным obturatorом), многослойной клювовидной структуры нуцеллуса (париетальная ткань и нуцеллярный колпачок) и относительно тонких интегументов (формирующих после оплодотворения зигзагообразное микропиле). Все виды обладают экзотегминальными семенами с карункулой, хорошо развитыми зародышем и эндоспермом (с обильными запасными веществами); карункула возникает в результате разрастания апикальной части наружного интегумента после оплодотворения; эндоспермогенез нуклеарного типа; пахихалазия не выявлена ни у одного из таксонов (Corner, 1976; Батыгина, Колесова (Титова), 1983; Комар, 1992; Kapil, Bhatnagar, 1994; Tokuoka, Tobe, 1995; Камелина, 2009, и др.). Развитие семени *E. lathyris* в целом имеет сходные характеристики, но, вместе с тем, проявляет определенную специфику.

Во-первых, сформированный семязачаток *E. lathyris* является гемитропным, а не анатропным, как сообщалось ранее (Baillon, 1858; Рах, 1887; см. также те же сводки по сравнительной эмбриологии и анатомии семян). Более точный анализ взаимоположения структур семязачатка данного вида относительно плаценты показал, что его ось халаза-микропиле ориентирована под углом $\sim 35^\circ$ к плаценте. Внесение аналогичного уточнения в характеристику семязачатка было также сделано ранее для *E. palustris* L. и *E. virgata* Waldst. et Kit. и, возможно, гемитропный тип семязачатка свойственен и другим видам рода *Euphorbia* (Титова и др., 2015; Виноградова, 2017; см. дискуссию по этому вопросу в этих работах). Подтверждением этому факту также служит то, что у *E. lathyris* (как и у *E. palustris*) в ходе развития происходит дальнейшее искривление морфологической оси семени, которое становится геми-кампилотропным, а затем кампилотропным.

Во-вторых, анализ структуры внутреннего интегумента в семязачатке *E. lathyris* на разных стадиях развития показал, что в ходе прогамной фазы его толщина возрастает почти в два раза — с 7–8 до 15 слоев (главным образом, за счет делений клеток внутренней эпидермы). Увеличение толщины внутреннего интегумента после оплодотворения отмечено и у ряда других видов рода *Euphorbia*, например, у *E. helioscopia* L. (R. P. Singh, 1969) и *E. palustris* (Титова и др., 2015). Т. Тokuока и Н. Tobe (2002) отмечая возможность увеличения толщины интегументов в ходе развития семени, придавали этому признаку систематическое значение и полагали, что именно к нему могут сводиться основные отличия между видами рода *Euphorbia*. Согласно критериям этих авторов, внутренний

интегумент у перечисленных видов может считаться достаточно массивным (более 8 клеток в толщину). Однако, в связи с тем, что эта особенность поведения интегумента не всегда учитывается исследователями, а также по причине малого числа изученных в этом отношении видов рода *Euphorbia*, оценить степень однородности этого признака пока сложно.

К числу особенностей развития интегументов у *E. lathyris* в процессе их преобразования в семенную кожуру также относятся выявленная нами дифференциация тегмена на экзо-, мезо- и эндотегмен, а тесты — на экзо-, мезо- и эндотесту. При этом для экзотегмена характерно удлинение клеток макросклерид (более интенсивное в отдельных участках поверхности), а для эндотегмена — дифференциация клеток по типу трахеидоподобных (мезотегмен в ходе развития большей частью облитерирует). Для тесты же характерно регулярное увеличение числа ее слоев — местами до 5–6 слоев (главным образом, за счет периклинальных делений клеток мезотесты), причем все слои клеток тесты сохраняются в зрелом семени. Эти изменения в клетках тесты и тегмена *E. lathyris* (наряду с формированием сосочковидной экзотесты) обеспечивают видоспецифичную сетчато-морщинистую скульптуру поверхности семени данного вида. В качестве еще одной особенности строения тесты *E. lathyris* следует выделить присутствие в клетках ее мезо- и экзотесты особых сферических тел, идентифицированных ранее как сферокристаллы (Гельтман и др., 2014). Перечисленные выше признаки дополняют характеристику строения семенной кожуры *E. lathyris*, ранее данную Mandl (1926). Следует также отметить, что трахеидоподобные клетки были также выявлены в составе семенной кожуры зрелого семени некоторых других видов сем. Euphorbiaceae, в частности, во внешнем слое остатков нуцеллуса у *Sapium sebiferum* (L.) Roxb. (Mandl, 1926), в эндотегмене у *E. dentata* Michx., *E. marginata* Pursh (бороздчатые клетки - "striated cells"; Landes, 1946) и *E. palustris* («гидроцитные клетки»; Титова и др., 2015).

В-третьих, несмотря на то, что эндоспермогенез у *E. lathyris* (как и у остальных изученных видов рода *Euphorbia*) соответствует нуклеарному типу, нами выявлены признаки гаусториальной активности его халазального конца: задержка процесса образования клеток и несколько более крупные ядра в этой части эндосперма (по сравнению с остальной частью ценоцита), его характерная пузыревидная форма и глубокое внедрение в ткань подиума и халазы на поздних стадиях развития. Сходное поведение халазальной части эндосперма было выявлено нами также у *E. palustris* (Титова и др., 2015) и до этого не отмечалось ни у одного из других видов рода *Euphorbia*.

В-четвертых, особой чертой развития семени *E. lathyris* является формирование в нем массивной халазы, которую в соответствии с критериями типизации этой структуры (массивность, глубокое погружение в нее эндосперма, сокращение длины тегмена со стороны нуцеллуса, образование специфического «постхалазального ветвления»), следует определить как тегминальную пахихалазу (по Corner, 1976), или эндобахихалазу (по Voesewinkel, Bouman, 1984). Одновременно, выявленное нами наличие вставки клеток ниже основания нуцеллуса и тегмена и пролиферация ее клеток, приводящая к сокращению длины тегмена со стороны нуцеллуса, подтверждает мнение И.И. Шамрова (2008) о возникновении эндобахихалазы в результате частичного конгенитального объединения нуцеллуса и внутреннего интегумента. Присутствие типичной эндобахихалазы в семени *E. lathyris* показано нами впервые и ранее среди видов рода *Euphorbia* было выявлено лишь у *E. palustris* (Титова и др., 2015). Имеются также данные о наличии эндобахихалазы в семязачатке *E. virgata* (Виноградова, 2017), однако генезис этой структуры прослежен автором лишь до оплодотворения и для оценки наличия у нее типичных признаков эндобахихалазы необходим анализ развития семени этого вида. Таким образом, наши данные дополняют сводку Токуока и Тобе (2002), согласно которой, пахихалазия в роде *Euphorbia* не выявлена.

В заключении следует также подчеркнуть, что вопрос о морфологической природе специфических клеток окончаний проводящего пучка рафе, проникающих в гипостазу и в основание тегмена вместе с элементами ксилемы, и что особенно важно — в ткань подиума, но без ксилемы, требует дополнительного уточнения. Возможно, они являются клетками флоэмы или даже млечников (как это было предположено ранее для *E. palustris*; Титова и др., 2015). Несомненный интерес представляет и природа особых сферических включений, накапливающихся в клетках разных структур семени (париетальной ткани и подиума нуцеллуса, эндотегмена, тесты). Их появление в каждой структуре явно коррелирует с определенными этапами проникновения в них специфических клеток окончаний проводящего пучка, что свидетельствует о том, что они являются важными продуктами метаболизма, доставляемых в развивающееся семя посредством проводящей системы последнего. Характерно, что в большинстве структур семени *E. lathyris* сферические тела исчезают по мере их развития и построения. Однако мелкие сферические тела, накапливающиеся в клетках тесты на поздних стадиях развития семени, по мере его созревания, очевидно, преобразуются в сферокристаллы, причем процесс кристаллизации сопровождается приобретением ими свойства двоякого лучепреломления и их

агглютинацией в более крупные тела. У ряда других видов рода *Euphorbia* отмечено не только обильное накопление сферокристаллов в тесте, но их выделение на ее поверхность через систему особых «межклетников» (Гельтман и др., 2014). Выяснение всех перечисленных выше вопросов, как и вопроса о назначении трахеидоподобных клеток эндотегмена в семени *E. lathyris*, имеет важное значение для понимания функциональных аспектов его формирования. В частности, сферокристаллы могут представлять собой избыточные продукты метаболизма семени *E. lathyris*, необходимые для его формирования, а трахеидоподобные клетки эндотегмена, дополняющие систему постахалазального ветвления проводящего пучка рафе, возможно, способствуют набуханию семени при прорастании.

Заключение. Анализ формирования семени у *Euphorbia lathyris* показал, что основные характеристики этого процесса у данного вида в целом сходны с таковыми других изученных видов рода *Euphorbia*. *E. lathyris* (как и остальные виды рода) характеризуется наличием красинуцеллятных семязачатков (с коротким фуникулусом и плацентарным обтуратором), многослойными париетальной тканью и нуцеллярным колпачком (образующих клювовидную структуру нуцеллуса), двух интегументов (формирующих после оплодотворения зигзагообразное микропиле), экзотегминальных семян с карункулой, хорошо развитыми зародышем и эндоспермом (с обильными запасными веществами), эндоспермогенезом нуклеарного типа (Corner, 1976; Батыгина, Колесова (Титова), 1983; Комар, 1992; Kapil, Bhatnagar, 1994; Токуока, Тобе, 1995; Камелина, 2009). Вместе с тем, анализ морфогенетических корреляций в развитии структур семени *E. lathyris* позволил выявить ряд особых черт его формирования. К их числу следует отнести: 1) наличие гемитропных (а не анатропных, как сообщалось ранее) семязачатков; 2) формирование в семени тегминальной пахихалазы (эндопахихалазы), сопровождающейся развитием системы постхалазального ветвления проводящего пучка рафе, усиливающейся трахеидоподобными клетками эндотегмена; 3) проявление халазальным концом эндосперма признаков гаусториальной активности и его глубокое погружение в эндопахихалазу. В результате выявленной пролиферации клеток в основании нуцеллуса и внутреннего интегумента в процессе развития семени нами подтверждена точка зрения о возникновении эндопахихалазы вследствие частичного конгенитального объединения этих структур (Шамров, 2008). Анализ сопряженности развития структур семени у *E. lathyris* также позволил обсудить ряд функциональных особенностей этого процесса — возможное участие трахеидоподобных клеток эндотегмена в

набухании семян и причину появления в клетках зрелой тесты сферокристаллов, выявленных ранее не только у *E. lathyris*, но и ряда других видов *Euphorbia* (Гельтман и др., 2014), и интерпретированных нами как кристаллизующиеся избыточные продукты метаболизма семени, необходимые для его формирования на ранних стадиях развития.

Список литературы

- Батыгина Т.Б., Колесова (Тимова) Г.Е. 1983. Семейство Euphorbiaceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т. 2. Phytolaccaceae — Thymelaeaceae. Л.: Наука. С. 267-277.
- Виноградова Г.Ю. 2017. Морфогенез женских репродуктивных структур у видов *Euphorbia* (Euphorbiaceae) // Бот. журн. Т. 102. № 8. С. 1060-1093.
- Гельтман Д.В., Яковлева О.В., Медведева Н.А., Тимова Г.Е. 2014. Значение признака наличия сферокристаллов в семенной кожуре для систематики подрода *Esula* Pers. (*Euphorbia* L., Euphorbiaceae) // «Карпоогия и репродуктивная биология высших растений». Материалы II всероссийской конференции, посвящённой памяти профессора А. П. Меликяна (Москва, 1-3 октября 2014 г.). М. С. 136-139
- Камелина О.П. 2009. Семейство Euphorbiaceae // Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул: АРТИКА. С. 233-236.
- Комар Г.А. 1992. Семейство Euphorbiaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 4: Dilleniidae. СПб: Наука. С. 382-400.
- Паушева З.П. 1970. Практикум по цитологии растений. М.: Колос. 255с.
- Тимова Г.Е., Яковлева О.В., Жинкина Н.А. 2015. Развитие семени у *Euphorbia palustris* (Euphorbiaceae) // Бот. журн. Т. 100. № 3. С. 226-248.
- Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 350 с.
- Baillon E.H. 1858. Etude general du group des Euphorbiacees // Bull. Soc. Bot. France V. 5. P. 776-780.
- Boesewinkel F.D., Bouman F. 1984. The seed: structure // Embryology of angiosperms eds. B. M. Johri. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. P. 567-610.
- Corner E.J.H. 1976. The seeds of dicotyledons // Cambridge. V. 1. P. 311.
- Geltman D.V. 2015. Phytogeographical analysis of *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) // Polish Bot. J. V. 60. № 2. P. 147-161.
- Kapil R.N., Bhatnagar A.K. 1994. The contribution of embryology to the systematics of the Euphorbiaceae // Ann. Miss. Bot. Gard. V. 81. № 2. P. 145-159.
- Mandl K. 1926. Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Samen mehrerer Euphorbiaceen - arten // Ost. er. bot. Ztschr. Jahrg. V. 75. P. 1-21.
- Modilewski J. 1910. Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen // Ber. Deutsch Bot. Gesells. V. 28. P. 413-418.

- Pax F.* 1887. Euphorbiaceae // Die natürlichen Pflanzenfamilien, V. 5 / eds. A. Engler and K. Prantl. Leipzig, Germany: W. Engelmann. P. 1-119.
- Poisson J.* 1878. Du siege des matieres colorees dans la graine // Bull. Soc. Bot. France V. 25. P. 47-60.
- Riina R., Peirson J.A., Geltman D.V., Molero J., Frajman B., Pahlevani A., Barres L., Morawetz J.J., Salmaki Y., Zarre S., Kryukov A., Bruyns P.V., Berry P.E.* 2013. A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurges, *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) // Taxon. V. 62. № 2. P. 316-342.
- Strasburger E., Jost L., Schenk F.N.H., Karsten J.* 1910. Lehrbuch der Botanik. Jena: Verlag von Gustav Fisher. 473-477 p.
- Tokuoka T., Tobe H.* 1995. Embryology and systematics of Euphorbiaceae sens. lat.: a review and perspective. // J. Plant Res. V. 108. P. 97-106.
- Tokuoka T., Tobe H.* 2002. Ovules and seeds in Euphorbioideae (Euphorbiaceae): structure and systematic implications // J. Plant Res V. 115. P. 361-374.
- Wang R., Hanna M.A., Zhou W., Bhadury P.S., Chen Q., Song B., Yang S.* 2011. Production and selected fuel properties of biodiesel from promising non-edible oils: *Euphorbia lathyris* L., *Sapium sebiferum* L. and *Jatropha curcas* L. // Bioresource Technology. V. 102. P. 1194-1199.

TO THE REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *EUPHORBIA LATHYRIS* L. (EUPHORBIACEAE): SEED DEVELOPMENT

G.E. Titova, M.A. Nyukalova, N.A. Zhinkina
Komarov Botanical Institute of RAS, Saint-Petersburg

The seed development of *Euphorbia lathyris* L. was investigated for the first time. This process is generally similar to that of other *Euphorbia* species. We also revealed: the presence of hemitropous ovules; the formation of endopachychalaza, postchalazal branching of the rafe conductive bundle in the seed (in the view of especial cells of the bundle ending that penetrate into the hypostase, the base of the tegmen and the podium of nucellus); differentiation of the tracheid-like cells in the endotegmen and the chalazal endospermal haustorium which deeply dives in the endopachychalaza. Some functional aspects of seed formation are discussed: the possible involvement of tracheid-like endotegmen cells in seed swelling at germination and the cause of appearance of sphaerocrystals in mature testa cells, which were interpreted as the crystallizing redundant products of seed metabolism required for its formation at the early stages of development.

Keywords: *Euphorbiaceae*, *Euphorbia lathyris* L., ovule, seed, endopachychalaza.

Об авторах:

ТИТОВА Галина Евгеньевна – кандидат биологических наук, заведующая лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии ФГБУН Ботанического института им В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт–Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2; e-mail: galina_titova@mail.ru

НЮКАЛОВА Мария Александровна – аспирант по направлению «Ботанические науки», профиль «Ботаника» ФГБУН Ботанического института им В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт–Петербург, ул. Проф. Попова, д. 24 e-mail: mnyukalov@gmail.com

ЖИНКИНА Надежда Александровна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии ФГБУН Ботанического института им В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт–Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2; e-mail: nadezhda@binran.ru

Титова Г.Е. К репродуктивной биологии *Euphorbia lathyris* L. (Euphorbiaceae): развитие семени / Г.Е. Титова, М.А. Ньюкалова, Н.А. Жинкина // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 35-52.