

## РАЗВИТИЕ МУЖСКИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР У *CAMPANULA ALLIARIFOLIA* (CAMPANULACEAE)

© 2023 г. Н. А. Жинкина<sup>1</sup>, Е. Е. Евдокимова<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

\*e-mail: e.e.evdokimova@mail.ru

Поступила в редакцию 11.05.2023 г.

После доработки 05.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Проведено цитоэмбриологическое исследование формирования стенки гнезда пыльника и развития пыльцевого зерна у *Campanula alliariifolia* Willd. Выявлено значительное сходство строения мужских эмбриональных структур этого вида с другими представителями сем. Campanulaceae, а именно: одновременное образование тетрад микроспор, двуклеточные пыльцевые зерна с относительно крупной вегетативной клеткой, клеточный секреторный тапетум, двуслойный эндотеций. Характерными для этого вида признаками является отсутствие плацентоидов, присущих примитивным представителям семейства, а также длительное сохранение тапетума в виде тяжа из деформированных тапетальных клеток, расположенных в ряд и плотно прилегающих друг к другу.

**Ключевые слова:** *Campanula alliariifolia*, Campanulaceae, стенка гнезда пыльника, микроспорогенез, пыльцевое зерно

DOI: 10.31857/S000681362311008X, EDN: APOETT

Сем. Campanulaceae принадлежит к порядку Campanulales и насчитывает 40 родов и около 1000 видов. Структуры репродуктивных органов, в частности, пыльника у представителей сем. Campanulaceae мало изучены. Однако именно на основании исследований морфологических признаков можно решить дискуссионные вопросы в систематике и филогении этого семейства. Например, монотипный род *Ostrowskia* на основании признаков строения цветка был перемещен из трибы Campanuleae в особую трибу Ostrowskieae, что согласуется с результатами исследования пыльцевых зерен данного вида, имеющих борозды, а не поры, как у большинства представителей трибы Campanuleae. В роде *Platycodon* был оставлен только *P. grandiflorus*, а *P. homallanthinus* отнесен к роду *Astrocodon*.

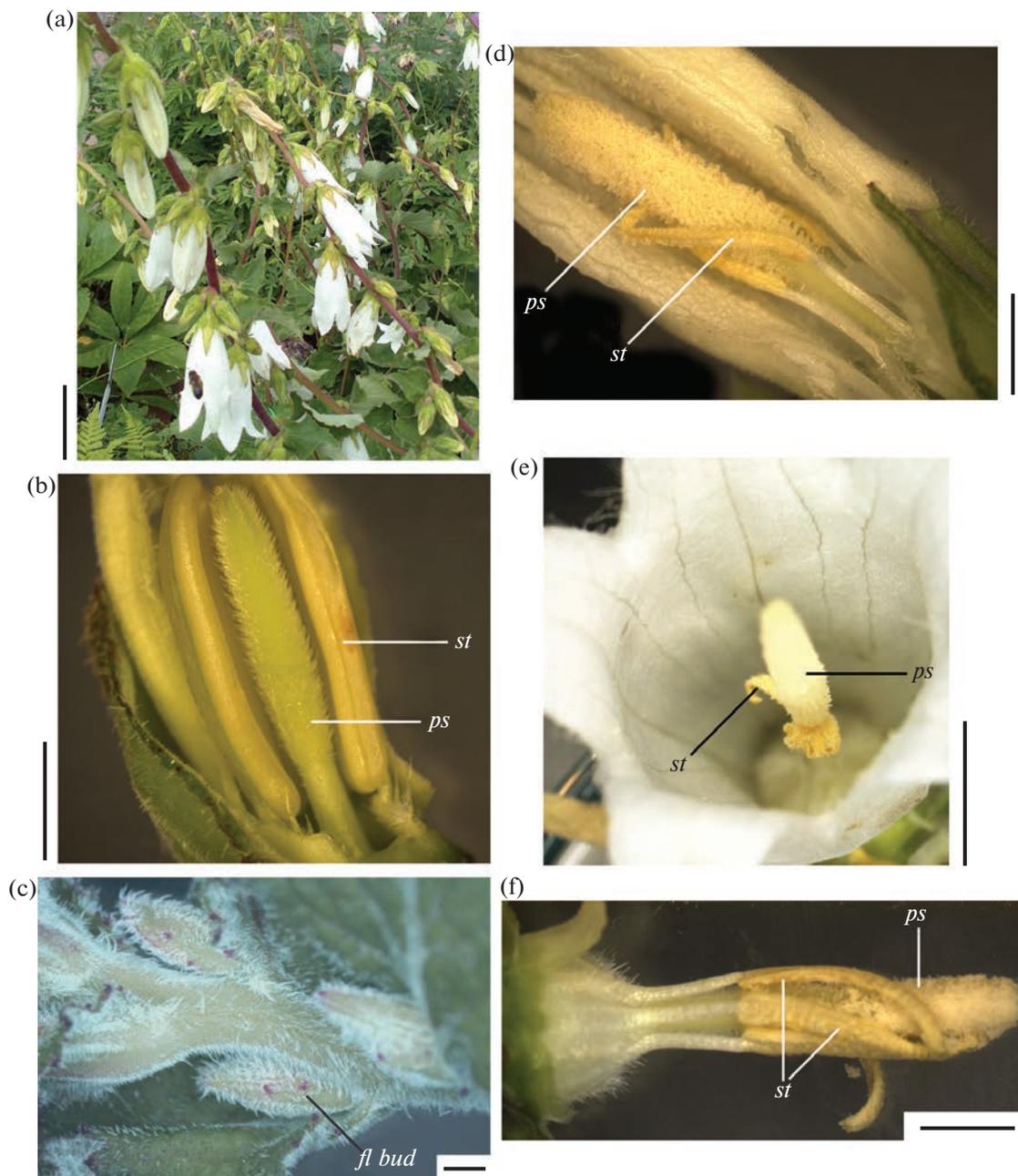
Выявлено, что по строению пыльника представители семейства подразделяются на две группы: имеющие плацентоиды – выросты стерильной ткани в спорогенную (Eames, 1961) на внутренней стороне гнезда пыльника и те, у кого эти выросты отсутствуют. Среди изученных нами видов у *Ostrowskia magnifica* (Kamelina, Zhinkina, 1989; Zhinkina, 1995), *Campanula taurica* (Miroshnichenko, 2014), *Platycodon grandiflorus* (Zhinkina, Evdokimova, 2020), *Codonopsis clematidea* (Zhinkina et al., 2022) плацентоиды имеются.

У *Azorina vidalii* и *Gadellia lactiflora* (Zhinkina, Shamrov, 1997) плацентоиды отсутствуют. Наличие плацентоидов, по мнению некоторых исследователей (Kamelin et al., 1999), является примитивным признаком.

*Campanula alliariifolia* (рис. 1а) является декоративным растением, и для его успешного культивирования на Северо-Западе России следует изучить особенности строения и размножения растений, возрастные состояния, а также уровень адаптивных возможностей вида. Т.И. Фомина (Fomina, 2009) изучила его жизненный цикл в условиях Новосибирска. Однако *C. alliariifolia* мало изучен с точки зрения цитоэмбриологии и это одна из причин его выбора в качестве объекта исследования. Целью работы было изучение развития мужских репродуктивных структур у *Campanula alliariifolia*.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

*Campanula alliariifolia* Willd. (Sect. Cordifoliae (Fomin) Charadze) встречается в Малой Азии, на Кавказе, а также на севере Волгоградской области, где вид внесен в Красную книгу этого региона (Red Book, 2017). Впервые семена *C. alliariifolia* были доставлены в г. Ленинград из Германии (г. Кёльн) в 1939 году, впоследствии растения раз-



**Рис. 1.** Строение цветка у *Campanula alliariifolia*. а – цветущее растение; б – пестик и тычинки на ранней стадии; с – бутоны на ранней стадии развития; д – пестик покрыт пылью в еще не раскрывшемся бутоне; е – во время открытия бутона пестик покрыт пылью, а тычинки деградировали; ф – верхняя часть пестика покрыта пылью, пыльники тычинок деформированы. *fl bud* – бутон, *ps* – пестик, *st* – тычинка. Масштабная линейка, см: а, е – 1, мм: б – 3; с – 1, 2; д, ф – 4.

**Fig. 1.** Flower structure of *Campanula alliariifolia*. а – flowering plant; б – stamens and pistil at the early stage of development; с – flower buds at the early stage of development; д – the pistil is covered with pollen in unopened flowering bud; е – at the time of bud opening, the pistil is covered with pollen and the stamens have degraded; ф – upper part of the pistil is covered with pollen, the anthers are deformed. *fl bud* – flowering bud, *ps* – pistil, *st* – stamen. Scale bars, cm: а, е – 1, mm: б – 3; с – 1, 2; д, ф – 4.

множились самосевом и продолжают успешно культивироваться в Ботаническом саду БИН РАН.

Соцветия *C. alliariifolia* с цветками и бутонами на разных стадиях развития были собраны на территории альпийских горок Ботанического сада

Петра Великого. Постоянные препараты для исследования готовили по общепринятой методике (Prozina, 1960). Материал фиксировали в смеси FAA (70° этиловый спирт, 40% формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100 : 7 : 7) по-

сле проводки через серию спирто-хлороформовых смесей заливали в парафин, блоки резали на микротоме Microm 325 (фирмы Carl Zeiss). Срезы делали толщиной в 12 мкм, после депарафинирования окрашивали гематоксилином по Эрлиху, сафранином с подкраской алциановым синим. Препараты исследовали и фотографировали на микроскопе AxioPlan-2 mot (Zeiss), с использованием камеры AxioCam MRc 5 (Zeiss) и программы AxioVision 4.8 (Zeiss).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Campanula alliariifolia* – травянистый поликарпик. Прямостоячие стебли 30–60 см выс., как и листья, густо опушены мягкими короткими волосками. Цветки длиной 22–26 мм, на цветоножках, собраны в малоцветковую одностороннюю кисть; чашелистики ланцетные, вниз отогнутые; венчик желтовато-белый, воронковидно-колокольчатый, по краю реснитчатый, отгиб лепестков до 18 мм шир.; тычинок пять, пестик тонкий, длинный, густо покрыт короткими волосками, рыльце раздвоенное (рис. 1b). Чашелистики бутонов опущенные, (рис. 1c). Вскрытие пыльников и высвобождение пыльцы происходит в еще нераскрывшихся бутонах (рис. 1d). Пыльца обильно покрывает пестик. Уже после открытия бутонов можно видеть, что пыльники уменьшились в размерах, деформировались и съжились (рис. 1e, f), то есть к моменту, когда цветок становится доступным для опыления насекомыми, его пестик покрыт пыльцой, а тычинки дегенерируют.

Развитие пыльника начинается с заложения примордия, представленного меристемой, снаружи покрытой однослойным эпидермисом. Формируются четыре бугорка, в каждом из которых выделяются археспориальные клетки, расположенные в субэпидермисе, отличающиеся от окружающих более плотной цитоплазмой и крупным ядром. В результате периклиналиного деления каждой археспориальной клетки формируются спорогенная и париетальная клетки (рис. 2a). Париетальные клетки делятся, образуя наружный и внутренние слои. Внутренний париетальный слой дает начало тапетуму (Teryokhin et al., 1994). Вероятно, по аналогии с другими исследованными видами колокольчиковых, в результате периклиналиных делений клеток наружного париетального слоя формируются эндотечий и средний слой. Развитие, очевидно, происходит по типу двудольных, или центробежному типу, но этот вопрос нуждается в дальнейших исследованиях.

Спорогенные клетки делятся и образуют спорогенную ткань, клетки которой преобразуются далее в микроспороциты (рис. 2b). Они отличаются большими размерами, крупными ядрами и

более плотной цитоплазмой (рис. 2c). Клетки располагаются в несколько рядов. К моменту образования микроспороцитов стенка гнезда пыльника полностью сформирована и состоит из эпидермиса, эндотечия, среднего слоя и тапетума (рис. 2d). Тапетум – секреторного типа, однорядный. Его клетки прямоугольной формы, нередко имеют два ядра и крупные вакуоли.

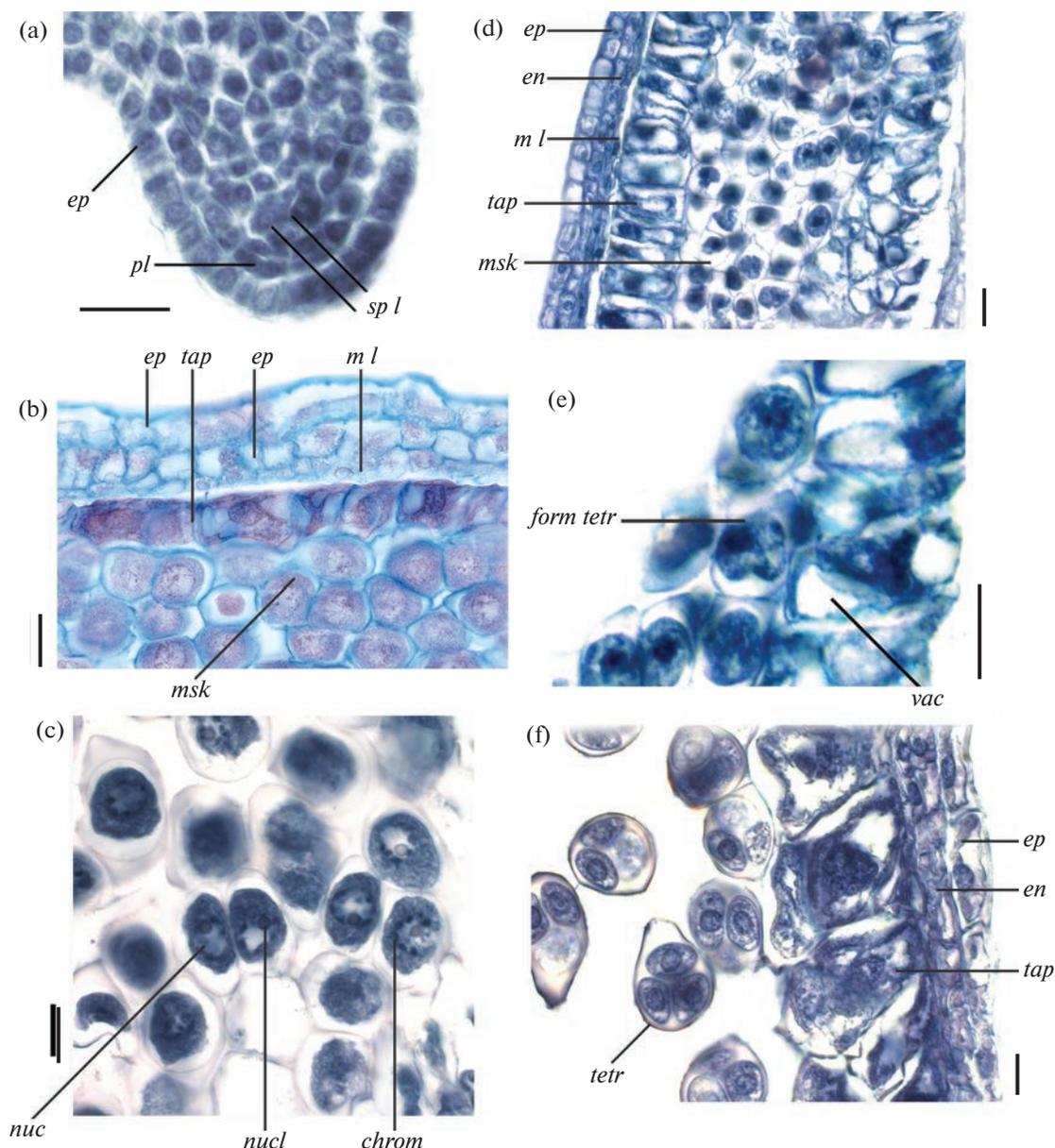
В процессе формирования тетрад микроспор после первого мейотического деления перегородки не образуются и после второго деления все четыре клетки возникают одновременно (рис. 2e), то есть, тетрады микроспор формируются по симультанному типу.

К моменту образования тетрад микроспор (рис. 2f) стенка гнезда пыльника состоит из эпидермиса с кутикулой, частично сохранившегося среднего слоя, одно-двурядного эндотечия и тапетума. Клетки эпидермиса вытягиваются, уплощаются. Тапетальные клетки также сжимаются и большую часть их занимают крупные вакуоли. Клетки приобретают неправильную форму, их ядра деформируются.

Тетрады микроспор тетраэдральной формы, они окружены каллозной оболочкой, которая впоследствии разрушается при распаде их на отдельные микроспоры. Первоначально тетрады располагаются в непосредственной близости от тапетума и сохраняют с ним тесный контакт (рис. 3a).

На момент распада тетрад слои стенки гнезда пыльника продолжают претерпевать изменения. В клетках тапетума также все более заметны признаки реорганизации – вакуоли увеличиваются, протопласт сжимается, сами тапетальные клетки уплощены и расположены в ряд (рис. 3b, e). Впоследствии клетки тапетума плотно прилегают друг к другу, образуя структуру, напоминающую тяж (рис. 3c). Этот слой сохраняется вплоть до момента вскрывания пыльника.

Высвободившиеся из тетрады невакуолизованные микроспоры относительно небольшого размера, их ядро расположено в центре клетки, цитоплазма плотная (рис. 3d, 1). По мере дальнейшего развития наблюдается увеличение размера микроспор, сопровождающееся вакуолизацией. На стадии слабовакуолизированной микроспоры (рис. 3d, 2) вакуоли относительно мелкие (рис. 3d, 3). В дальнейшем наступает стадия вакуолизированной микроспоры, образуется крупная вакуоль (рис. 3d, 4), занимающая большую часть объема клетки. Ядро оказывается смещенным из центрального положения в пристенное (рис. 3d, 5). Внутренние изменения сопровождаются образованием апертур – у *C. alliariifolia* формируются поры и относительно длинные шипики на поверхности экзины развивающегося пыльцевого зерна (рис. 3d, 1–6).

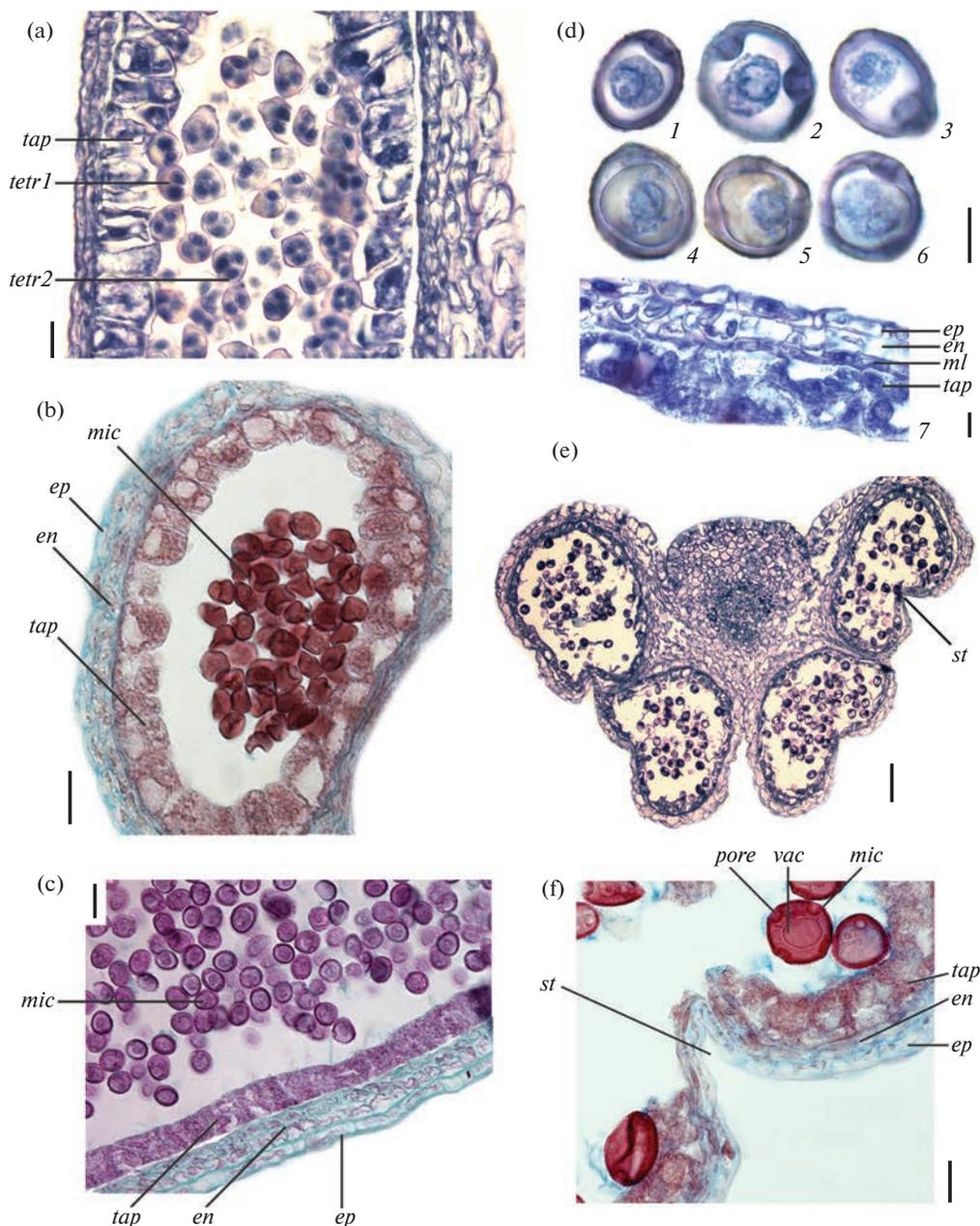


**Рис. 2.** Формирование стенки гнезда пыльника. а – примордий тычинки с инициальными клетками гнезда пыльника, б – фрагмент гнезда пыльника на стадии микроспороцитов; с – микроспороциты; д – строение сформированной стенки гнезда пыльника; е – фрагмент стенки гнезда пыльника на стадии мейоза; ф – тетрады микроспор. *Chrom* – хроматин, *en* – эндотеций, *ep* – эпидермис, *form tetr* – формирующиеся тетрады, *mks* – микроспороциты, *m l* – средний слой, *nuc* – ядро, *nucl* – ядрышко, *p l* – париетальный слой, *sp l* – спорогенные клетки, *tap* – тапетум, *tetr* – тетрады микроспор, *vac* – вакуоль. Масштабная линейка, мкм: с, е, ф – 10; а, б, д – 20.

**Fig. 2.** Formation of microsporangium wall. а – stamen primordium with initial cells of microsporangium; б – fragment of microsporangium at the stage of microsporocytes; с – microsporocytes; д – structure of a formed microsporangium wall; е – fragment of microsporangium wall at the stage of meiosis; ф – microspore tetrads. *Chrom* – chromatin, *en* – endothecium, *ep* – epidermis, *form tetr* – tetrad in the process of formation, *mks* – microsporocytes, *m l* – middle layer, *nuc* – nucleus, *nucl* – nucleolus, *p l* – parietal layer, *sp l* – sporogenous cells, *tap* – tapetum, *tetr* – microspore tetrads, *vac* – vacuole. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : с, е, ф – 10; а, б, д – 20.

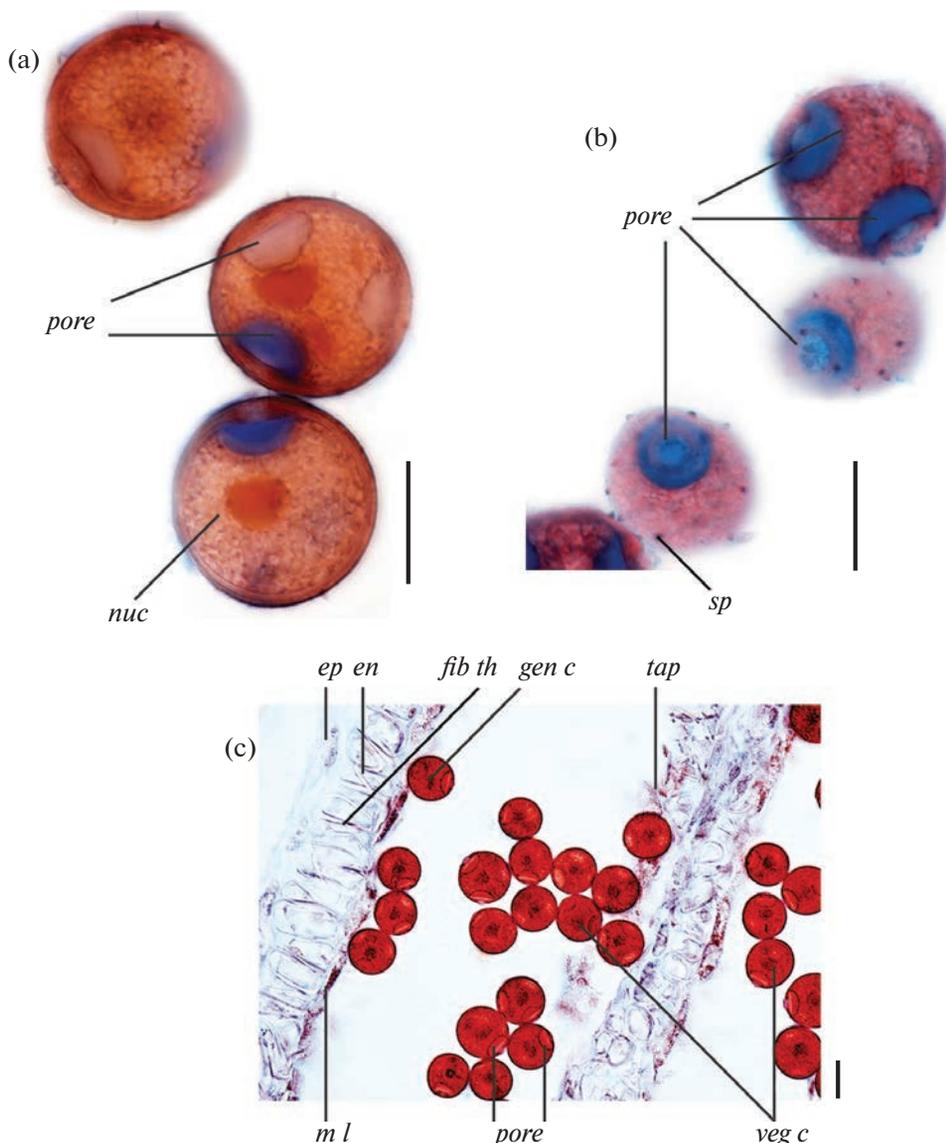
Стенка гнезда пыльника на стадии микроспор состоит из следующих слоев: эпидермиса, местами двуслойного эндотеция, кое-где сохранившегося среднего слоя и слоя плотно прилегающих друг к другу тапетальных клеток. В эпидер-

мисе и эндотеции некоторые клетки лишились содержимого либо сохранили остатки деформированного протопласта. В тапетальных клетках заметны вакуоли, ядра местами еще сохраняются (рис. 3д).



**Рис. 3.** Тетрады микроспор, микроспоры на разных стадиях развития и стенка гнезда пыльника. а – расположение тетрады микроспор в полости гнезда пыльника; б – гнездо пыльника на стадии свободных микроспор; с – стенка гнезда пыльника на стадии слабо вакуолизированной микроспоры; д – микроспоры на разных стадиях развития и стенка гнезда пыльника: 1 – невакуолизированная микроспора; 2 – слабовакуолизированная микроспора; 3 – ядро сместилось к периферии; 4 – крупная вакуоль в центре клетки; 5 – на стадии вакуолизированной микроспоры ядро смещено в пристенное положение; 6 – митотическое деление ядра, в результате которого образуются вегетативная и генеративная клетки; 7 – строение стенки гнезда пыльника на стадии вакуолизированной микроспоры; е – поперечный срез пыльника на стадии вакуолизированной микроспоры; ф – область вскрывания пыльника. *ep* – эпидермис, *en* – эндотечий, *mic* – микроспора, *ml* – средний слой, *pore* – пора, *st* – стомиум, *tap* – тапетум, *tetr1* – тетрады микроспор, прилегающие к тапетуму, *tetr2* – тетрады микроспор в центре полости гнезда пыльника, *vac* – вакуоль. Масштабная линейка, мкм: а, б, с – 20; д, ф – 10; е – 100.

**Fig. 3.** Microspore tetrads, microspores at different stages of development and microsporangium wall. а – location of microspore tetrads in the cavity of anther loculus; б – mirosporangium at the stage of free microspores; с – microsporangium wall at the stage of weakly vacuolated microspore; д – microspores at different stages of development, and microsporangium wall: 1 – unvacuolated microspore; 2 – weakly vacuolated microspore; 3 – nucleus moved to the periphery; 4 – large vacuole in the cell center; 5 – at the stage of vacuolated microspores, the nucleus is displaced to the near-wall position; 6 – mitotic division of the nucleus resulting in formation of vegetative and generative cells; 7 – structure of microsporangium wall at this stage; е – cross section of anther at the stage of vacuolated microspore; ф – area of anther dehiscence. *ep* – epidermis; *en* – endothecium; *mic* – microspore; *ml* – middle layer; *pore* – pore, *st* – stomium; *tap* – tapetum, *tetr1* – tetrads of microspores adjacent to the tapetum, *tetr2* – tetrads of microspores in the center of the cavity of the anther loculus; *vac* – vacuole. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : а, б, с – 20; д, ф – 10; е – 100.



**Рис. 4.** Зрелые пыльцевые зерна и зрелая стенка гнезда пыльника. а, б – зрелые пыльцевые зерна; с – зрелая стенка гнезда пыльника. *ep* – эпидермис, *en* – эндотеций, *fib th* – фиброзные утолщения, *gen c* – генеративная клетка, *m l* – средний слой; *nuc* – ядро, *pore* – пора, *sp* – шипики, *tap* – тапетум, *veg c* – вегетативная клетка. Масштабная линейка, мкм: а, б, с – 20.

**Fig. 4.** Mature pollen grains and mature microsporangium wall. а, б – mature pollen grains, с – mature microsporangium wall. *ep* – epidermis, *en* – endothecium, *fib th* – fibrous thickenings, *gen c* – generative cell, *m l* – middle layer; *nuc* – nucleus, *pore* – pore, *sp* – spines, *tap* – tapetum, *veg c* – vegetative cell. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : а, б, с – 20.

В дальнейшем в микроспоре происходит деление (рис. 3д, б), в результате чего образуется 2-клеточное пыльцевое зерно, состоящее из вегетативной и генеративной клеток (рис. 4а). Цитоплазма зрелого пыльцевого зерна плотная, густая. Пыльцевые зерна по результатам световой микроскопии поровые, поры в количестве, как правило, трех, они шаровидные. Скульптура экзины пыльцевого зерна шиповатая, шипы многочисленные, длинные, расположены по поверхности достаточно равномерно (рис. 4б).

Зрелый пыльник состоит из четырех гнезд, парно объединенных в две теки. Плацентоидов нет (рис. 3е). Стенка зрелого пыльника состоит из клеток эпидермиса и эндотеция, лишь в некоторых из которых частично сохранилось содержимое. В клетках эндотеция появляются фиброзные пояски. Местами сохранились остатки тапетальных клеток и кое-где клетки среднего слоя (рис. 4с). В средней части стенки каждого микроспорангия с наружной стороны образуется выемка вследствие прогибания сохранив-

шихся слоев стенки гнезда пыльника – тапетума, эндотеция и эпидермиса. Образуется стомиум. Клетки в центре выемки узкие и вытянутые, тогда как по краям клетки эпидермиса и эндотеция более крупные и толстостенные. Тяж тапетальных клеток в месте разрыва расходится (рис. 3f). Дальнейшее растяжение клеток наружных слоев приводит к разрыву стенки гнезда пыльника и выпадению пыльца.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Проведен сравнительный анализ формирования и строения пыльника *Campanula alliariifolia* с другими изученными нами представителями сем. Campanulaceae: *Platycodon grandiflorus* (Zhinkina, Evdokimova, 2020), *Ostrowskia magnifica* (Zhinkina, 1995; Kamelina, Zhinkina, 1989), *Azorina vidalii*, *Gadellia lactiflora* (Zhinkina, Shamrov, 1997), *Campanula taurica* (Miroshnichenko, 2014), *Codonopsis clematidea* (Zhinkina et al., 2022). У всех вышеперечисленных исследованных видов, а также у малоизученных видов *Campanula rapunculoides*, *C. glomerata* вскрытие пыльников интрорзное. У *C. alliariifolia*, *C. clematidea*, *P. grandiflorus* и *O. magnifica* перегородки между гнездами пыльника сохраняются. У *O. magnifica*, *P. grandiflorus* и *C. clematidea* в пыльнике развиваются специфические структуры – плацентойды, при этом формирующаяся спорогенная ткань и тапетум на поперечном срезе имеют подковообразную форму (Zhinkina, 1995; Kamelina, Zhinkina, 1989; Zhinkina, Evdokimova, 2020; Zhinkina et al., 2022). У других растений – *C. rapunculoides*, *C. glomerata* (ориг. данные) и *C. alliariifolia* плацентойды не образуются, все три последних принадлежат к одному роду *Campanula*. Видимо, отсутствие плацентойдов и наличие структуры, напоминающей тяж, образовавшейся из клеток тапетума, характерно для некоторых представителей этого рода. По данным Н.Н. Мирошниченко (Miroshnichenko, 2019) у некоторых *Campanula* (*C. sibirica*, *C. talievii*, *C. taurica*) плацентойды есть. Высказывались предположения, что последние три вида филогенетически близки к родам *Codonopsis* и *Platycodon*, и, возможно, относятся к особому роду (Eddie et al., 2003).

У всех изученных нами вышеперечисленных видов развитие мужских репродуктивных органов происходит сходно. К началу вступления клеток спорогенной ткани в мейоз все слои стенки гнезда пыльника сформированы примерно одинаково у всех изученных видов – эпидермис, двуслойный эндотеций, быстро деградирующий средний слой и тапетум. Тапетум секреторный, клетки крупные, таблитчатой формы, имеют два ядра, а у *P. grandiflorus* встречались и четырехъядерные тапетальные клетки (Zhinkina, Evdoki-

мова, 2020). У *C. clematidea*, *P. grandiflorus* и *O. magnifica* тапетум к моменту образования тетрада микроспор деградирует, от него остаются лишь единичные разрозненные деформированные клетки, а у *C. alliariifolia* его клетки тесно смыкаются, образуя плотный слой, который существует вплоть до момента формирования стомиума. Образование фиброзных поясков было зафиксировано перед самым вскрытием пыльника, в отличие от *C. clematidea*, *P. grandiflorus* и *O. magnifica*, где фиброзные пояски обычно появлялись на стадии образования микроспор.

По строению пыльцевых зерен сем. Campanulaceae неоднородно. Встречаются четыре группы пыльцевых зерен – бороздные, борозднопоровые, экваториальнопоровые и рассеянно-многопоровые. Пыльцевые зерна с порами по сравнению с бороздными и борозднопоровыми, имеют более специализированные признаки, являясь основным типом у колокольчиковых, распространенных в умеренных широтах.

Эволюция типов пыльца в сем. Campanulaceae шла от бороздных зерен к борозднопоровым и к экваториальнопоровым, минуя промежуточные формы (Avetisyan, 1967). Бороздные и борозднопоровые зерна встречаются у более древних родов, обладающих рядом и других, более примитивных признаков, таких как верхняя завязь у *Cyananthus* или лестничная перфорация сосудов у *Platycodon*. Среди изученных нами видов бороздные пыльцевые зерна имеют *C. clematidea* и *O. magnifica*, борозднопоровые – *P. grandiflorus*. У *C. alliariifolia* пыльцевые зерна экваториально поровые.

По данным Е.М. Аветисян (Avetisyan, 1967) пыльцевые зерна рода *Campanula* имеют крупные поры (2.7–4 микрон в диаметре) в числе 3–4, реже до 6. У *C. alliariifolia* пыльцевые зерна имеют три поры, размер около трех микрон.

При исследовании видов данного рода было установлено, что пыльцевые зерна могут иметь либо выступающие, длинные и заостренные шипики, либо эти шипики очень короткие и немногочисленные. *C. alliariifolia* имеет пыльцевые зерна с более длинными и многочисленными шипиками, что характерно для представителей более древних видов, многие из которых эндемики Кавказа. У исследуемого вида шипы хорошо заметны, их длина в пределах 0.7–4.5 мкм. Предположительно, эволюция пыльцевых зерен шла от длинношиповатых зерен к зернам с более короткими шипиками (Avetisyan, 1967).

По данным Fægri K. и Van der Pijl L. (1979) по своему строению цветки представителей рода *Campanula* протандрические, т.е. пыльники вскрываются раньше, чем рыльце готово к опылению. На стадии бутона пыльники, соприкасающиеся со столбиком, открываются, и пыльца по-

падает на средние и верхние его части. На ранней стадии цветения столбик вытягивается, доли рыльца соединены, что препятствует опылению. На средней стадии цветения пыльники высыхают, они представлены сморщенными остатками внутри цветка. Доли рыльца раскрываются, и оно приобретает способность к восприятию пыльцы. На поздней стадии цветения доли рыльца продолжают расти, затем они изгибаются и соприкасаются с пыльцой, оставшейся на верхней части столбика. У *C. alliariifolia* как раз высыпание пыльцы происходит в еще закрытых бутонах, пыльники сморщены и деформированы уже на ранней стадии цветения, когда бутон еще в полураспуске. Это свидетельствует о высокой вероятности автогамии у данного вида, хотя не исключается и опыление с помощью обычных опылителей — перепончатокрылых насекомых.

## ВЫВОДЫ

Развитие мужских эмбриональных структур у *Campanula alliariifolia* в основном такое же, как и у остальных представителей сем. Campanulaceae: клеточный секреторный однослойный тапетум с 2-ядерными клетками, симультанное образование тетрад микроспор тетраэдральной формы, двуклеточные пыльцевые зерна с длинными шипиками на поверхности.

Отличительными признаками, характерными для этого вида, являются: двуслойный эндотеций, отсутствие плацентиоидов, сохранение тяжа из тапетальных клеток вплоть до формирования стомиума.

Вскрытие и последующая скорая деградация пыльников, обильное высыпание пыльцы на пестик в еще не раскрывшемся бутоне, вероятно, свидетельствуют о наличии автогамии как основного типа опыления для данного вида.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации”, № 122011900036-5.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Avetisyan] Аветисян Е.М. 1967. Морфология пыльцы сем. Campanulaceae и близких к нему семейств (Sphenocleaceae, Lobeliaceae, Symplocaceae) в связи с вопросами их систематики и филогении. — Ботанический институт АН Армянской ССР. Труды. 16: 5–41.

Eames A.J. 1961. Morphology of the angiosperms. New York. 518 p.

Eddie W.M.M., Shulkina T., Gaskin J., Haberle R.C., Janzen R.K. 2003. Phylogeny of Campanulaceae s. str. inferred from its sequences of nuclear ribosomal DNA. — Ann. Missouri Bot. Gard. 90 (4): 554–575.

Fægri K., Van der Pijl L. 1979. The principles of pollination ecophysiology. Pergamon Press, Oxford, New York. 244 p.

[Fomina] Фомина Т.И. 2009. Биоморфологические особенности *Campanula alliariifolia* Willd. (Campanulaceae) при интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири. — Растительный мир Азиатской России. 2 (4): 7–10.

[Kamelin et al.] Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. 1999. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь. 83 с.

[Kamelina, Zhinkina] Камелина О.П., Жинкина Н.А. 1989. К эмбриологии *Ostrowskia magnifica* (Campanulaceae). Развитие мужских эмбриональных структур. — Бот. журн. 74 (1): 1293–1301.

[Miroshnichenko] Мирошниченко Н.Н. 2014. Особенности репродуктивной биологии некоторых видов рода *Campanula*. — В кн.: Сборник научных трудов ГНБС. 139: 136–146.

[Miroshnichenko] Мирошниченко Н.Н. 2019. Репродуктивная биология и особенности размножения некоторых представителей рода *Campanula* в Крыму: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта. 24 с.

[Prozina] Прозина З.П. 1960. Практикум по цитологии растений. М. 255 с.

[Red Book of the Volgograd Region] Красная книга Волгоградской области. 2017. Т. 2. Растения и другие организмы. Воронеж. 268 с.

[Teryokhin et al.] Терехин Э.С., Батыгина Т.Б., Шамров И.И. 1994. Новый подход к классификации типов формирования стенки микроспорангия — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. 1 том. Генеративные органы цветка. М. С. 60–67.

[Zhinkina] Жинкина Н.А. 1995. Сравнительная эмбриология представителей семейства Campanulaceae Juss: Дис. ... канд. биол. СПб. 131 с.

[Zhinkina, Evdokimova] Жинкина Н.А., Евдокимова Е.Е. 2020. Развитие пыльника у *Platycodon grandiflorus* (Campanulaceae). — Бот. журн. 105 (3): 93–102.

[Zhinkina et al.] Жинкина Н.А., Евдокимова Е.Е., Шамров И.И. 2022. Особенности строения пыльника у *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). — Бот. журн. 107 (3): 287–301.

Zhinkina N.A., Shamrov I.I. 1997. Embryology of *Azorina vidalii* and *Gadellia lactiflora* (Campanulaceae). — Bull. Polish Acad. Sci. 45 (2–4): 119–134.

## DEVELOPMENT OF MALE REPRODUCTIVE STRUCTURES IN *CAMPANULA ALLIARIIFOLIA* (CAMPANULACEAE)

N. A. Zhinkina<sup>a</sup> and E. E. Evdokimova<sup>a, #</sup>

<sup>a</sup>Komarov Botanical Institute RAS  
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

<sup>#</sup>e-mail: e.e.evdokimova@mail.ru

A cytoembryological study of the formation of microsporangium wall and the development of pollen grains in *Campanula alliariifolia* Willd. was carried out. A significant similarity in the structure of male embryonic structures in this species with the other representatives of Campanulaceae was revealed, namely: simultaneous formation of tetrads of microspores, bicellular pollen grains with relatively large vegetative cell, cellular secretory tapetum, bilayered endothecium. Characteristic features of this species are as follows: the absence of placentoids which indicates its evolutionary advancement, since the placentoids are characteristic of the most primitive representatives of the family; long-term, in comparison with previously studied species of the family, preservation of the tapetum, namely up to the opening of the anther, in the form of a cord of deformed tepal cells located in a row and tightly adjacent to each other; relatively late appearance of fibrous bands.

*Keywords:* *Campanula alliariifolia*, Campanulaceae, microsporangium wall, microsporogenesis, pollen grain

### ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of Komarov Botanical Institute RAS (No. 122011200036-5) “The diversity of morphogenetic programs of plant reproductive structures development, natural and artificial models of their realization”.

### REFERENCES

- Avetisyan E.M. 1967. Morphologiya pyltsey semeystva *Campanulaceae* i blizkikh k nemu semeystv (Sphenocleaceae, Lobeliaceae, Cyphiaceae) v svyazi s voprosami ikh sistematiki i filogenii. — Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk Armyanskoy SSR. 16: 5–41 (In Russ.).
- Eames A.J. 1961. Morphology of the angiosperms. New York. 518 p.
- Eddie W.M.M., Shulкина T., Gaskin J., Haberle R.C., Jansen R.K. 2003. Phylogeny of Campanulaceae s. str. inferred from its sequences of nuclear ribosomal DNA. — Ann. Missouri Bot. Gard. 90 (4): 554–575.
- Fægri K., Van der Pijl L. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, New York. 244 p.
- Fomina T.I. 2009. Biomorphological peculiarities of *Campanula alliariifolia* Willd. (Campanulaceae) in the course of introduction in the steppe area of Ukraine. — Vegetable World of Asian Russia. 2 (4): 7–10.
- Kamelin R.V., Ovesnov S.A., Shilova S.I. 1999. Nemoral elements in the flora of the Urals and Siberia. Perm. 83 p. (In Russ.).
- Kamelina O.P., Zhinkina N.A. 1989. On the embryology of *Ostrowskia magnifica* (Campanulaceae). Development of male embryonic structures. — Bot. Zhurn. 74 (1): 1293–1301 (In Russ.).
- Miroshnichenko N.N. 2014. Special features of reproductive biology characterizing certain varieties of *Campanula* L. genus. — In: Works of the State Nikit. Bot. Gard. 139: 136–146 (In Russ.).
- Miroshnichenko N.N. 2019. Reproductive biology and peculiarities of propagation in some representatives of *Campanula* genera in Crimea: Avtoref. diss. ... cand. biol. nauk. Yalta. 24 p. (In Russ.).
- Prozina Z.P. 1960. Practicum po tsitologii rasteniy [Workshop on plant cytology]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Red Book of the Volgograd Region. 2017. Vol. 2. Plants and other organisms. Voronezh. 268 p. (In Russ.).
- Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 1994. A new approach to the classification of types of microsporangium wall development. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. P. 60–67 (In Russ.).
- Zhinkina N.A. 1995. Srovnitel'naya embryologiya predstaviteley semeystva Campanulaceae Juss. [Comparative embryology of representatives in the family Campanulaceae Juss.]: Diss. ... kand. biol. nauk. St. Petersburg. 131 p. (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Evdokimova E.E. 2020. Development of anther in *Platycodon grandiflorus* (Campanulaceae). — Bot. Zhurn. 105 (3): 93–102 (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Evdokimova E.E., Shamrov I.I. 2022. Specific anther structure in *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). — Bot. Zhurn. 107 (3): 287–301 (In Russ.).
- Zhinkina N.A., Shamrov I.I. 1997. Embryology of *Azorina vidalii* and *Gadellia lactiflora* (Campanulaceae). — Bull. Polish Acad. Sci. 45 (2–4): 119–134.