

ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬНИКА У *MONANTHES ANAGENSIS* И *M. MURALIS* (CRASSULACEAE)

© 2024 г. Г. М. Анисимова^{1, *}, И. И. Шамров^{1, 2, **}

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

²Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена
наб. р. Мойки, 48, Санкт-Петербург, 191186, Россия

*e-mail: galina0353@mail.ru

**e-mail: shamrov52@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2024 г.

Получена после доработки 26.02.2024 г.

Принята к публикации 19.03.2024 г.

На основании исследования развития и строения пыльника у *Monanthes anagensis* и *M. muralis* выявлены черты сходства и различия между ними. Черты сходства: 4-гнездный изобилатеральный (на поперечном срезе) пыльник с 4-лучевым связником; в базальной части он не срастается с тычиночной нитью и связник выявляется только в средней части, а в верхней и нижней частях пыльника микроспорангии каждой теки срастаются боковыми поверхностями; стенка микроспорангия с дистальной стороны формируется по центробежному типу; симультанный микроспорогенез, тетраэдральные тетрады микроспор, 2-клеточные пыльцевые зерна; в клетках эпидермы с дистальной стороны стенки микроспорангия накапливаются танины; тапетум париеальный (вариация – амебоидный тапетум). Черты различия: протяженность зон пыльника; начальные стадии формирования микроспорангия; строение сформированной стенки микроспорангия: из четырех (*M. anagensis*) или пяти (*M. muralis*) слоев клеток, при этом виды различаются числом средних слоев; процесс специализации клеток эндотеция – клетки увеличиваются в радиальном направлении после стадии профазы I мейоза у *M. muralis*, тогда как у *M. anagensis* – после стадии тетрад микроспор; разрушение клеточных стенок в тапетуме – на стадии тетрад микроспор у *M. anagensis* и одиночных микроспор у *M. muralis*.

По комплексу признаков строения и развития пыльника изученные виды рода *Monanthes* проявляют наибольшее сходство с представителями родов *Aeonium* и *Sedum*. Полученные данные не противоречат кладистическим построениям. Изученные виды *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum*, *Monanthes anagensis* и *M. muralis* входят в одну кладу *Aeonium*, занимая промежуточное положение между кладами *Telephium* (*Sedum kamtschaticum*) и *Acre* (*S. palmeri*).

Ключевые слова: андроцей, пыльник, стенка микроспорангия, Crassulaceae, *Monanthes*, *M. anagensis*, *M. muralis*

DOI: 10.31857/S0006813624050026, **EDN:** QKIPNX

Эмбриология семейства Crassulaceae активно изучается. В центре внимания исследователей находятся прежде всего пыльник и семязачаток. Ранее нами были исследованы некоторые виды родов *Aeonium*, *Crassula*, *Kalanchoe* и *Sedum* (Anisimova, 2016, 2020; Anisimova, Shamrov, 2018, 2021a, b, 2022a, b, 2023). При рестриктазном анализе ДНК хлоропластов в сем. Crassulaceae выделяются 7 клад: *Crassula*, *Kalanchoe*, *Telephium*, *Sempervivum*, *Aeonium*, *Leucosedum* и *Acre*. Клада *Kalanchoe* является мо-

нофилетической и находится почти в основании филогенетического древа (Nikulin, Goncharov, 2017). Структура полифилетического рода *Sedum* остается мало исследованной. Большинство его видов, включенных в трибу Sedeae, расположены между кластером *Leucosedum* и кладой *Acre*. Некоторые виды рода *Sedum* (*S. surculosum* Cosson, *S. atlantica* Ball.) рассматривались в составе рода *Monanthes*, вероятного родственного таксона рода *Aeonium* (Mes et al., 1996, 1997). Следует отметить, что

Monanthes и *Aeonium* вместе с *Aichryson* и *Greenovia* входят в одну *Aeonium* кладу (Macaronesian clade), монофилия которой подтверждается молекулярно-генетическими исследованиями (Mort et al., 2004). Данные сравнительного молекулярного анализа РНК пластид (*tRNA*) показывают также тесную взаимосвязь родов *Monanthes* и *Aeonium* (Han et al., 2022).

Род *Monanthes* Haworth включает 10 видов и 2 подвида. В нем выделены три секции: *Monanthoidea* (*M. atlantica* Ball, *M. lowei* (A. Paiva) P. Pérez et Acebrs, *M. brachycaulos* (Webb et Berthel.) Lowe, *M. minima* (Bolle) Christ, *M. pallens* (Webb et Christ) Christ, *M. icterica* (Webb et Christ) Christ), *Monanthes* (*M. polyphylla* ssp. *polyphylla* Haw., *M. polyphylla* ssp. *amydros* (Svent.) Nyffeler, *M. muralis* (Webb ex Bolle) Hook.f.), *Sedoidea* (*M. laxiflora* (DC.) Christ, *M. anagensis* Praeger). Виды и таксономия рода даны на основе сравнительной морфологии (Nyffeler, 1992).

Именно наличие филогенетической близости родов *Aeonium*, *Monanthes* и *Sedum* побудило нас провести исследование по развитию и строению стенки пыльника у двух видов рода *Monanthes*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования были выбраны два вида *Monanthes*: *M. anagensis* Praeger (монантес анагинский) и *M. muralis* (Webb ex Bolle) Hook.f. (монантес настенный). В природных условиях они являются эндемичными растениями Канарских и Сальважских островов, а также произрастают в Марокко (Mes et al., 1996).

Материалом для изучения послужили растения коллекции Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Многолетние суккулентные виды произрастают в условиях оранжереи.

Бутоны и цветки на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA (70° – этиловый спирт, 40% – формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100 : 7 : 7). Затем проводили инфльтрацию парафином. Срезы толщиной 12 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену (ядра клеток) с подкраской гематоксилином по Эрлиху (цитоплазма) и алциановым синим (клеточные стенки), сафранином по Картису, генцианвиолетом по Ньютону с подкраской оранжем “G” в гвоздичном масле (Pausheva, 1974).

Постоянные препараты исследовали с помощью светового микроскопа Amplival (фирмы Carl Zeiss).

Микрофотосъемка с препаратов проводилась с использованием светового микроскопа AxioPlan-2 mot, камеры AxioCam MRc 5 и программы AxioVision 4.8 (фирмы Carl Zeiss). Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата. Живой и фиксированный материал исследовали с помощью бинокулярных микроскопов МБС-1 и Stemy. Строение пыльцевых зерен исследовано с помощью сканирующего электронного микроскопа Jeol JSM-6390 LA в Центре коллективного пользования БИН РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Цветок. Строение цветка может различаться по числу элементов, образующих круги. У *Monanthes anagensis* выявлены как 7-членные, так и 6-членные цветки, тогда как у *M. muralis* они преимущественно 6-членные (рис. 1, 1, 2), но иногда отмечаются 7-членные и 5-членные (рис. 1, 3). Цветок характеризуется двойным околоцветником. Чашечка и венчик – сростнолистные. Свободные лопасти чашечки треугольной формы. Окраска венчика желтовато-зеленого цвета. На лепестках и чашелистиках формируются железистые волоски (рис. 1, 1, 2), различающиеся по числу клеток ножки: 4–5 клеток у *M. muralis* и 2 клетки в виде ряда либо слоя у *M. anagensis*. У последнего вида железистые волоски расположены более компактно. В нижней части цветка находятся нектарники, которые плотно примыкают к плодолистикам и срстаются с ними в основании.

Тычинки располагаются в двух кругах. Они находятся на различной высоте, и внутренние тычинки имеют более длинные тычиночные нити (рис. 1, 4), что особенно ярко проявляется на ранних стадиях. В ряде случаев в 7-членных цветках *M. muralis* создается впечатление о расположении тычинок не в двух, а трех или четырех кругах. Это связано с тем, что часть тычинок внутреннего круга имеет короткие тычиночные нити и оказывается на одной высоте с наружными и, наоборот, некоторые тычинки наружного круга формируют длинные тычиночные нити и выглядят как внутренние.

Тычинки дифференцированы на пыльник и тычиночную нить (рис. 1, 5, 6). В базальной части пыльник не срстается с тычиночной нитью (рис. 1, 5; 2, 2). Его края опускаются, напоминая шляпку гриба. В центре тычиночной нити, состоящей из паренхимных клеток, проходит проводящий пучок. Продолжением тычиночной нити, соединяющей теки пыльника, является связник.

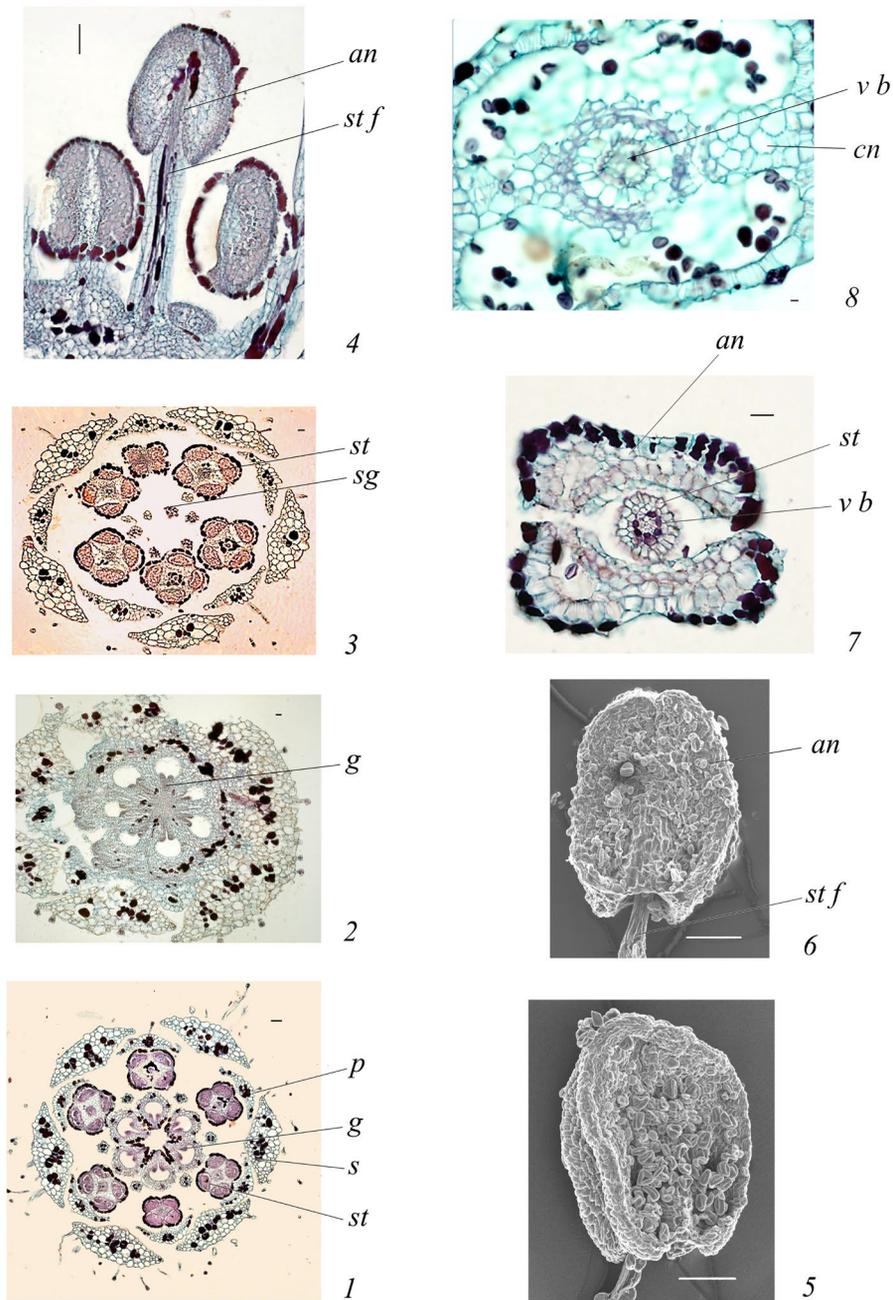


Рис. 1. Строение цветка, тычинки и пыльника у *Monanthes muralis* (1–3, 5, 7) и *M. anagensis* (2, 6, 8): 1–3 – 6-членный (1), 7-членный (2) и 5-членный (3) цветки, видны железистые волоски на чашелистиках и лепестках; 4 – положение тычинок на цветоложе, внутренние тычинки имеют более длинные тычиночные нити; 5, 6 – строение тычинки (СЭМ), видны теки пыльника (3) и вертикальный шов в результате срастания микроспорангиев в верхней части пыльника (6); 7, 8 – строение пыльника в нижней (7) и средней (8) частях; *an* – пыльник, *cn* – связник, *g* – гинецей, *p* – лепесток, *s* – чашелистик, *sg* – рыльце, *st* – тычинка, *stf* – тычиночная нить, *vb* – проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: 1, 4 – 50; 2, 3, 7 – 20; 5, 6 – 100; 8 – 5.

Fig. 1. Structure of flower, stamen and anther in *Monanthes muralis* (1–3, 5, 7) and *M. anagensis* (2, 6, 8): 1–3 – 6-merous (1), 7-merous (2) and 5-merous (3) flowers, glandular hairs are visible on the sepals and petals; 4 – position of stamens on the receptacle, internal stamens have longer filaments; 5, 6 – anther structure (SEM), anther thecae (5) and a vertical suture resulting from the fusion of microsporangia in the upper part of the anther are visible (6); 7, 8 – structure of the anther in the lower (7) and middle (8) parts; *an* – anther, *cn* – connective, *g* – gynoecium, *p* – petal, *s* – sepal, *sg* – stigma, *st* – stamen, *stf* – stamen filament, *vb* – vascular bundle. Scale bar, μm : 1, 4 – 50; 2, 3, 7 – 20; 5, 6 – 100; 8 – 5.

У изученных видов связник хорошо различается только в средней части пыльника (рис. 1, 8; 2, 1, 3), однако его протяженность разная: у *M. muralis* – $\frac{1}{4}$, а у *M. anagensis* – $\frac{1}{2}$ длины пыльника. В пыльнике обоих видов в верхней (примерно $\frac{1}{4}$ его длины) и нижней (у *M. anagensis* составляет примерно $\frac{1}{4}$ его длины, а у *M. muralis* – до $\frac{1}{2}$) частях ткани связника не формируются, а микроспорангии каждой теки (как абаксиальные, так и адаксиальные) срастаются боковыми поверхностями, подобно тому, как объединяются края смежных плодолистиков в синкарпном гинецее, и сохраняют это состояние в момент вскрывания пыльника. В верхней части пыльника это выглядит как вертикальный шов (рис. 1, 6; 2, 4).

Пыльники – тетраспорангиатные, почти изобилатеральные (рис. 2, 1). У изученных видов

выявлено особое строение связника. Его форма характеризуется 4-лучевой структурой. В пыльнике между лучами связника находятся микроспорангии, которые являются овально-продолговатыми, а септы в теках оказываются очень короткими (см. рис. 5, 4).

Формирование стенки микроспорангия. Вопросы типизации стенки микроспорангия и последовательность возникновения ее слоев обсуждаются в литературе. В нашем исследовании мы используем представления, разработанные И. И. Шамровым (Shamrov, 2008a, b) и группой его коллег (Shamrov et al., 2019–2021). Изучение пыльника у *M. anagensis* и *M. muralis* показало, что в его субэпидермальном слое на ранних этапах развития дифференцируется группа инициальных клеток (центральная и латеральные – рис. 3, 1; 4, 1),

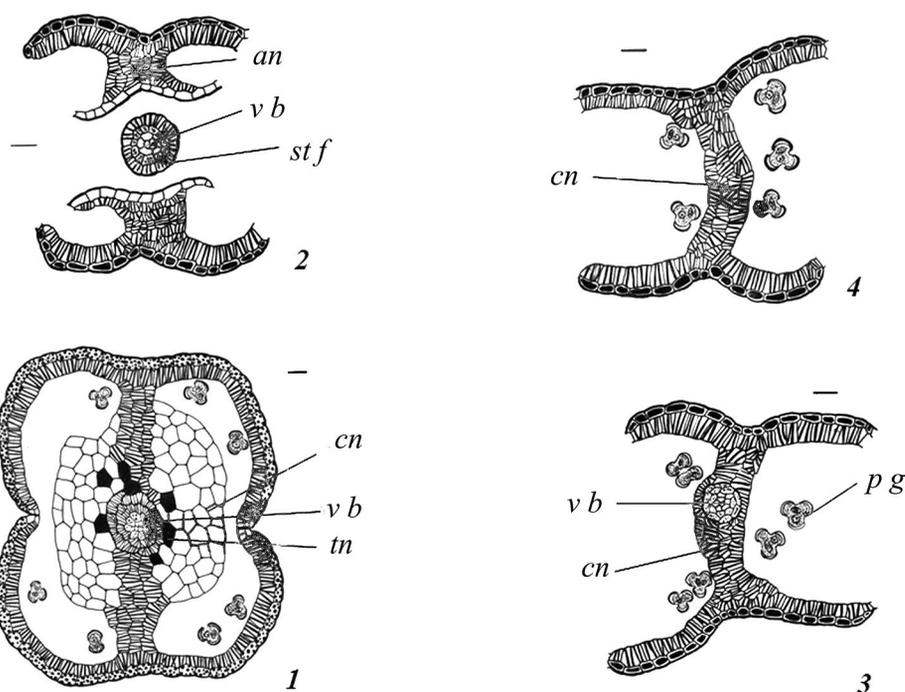


Рис. 2. Строение пыльника у *Monanthes anagensis* (поперечные срезы):

1–3 – строение пыльника: перед вскрыванием в средней области, сросшейся с тычиночной нитью (1), во вскрывшемся пыльнике – в свободной от тычиночной нити базальной части (2), в средней (3) и верхней (4) частях; в эндотеции и большинстве клеток пыльника формируются фиброзные утолщения, в клетках эпидермы и вокруг проводящего пучка выявляются танины; *an* – танины, *cn* – связник, *pg* – пыльцевое зерно, *stf* – тычиночная нить, *tn* – танины, *vb* – проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: 10.

Fig. 2. Anther structure in *Monanthes anagensis* (cross sections):

1–3 – anther structure: before dehiscence in the middle zone fused with the stamen filament (1), in dehisced anther – in the basal part free from the filament (2), in the middle (3) and upper (4) parts; fibrous thickenings are formed in the endothecium and most anther cells, tannins are visible in the epidermal cells and around the vascular bundle; *an* – anther, *cn* – connective, *pg* – pollen grain, *stf* – stamen filament, *tn* – tannins, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 10.

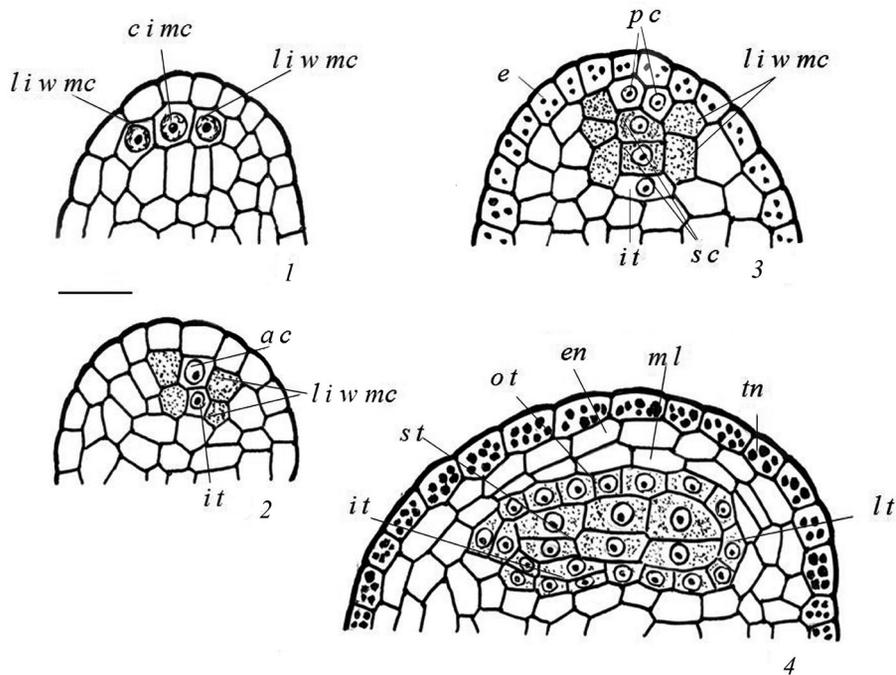


Рис. 3. Ранние стадии развития пыльника у *Monanthes anagensis* (поперечные срезы):

1, 2 – бугорок пыльника, деления инициалей микроспорангия, формирование клеток внутреннего тапетума, археспория и инициалей латеральных частей стенки; 3 – в результате деления археспориальной клетки образуются спорогенная (внутри) и парietальная (наружу) клетки и затем благодаря формирующим делениям происходит увеличение их числа; 4 – образование слоя наружного тапетума и деления клеток наружного парietального слоя на эндотеций и средний слой, в клетках эпидермы выявляются танины; *ac* – археспориальная клетка, *cimc* – центральная инициаль микроспорангия, *e* – эпидерма, *en* – эндотеций, *it* – внутренний тапетум, *liwmc* – инициали латеральной части стенки микроспорангия, *lt* – латеральный тапетум, *ml* – средний слой, *ot* – наружный парietальный слой, *pc* – парietальная клетка, *sc* – спорогенная клетка, *st* – спорогенная ткань, *tn* – танины. Масштабная линейка, мкм: 10.

Fig. 3. Early stages of anther formation in *Monanthes anagensis* (transverse sections):

1, 2 – anther primordium, divisions of the microsporangium initials, the formation of cells of the inner tapetum, archesporium and the initials of the lateral parts of the wall; 3 – as a result of division of the archesporial cell, sporogenous (inside) and parietal (outside) cells are formed and then, due to formative divisions, their number increases; 4 – formation of a layer of the outer tapetum and cell divisions of the outer parietal layer into the endothecium and the middle layer, tannins are visible in the epidermal cells; *ac* – archesporial cell, *cimc* – central initial of microsporangium, *e* – epiderm, *en* – endothecium, *it* – inner tapetum, *liwmc* – lateral initials of microsporangium wall, *lt* – lateral tapetum, *ml* – middle layer, *ot* – outer parietal layer, *pc* – parietal cell, *sc* – sporogenous cell, *st* – sporogenous tissue, *tn* – tannins. Scale bar, μm : 10.

которые образуют как слои стенки со всех сторон микроспорангия, так и сам археспорий, а затем спорогенные клетки и микроспороциты. Однако у изученных видов выявлены некоторые особенности поведения инициалей.

У *M. anagensis* как центральная, так и латеральные инициали делятся синхронно периклинально. После деления центральной субэпидермальной клетки наружу отделяется археспориальная клетка, а внутрь – клетка, из которой формируется часть стенки микроспорангия, преобразующаяся в клетки внутреннего тапетума. Латеральные субэпидермальные инициальные клетки образуют

боковые области стенки микроспорангия и вместе с клетками внутреннего тапетума организуют в окружении археспориальной клетки слой в форме полукольца (рис. 3, 2). В результате периклинальных делений археспориальной клетки возникают наружный (парietальные клетки) и внутренний (спорогенные клетки) слои. Парietальные клетки делятся антиклинально, в результате чего вокруг формирующегося спорогенного комплекса создается единый первичный слой стенки микроспорагия (рис. 3, 3). После этого клетки парietального слоя делятся периклинальными и антиклинальными делениями, образуя слои дистальной части стен-

ки микроспорангиев. Периклиальные деления происходят в определенной последовательности. После деления клеток исходного парietального образуются два слоя, участие которых различно в дальнейшем построении стенки микроспорангия. Клетки внутреннего парietального слоя становятся тапетумом, тогда как клетки наружного слоя образуют два слоя (наружный – эндотеций и внутренний – средний слой) (рис. 3, 4).

У *M. muralis* периклиально делятся сначала только латеральные инициалы, которые вместе

с клетками, лежащими под центральной клеткой, начинают формировать единый слой с проксимальной стороны микроспорангия (рис. 4, 1, 2). Затем также делится центральная инициальная клетка, отделяя наружу археспориальную клетку, а внутрь клетку будущего внутреннего тапетума, которая запускает процесс дифференциации клеток латерального тапетума (рис. 4, 3). Производными археспориальной клетки становятся спорогенные и парietальные клетки. В дальнейшем парietальные клетки делятся периклиально, образуя наруж-

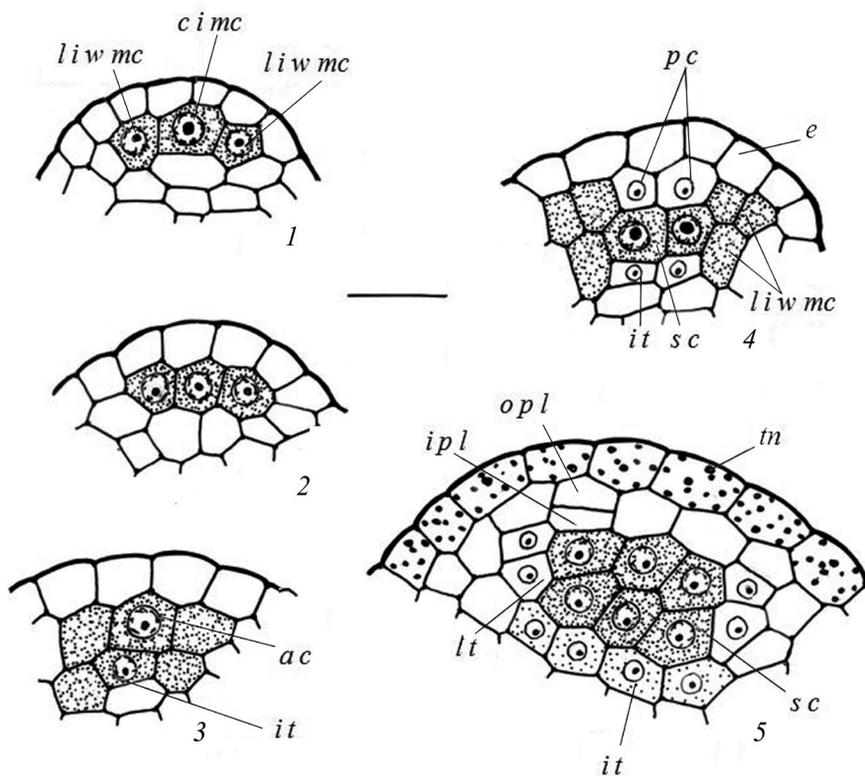


Рис. 4. Начальные стадии развития пыльника у *Monanthes muralis* (поперечные срезы):

1–3 – бугорок пыльника, деления инициалей микроспорангия, формирование клеток внутреннего тапетума, археспория и инициалей латеральных частей стенки; 4 – периклиальные деления археспориальных клеток на спорогенные (внутри) и парietальные (наружу) клетки; 5 – образование слоя тапетума с внутренней и латеральной сторон и начало делений клеток парietального слоя на наружный и внутренний слои, начало отложения танинов в эпидерме; *a c* – археспориальная клетка, *c i m c* – центральная инициаль микроспорангия, *e* – эпидерма, *i p l* – внутренний парietальный слой, *i t* – внутренний тапетум, *l i w m c* – инициалы латеральной части стенки микроспорангия, *l t* – латеральный тапетум, *o p l* – наружный парietальный слой, *o t* – наружный тапетум, *p c* – парietальная клетка, *s c* – спорогенная клетка, *t n* – танины. Масштабная линейка, мкм: 5.

Fig. 4. Early stages of anther formation in *Monanthes muralis* (transverse sections):

1–3 – anther primordium, divisions of the microsporangium initials, the formation of cells of the inner tapetum, archesporium and the initials of the lateral parts of the wall; 4 – periclinal divisions of the archesporial cells into sporogenous (inward) and parietal (outward) cells; 5 – formation of the tapetum layer from inner and lateral sides and the beginning of divisions of the cells of parietal layer into outer and inner layers, the beginning of tannin deposition in the epidermis; *a c* – archesporial cell, *c i m c* – central initial of microsporangium, *e* – epiderm, *i p l* – inner parietal layer, *i t* – inner tapetum, *l i w m c* – lateral initials of microsporangium wall, *l t* – lateral tapetum, *o p l* – outer parietal layer, *o t* – outer tapetum, *p c* – parietal cell, *s c* – sporogenous cell, *t n* – tannins. Scale bar, μm: 5.

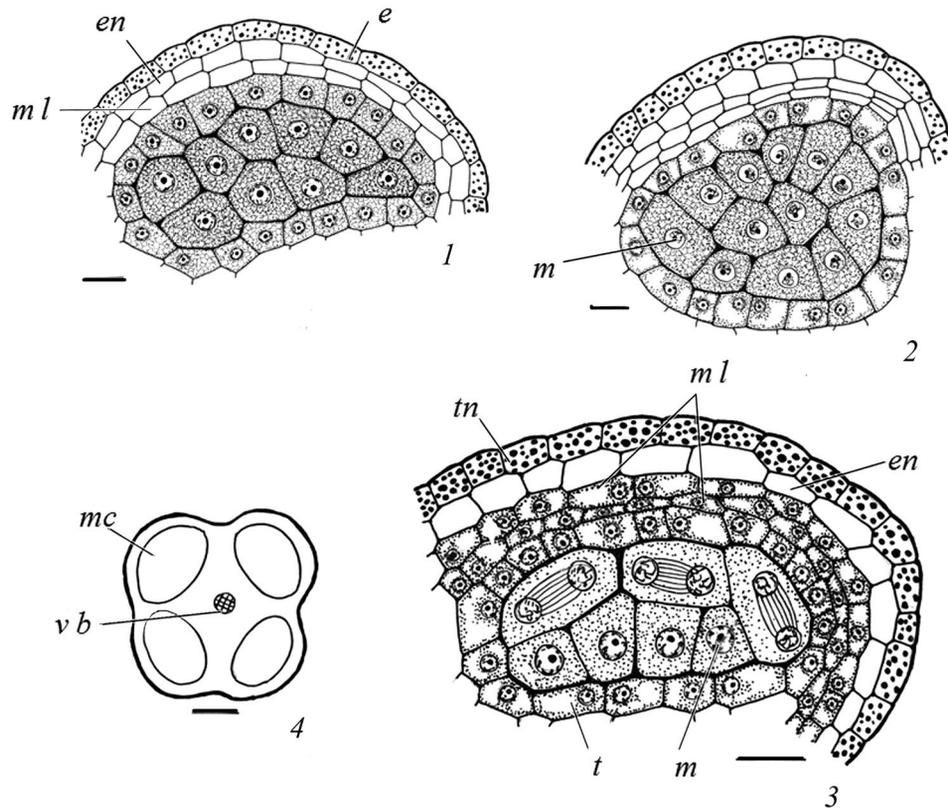


Рис. 5. Строение стенки микроспорангия во время микроспорогенеза у *Monanthes muralis* (поперечные срезы): 1 – стенка микроспорангия перед мейозом; 2 – стенка микроспорангия во время профазы I мейоза, образование двух средних слоев; 3, 4 – стенка микроспорангия на стадии образования диад ядер (3) и схема пыльника в средней части (4), в клетках эпидермы накапливаются танины; *e* – эпидерма, *en* – эндотеций, *m* – микроспороцит, *mc* – микроспорангий, *ml* – средний слой, *t* – тапетум, *tn* – танины, *vb* – проводящий пучок. Масштабная линейка, μm : 1–3 – 5; 4 – 100.

Fig. 5. Microsporangium wall structure during microsporogenesis in *Monanthes muralis* (transverse sections): 1 – microsporangium wall before meiosis; 2 – microsporangium wall during the prophase I of meiosis, formation of two middle layers; 3, 4 – microsporangium wall at the stage of diad of nuclei (3), and scheme of anther in the middle part (4), tannins accumulate in epidermal cells; *e* – epiderm, *en* – endothecium, *m* – microsporocyte, *mc* – microsporangium, *ml* – middle layer, *t* – tapetum, *tn* – tannins, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 1–3 – 5; 4 – 100.

ный и внутренний слой (рис. 4, 4, 5). Внутренний слой формирует наружный тапетум, а наружный – эндотеций и средний слой. При делении клеток последнего возникают внутренний и наружный средние слои (рис. 5, 1, 2).

Таким образом, завершаются начальные стадии формирования стенки микроспорангия – возникновение и дифференциация ее слоев (от археспория до спорогенных клеток и микроспороцитов). Устанавливается окончательное число слоев микроспорангия. Сформированная стенка микроспорангия состоит у *M. anagensis* из четырех (эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума), а у *M. muralis* пяти (эпидермы, эндотеция, двух средних слоев и тапетума) слоев клеток.

Затем во время микроспорогенеза и формирования пыльцевых зерен происходят преобразования слоев стенки микроспорангия. Рассмотрим подробно характеристику каждого слоя стенки микроспорангия.

На стадии микроспороцитов клетки **эпидермального слоя** линзовидные, с крупным ядром и плотной цитоплазмой. Затем они принимают прямоугольную форму с закругленными углами. Клетки теряют содержимое и становятся сильно вакуолизированными. 2–3 клетки этого слоя в области стомиума отличаются меньшими размерами. У обоих изученных видов в клетках эпидермы накапливаются танины (в виде плотно расположенных глобул, на последних стадиях

развития пыльника расстояние между глобулами уменьшается и кажется, что весь протопласт заполняется танинами), за исключением клеток, которые формируют стомиум (рис. 3, 4; 4, 5; 5, 1–3; 6, 2–3; 7, 1–4). Также танины не аккумулируются в клетках эпидермы со стороны тычиночной нити в нижней части пыльника (рис. 1, 5; 2, 2).

Вытянутые клетки эндотеция постепенно увеличиваются в радиальном направлении. У *M. muralis* этот процесс становится заметным на стадии профазы I мейоза (рис. 5, 2; 7, 1–4), тогда как у *M. anagensis* —

на стадии тетрад микроспор (рис. 6, 1–3). Стенки клеток эндотеция к моменту созревания пыльника приобретают неравномерно утолщенные фиброзные утолщения (рис. 6, 3; 7, 4). Только 1–2 клетки эндотеция, входящие в состав стомиума, остаются меньших размеров и без фиброзных утолщений (рис. 7, 4). Следует отметить, что фиброзные утолщения формируются не только в клетках эндотеция, но и связника в средней (рис. 2, 1, 3), а также в местах срастания микроспорангиев в базальной (рис. 2, 2) и верхней (рис. 2, 4) частях пыльника.

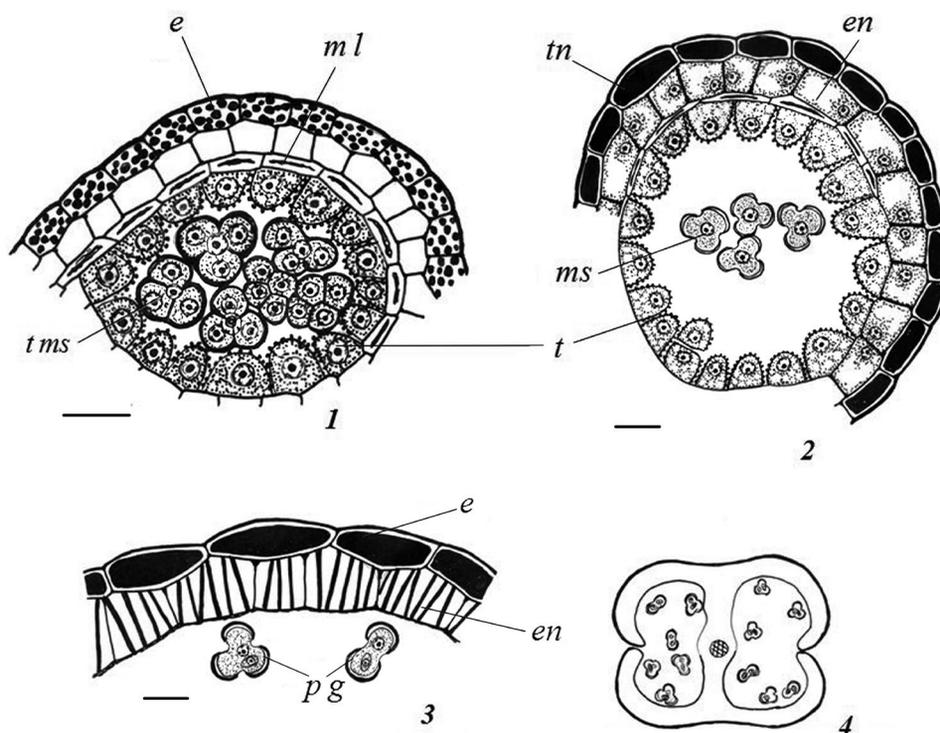


Рис. 6. Строение стенки микроспорангия во время формирования тетрад микроспор и пыльцевого зерна у *Monanthes anagensis* (поперечные срезы):

1 — стенка микроспорангия во время формирования тетрад микроспор, начало дегенерации клеток среднего слоя, произошло разрушение стенок между клетками тапетума, на внутренней тапетальной мембране видны орбикулы; 2 — стенка микроспорангия на стадии одиночных микроспор, клетки среднего слоя почти разрушились, радиальные стенки клеток эндотеция утолщены, в тапетуме увеличиваются размеры протопластов, а сами клетки становятся сильно вакуолизированными; 3, 4 — стенка микроспорангия в месте стомиума, в области вскрывания клетки плотно сомкнуты, отложение танинов в клетках эпидермы (3) и схема пыльника в средней части (4); e — эпидерма, en — эндотеций, ml — средний слой, ms — микроспора, pg — пыльцевое зерно, t — тапетум, tms — тетрада микроспор, tn — танины. Масштабная линейка, мкм: 1–3 — 10; 4 — 20.

Fig. 6. Microsporangium wall structure during formation of megaspore tetrads and pollen grain in *Monanthes anagensis* (transverse sections):

1 — microsporangium wall during the formation of microspore tetrads, the beginning of cell degeneration of the middle layer, destruction of the walls between the tapetum cells occurred, orbicules are visible on the inner tapetal membrane; 2 — wall of the microsporangium at the stage of single microspores, the cells of the middle layer are almost destroyed, the radial walls of the endothecium cells are thickened, the size of protoplasts in the tapetum increases, and the cells themselves become highly vacuolated; 3, 4 — microsporangium wall at the stomium, the cells in the area of dehiscence are tightly closed, tannin deposition in the epidermal cells (3) and an anther scheme in its middle part (4); e — epiderm, en — endothecium, ml — middle layer, ms — microspore, pg — pollen grain, t — tapetum, tms — tetrad of microspores, tn — tannins. Scale bars, μm : 1–3 — 10; 4 — 20.

Средние слои состоят из небольших узких клеток. У *M. anagensis* формируется только один средний слой (рис. 3, 4), а у *M. muralis* обычно их два (рис. 5, 2). В ходе развития они постепенно вытягиваются и разрушаются. Их остатки, представленные в виде темноокрашенных сгустков, обнаруживаются после стадии тетрад у *M. anagensis* (рис. 6, 1, 2), тогда как у *M. muralis* – во время длительной фазы одиночных микроспор (рис. 7, 2, 3).

Тапетум. Существующие определения типов и форм тапетума крайне противоречивы (обзор проблемы см. Shamrov et al., 2021). Особенно сложное положение обстоит с одним из распространенных типов тапетума, который часто называют секреторным (клеточным). Такой тип тапетума описан у исследованных видов, и мы будем называть его париетальным, как это предложено в упомянутом исследовании.

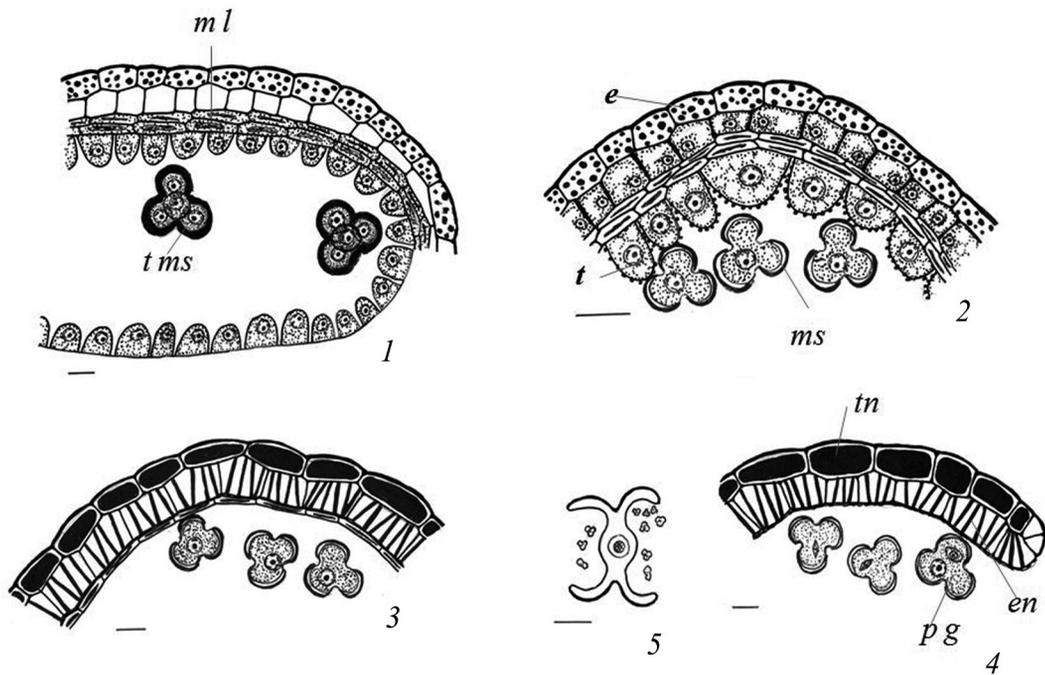


Рис. 7. Строение стенки микроспорангия во время формирования тетрад микроспор и пыльцевого зерна у *Monanthes muralis* (поперечные срезы):

1 – стенка микроспорангия во время формирования тетрад микроспор, начало дегенерации клеток наружного среднего слоя, произошло разрушение стенок между клетками тапетума, на внутренней тапетальной мембране видны орбикулы; 2 – стенка микроспорангия на стадии ранних одиночных микроспор, клетки внутреннего среднего слоя начинают разрушаться, радиальные стенки клеток эндотеция утолщены, в тапетуме увеличиваются размеры протопластов, а сами клетки становятся сильно вакуолизированными; 3 – стенка микроспорангия на стадии поздних одиночных микроспор, видны остатки клеток тапетума, произошло разрушение септ в теках, в области стомиума клетки плотно сомкнуты; 4 – стенка микроспорангия перед вскрыванием пыльника, происходят деления в микроспорах и образуются 2-клеточные пыльцевые зерна; 5 – схема вскрывшегося пыльника в средней части. На всех стадиях развития наблюдается отложение танинов в клетках эпидермы; *e* – эпидерма, *en* – эндотеций, *ml* – средний слой, *ms* – микроспора, *pg* – пыльцевое зерно, *t* – тапетум, *tms* – тетрада микроспор, *tn* – танины. Масштабная линейка, мкм: 1–3 – 10; 4 – 20; 5 – 100.

Fig. 7. Microsporangium wall structure during formation of megaspore tetrads and pollen grain in *Monanthes muralis* (transverse sections):

1 – microsporangium wall during the formation of microspore tetrads, the beginning of cell degeneration of the outer middle layer, destruction of the walls between the tapetum cells occurred, orbicules are visible on the inner tapetal membrane; 2 – wall of the microsporangium at the stage of early single microspores, the cells of the inner middle layer begin to destroy, the radial walls of the endothecium cells are thickened, the size of protoplasts in the tapetum increases, and the cells themselves become highly vacuolated; 3 – wall of the microsporangium at the stage of late single microspores, the remains of tapetum cells are visible, the septa in thecae are destroyed, in the area of the stomium the cells are tightly closed; 4 – microsporangium wall before the anther dehiscence, divisions occur in the microspores and 2-celled pollen grains are formed; 5 – scheme of the dehiscing anther in the middle part. At all stages of development, tannin deposition is observed in the cells of the epidermis; *e* – epiderm, *en* – endothecium, *ml* – middle layer, *ms* – microspore, *pg* – pollen grain, *t* – tapetum, *tms* – tetrad of microspores, *tn* – tannins. Scale bars, μm : 1–3 – 10; 4 – 20; 5 – 100.

Тапетум у обоих видов гетероморфный, что связано как с происхождением, так и положением в стенке микроспорангия. Внутренний тапетум дифференцируется первым и образуется из клеток, которые возникают при делении центральных инициалей микроспорангия. Следующими появляются клетки латеральных областей тапетума, которые формируются из латеральных инициалей микроспорангия. Последними дифференцируются клетки наружного тапетума из клеток внутреннего париетального слоя.

У обоих видов клетки тапетума до мейоза вытянутые (рис. 3, 4; 5, 1). С началом микроспорогенеза хорошо видно, что тапетум однослойный с одноядерными клетками (рис. 5, 2, 3). Клетки приобретают таблитчатую форму и начинают увеличиваться в радиальном направлении. Постепенно в них происходит вакуолизация.

У изученных видов тапетум в премейотическом и мейотическом периодах характеризуется клеточной структурой. Однако уже на стадиях тетрад микроспор у *M. anagensis* (рис. 6, 1) или одиночных микроспор у *M. muralis* (рис. 7, 2) стенки между клетками тапетума начинают разрушаться. Следует отметить, что процесс исчезновения клеточных стенок сопровождается выпячиванием протопластов внутрь полости микроспорангия, а на внутренних тапетальных мембранах начинают выявляться орбикулы (рис. 6, 1, 2; 7, 2). У обоих видов протопласты сохраняются по краю полости микроспорангия, где разрушаются, причем их остатки с ядрами сохраняются почти до созревания пыльника (рис. 6, 3; 7, 3). Таким образом, у обоих изученных видов выявлена вариация 2 париетального типа — амбеоидный тапетум (Shamrov et al., 2019, 2021).

Вскрывание пыльника. Мы уже отмечали, что характерной чертой пыльника изученных видов является необычное строение связника. Его форма характеризуется 4 лучами, между которыми находятся микроспорангии. Вследствие того, что они имеют овально-продолговатую форму, септы в теках оказываются очень короткими (рис. 5, 4).

Вскрываются пыльники септально (Zhinkina et al., 2022), продольными щелями, лартрозно. Вскрывание — 2-фазное. Сначала разрушаются короткая септа между смежными гнездами и группа мелких клеток, входящих в стомиум (рис. 3, 1), а также клетки связника (рис. 6, 4). С наружной стороны в области стомиума в клетках эндотеция фиброзные утолщения не формируются. Нижние части

клеток эндотеция плотно смыкаются и, возможно, слипаются (рис. 2, 1; 7, 4). Затем происходит обезживание клеток эндотеция и их сжатие, подобно пружине, в результате укорачивания фиброзных утолщений. За счет этого уменьшаются размеры клеток эндотеция, которые в области стомиума отрываются друг от друга. Прохождение обеих фаз приводит к вскрыванию тек пыльника, при этом вся стенка микроспорангия раскрывается наружу под углом 90° относительно щели теки (рис. 2, 2–4; 7, 5).

Тетрады микроспор и пыльцевые зерна. Спорогенная ткань многослойная и располагается сначала тремя тяжами клеток (рис. 3, 4). Затем число тяжей увеличивается до 6–8 (рис. 5, 1). Специально микроспорогенез и формирование пыльцевого зерна у изученных видов не рассматривались. Они происходят, как у большинства представителей сем. Crassulaceae. В результате мейоза (рис. 5, 3) и последующих процессов цитокinesis (микроспорогенез симультанный) образуются преимущественно тетраэдральные, иногда изобилатеральные, тетрады гаплоидных микроспор (рис. 6, 1; 7, 1). Каждая микроспора и тетрада в целом окружены каллозой, которая постепенно резорбируется, а тетрады распадаются на отдельные микроспоры (рис. 6, 2; 7, 2). Вскоре микроспоры делятся и формируются 2-клеточные пыльцевые зерна (рис. 6, 4; 7, 4).

Зрелые пыльцевые зерна изученных видов 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные; в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора эллиптические, с закругленными полюсами (рис. 8, 1, 2, 4–6). Апертуры сложные, состоят из внешней меридионально ориентированной борозды и внутренней экваториально расположенной оры. Борозды (экзоапертуры) длинные, глубокие, широкие, сужающиеся к полюсам, со слегка закругленными концами и более или менее ровными краями. Оры (эндоапертуры) у пыльцы с нечеткими, часто неровными краями. Они небольшие, располагаются в центре борозд и не заходят за их границы (рис. 8, 4). Скульптура струйчатая (рис. 8, 3). С помощью электронного сканирующего микроскопа видно, что длина и ширина струй различаются, а их переплетения в разных направлениях образуют небольшие локальные углубления и возвышения. Наблюдались стерильные пыльцевые зерна, которые были меньших размеров, бедны цитоплазмой и часто деформированы.

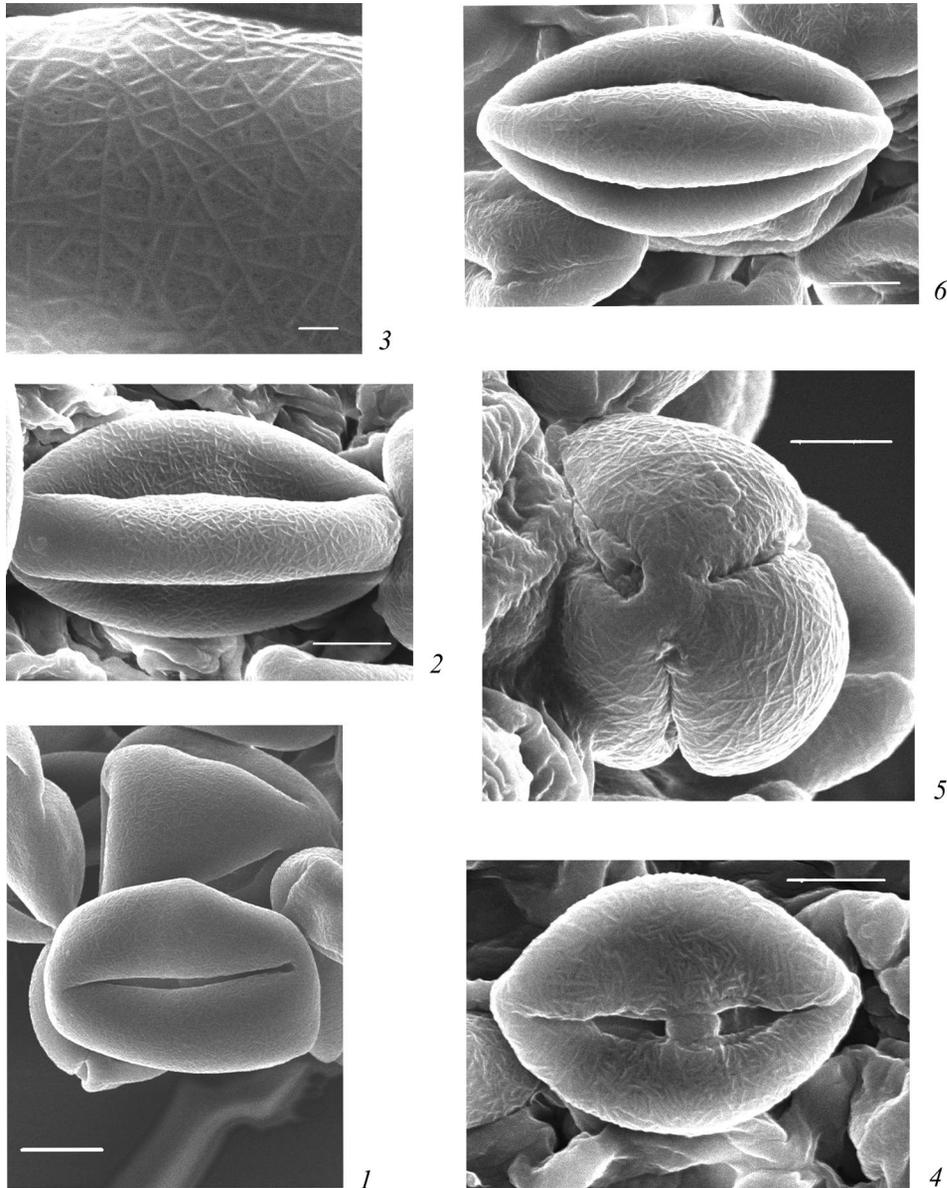


Рис. 8. Строение 3-бороздно-орых пыльцевых зерен у *Monanthes muralis* (1–3) и *M. anagensis* (4–6): 1, 4 – вид пыльцевого зерна с экватора; 2, 5, 6 – общий вид пыльцевых зерен, видны апертюры; 3 – поверхность пыльцевого зерна. Масштабная линейка, мкм: 1 – 10; 2, 4–6 – 5; 3 – 1.

Fig. 8. Structure of 3-colporate pollen grains in *Monanthes muralis* (1–3) and *M. anagensis* (4–6): 1, 4 – equatorial view of pollen grain; 2, 5, 6 – general view of the pollen grains, apertures are visible; 3 – surface of pollen grain. Scale bars, μm : 1 – 10; 2, 4–6 – 5; 3 – 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые изучено формирование пыльника у *Monanthes anagensis* и *M. muralis*. Полученные нами данные дополняют эмбриологическую характеристику сем. Crassulaceae (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009; Anisimova, 2016, 2020; Anisimova, Shamrov, 2022a, b, 2023).

Многие исследователи на ранних фазах развития не видят различия в дифференциации клеток пыльника, образующих стенку микроспорангия. Нам удалось проследить первые стадии развития микроспорангия еще до дифференциации археспория. Мы подтвердили имеющуюся точку зрения (Shamrov, 2008a, b; Shamrov et al., 2019, 2020),

согласно которой в субэпидермальном слое развивающегося пыльника дифференцируется группа инициальных клеток (центральная и латеральные), которые образуют как слои стенки микроспорангия, так и сам археспорий, а затем париетальные и спорогенные клетки. Полученные данные позволили выявить у изученных видов некоторые различия, касающиеся времени активации центральной и латеральных инициалей и способов дифференциации тапетума. У *M. muralis* периклинально сначала делятся только латеральные инициали, которые вместе с клетками, лежащими под центральной клеткой, начинают формировать единый слой с проксимальной стороны микроспорангия. Затем также периклинально делится центральная инициальная клетка, отделяя наружу археспориальную клетку, а внутрь клетку будущего внутреннего тапетума, которая запускает процесс дифференциации клеток латерального тапетума. У *M. anagensis* как центральная, так и латеральные инициали делятся синхронно периклинально. После деления центральной субэпидермальной клетки наружу отделяется археспориальная клетка, а внутрь — клетка, из которой формируется часть стенки микроспорангия, преобразующаяся в клетки внутреннего тапетума. Латеральные субэпидермальные инициальные клетки за счет периклинальных делений образуют боковые области стенки микроспорангия и вместе с клетками внутреннего тапетума организуют в окружении археспориальной клетки слой в форме полукольца. Способы дифференциации инициалей микроспорангия и их возможности формировать разные сектора стенки микроспорангия оказались удивительным образом весьма схожими со способами формирования спорангия у лептоспорангиатных папоротников (Shamrov, 2008b). Лептоспорангиатные папоротники оказались прекрасными объектами, у которых спорангий образуется из одной эпидермальной клетки. Число клеток в спорангии небольшое, что позволяет наблюдать все стадии от одной клетки до многоклеточного спорангия. Первый способ был описан у *Asplenium trichomanes* Rasbach, K. Rasbach, Reichst et Bennert (Sachs, 1882). Инициальная клетка после поперечного деления образует две клетки. Внутренняя клетка остается в теле растения, а наружная также делится поперечной перегородкой, при этом производные нижней клетки формируют ножку спорангия, а верхняя за счет образования наклонных стенок дает начало латеральным инициалам спорангия и крупной клетке снаружи, которая

в дальнейшем образует эпидерму, смыкающуюся с латеральными инициалами, и археспориальную клетку. Последняя образует субэпидермальный слой, который становится тапетумом. Сама археспориальная клетка становится материнской клеткой спор. Подобный способ формирования спорангия был выявлен нами у *M. muralis*. Второй способ был описан у *Osmundia regalis* (Smith, 1938). Инициальный спорангий делится периклинально на наружную и внутреннюю пирамидальную (археспориальную) клетки. Наружная клетка образует эпидермальный слой, а внутренняя — клетки тапетума, которые окружают формирующуюся спорогенную клетку. Этот способ очень напоминает формирование микроспорангия у *M. anagensis*.

У видов сем. Crassulaceae способ формирования стенки микроспорангия из клеток париетального слоя с наружной стороны обычно определяют как тип двудольных (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009), согласно представлениям G. L. Davis (1966). У изученных нами видов стенка микроспорангия либо 4-слойная (эпидерма, эндотеций, средний слой, тапетум — *M. anagensis*), что позволяет охарактеризовать тип формирования стенки как центробежный тип, типовая вариация (Teguyokhin et al., 2002; Shamrov et al., 2020), либо происходят дополнительные деления и формируются два средних слоя (*M. muralis*), следовательно, тип формирования следует определять как центробежный, компликатная вариация (Shamrov et al., 2019, 2020).

Исследование позволило выявить сходство и различия в развитии и строении пыльника у *M. anagensis* и *M. muralis*. Черты сходства: 4-гнездный изобилатеральный (на поперечном срезе) пыльник с 4-лучевым связником; в базальной части он не срастается с тычиночной нитью, и связник выявляется только в средней части, при этом в верхней и нижней частях пыльника в каждой теке происходит объединение микроспорангиев боковыми поверхностями; стенка микроспорангия с дистальной стороны формируется по центробежному типу; симультанный микроспорогенез, тетраэдральные тетрады микроспор, 2-клеточные пыльцевые зерна; в клетках эпидермы с дистальной стороны стенки микроспорангия накапливаются танины; тапетум париетальный (вариация — амебоидный тапетум).

Черты различия: протяженность зон пыльника — средняя часть у *M. muralis* — $\frac{1}{4}$, а у *M. anagensis* — $\frac{1}{2}$ длины пыльника, верхняя — у *M. anagensis* — $\frac{1}{4}$ его длины, а у *M. muralis* — до $\frac{1}{2}$; начальные стадии

формирования микроспорангия: у *M. muralis* периклинально сначала делятся только латеральные инициали, а у *M. anagensis* как центральная, так и латеральные инициали; сформированная стенка микроспорангия состоит из четырех (*M. anagensis*) или пяти (*M. muralis*) слоев клеток, при этом виды различаются числом средних слоев (1 – *M. anagensis*, 2 – *M. muralis*); процесс специализации клеток эндотеция – клетки увеличиваются в радиальном направлении после стадии профазы I мейоза у *M. muralis*, тогда как у *M. anagensis* – после стадии тетрад микроспор; разрушение клеточных стенок в тапетуме – на стадии тетрад микроспор у *M. anagensis* и одиночных микроспор у *M. muralis*.

Наше исследование подтвердило результаты других авторов о поразительном однообразии и стабильности признаков морфологии пыльцы в сем. Crassulaceae (Hart, 1974; Sin et al., 2002; Grigorieva, Britski, 2001; Goncharova, 2006). Пыльцевые зерна исследованных нами видов *Monanthes*, как и родов *Aeonium*, *Crassula*, *Kalanchoe* и *Sedum* однотипны по строению и являются 3-бороздно-оровыми.

Данные сравнительно-эмбриологических и морфолого-анатомических исследований могут оказаться полезными для понимания эволюции структурных признаков тычинки, пыльника, гинецея и семязачатка в сем. Crassulaceae. Однако вопросы их использования определяются не только слабой изученностью большинства видов, но и неоднозначностью трактовки полученных молекулярно-генетических данных и их значительным несоответствием классическим системам родов этого семейства.

При рестриктазном анализе ДНК хлоропластов (ген *mat K*) в сем. Crassulaceae выделяются 7 клад, среди которых особенно спорным является положение клады *Aeonium*, *Crassula*, *Kalanchoe* (Mort et al., 2010). Положение клады на древе семейства (от базальных до продвинутых) несколько различается по представлениям разных авторов: *Crassula*, *Telephium*, *Sempervivum*, *Leucosedum*, *Acre*, *Aeonium*, *Kalanchoe* (Mort et al., 2010; по данным Mort et al., 2001 и Ham, t'Hart, 1998) и *Crassula*, *Kalanchoe*, *Telephium*, *Sempervivum*, *Aeonium*, *Leucosedum* и *Acre* (Nikulina, Goncharov, 2017). Таким образом, изменилось положение клады *Aeonium*, особенно кардинально клады *Kalanchoe* – перенос клады из основания в верхнюю часть древа семейства. Клада *Crassula* в обеих системах занимает базальное положение.

Из всех исследованных признаков пыльника наиболее контрастными оказались признаки строения клеток эпидермы, эндотеция и тапетума. У видов *Kalanchoe* они касаются локализации танинов в клетках эпидермы и эндотеция стенки микроспорангия. У *K. laxiflora* Baker, *K. tubiflora* (Harv.) Raym.-Hamet и *K. rosei* Raym.-Hamet et H. Perrier танины (заполняют весь протопласт) обнаружены только в некоторых клетках эндотеция. У *K. nyikae* Engl. они накапливаются как в клетках эндотеция, так и преимущественно в клетках эпидермы (Anisimova, 2016). У *Sedum kamtschaticum* Fisch. протопласты клеток эпидермы заполнены танинами, а у *S. palmeri* S. Watson эти вещества выявляются в виде отдельных, порой немногочисленных, глобул (Anisimova, 2020). У *Aeonium balsamiferum* Webb et Berthel. и *A. ciliatum* (Willd.) Webb et Berthel. танины накапливаются в эпидерме по периферии протопласта клеток (Anisimova, Shamrov, 2022a, b). У видов *Crassula* (Anisimova, Shamrov, 2023) также наблюдаются оба варианта аккумуляции танинов: у *Crassula intermedia* Schönland по периферии протопласта клеток, а у *C. multicava* Lem. и *C. ericoides* Haw. протопласты клеток эпидермы полностью заполняются танинами. У *Monanthes anagensis* и *M. muralis* танины накапливаются в виде плотно расположенных глобул по всему протопласту клеток эпидермы (наст. иссл.).

Несмотря на то что тапетум у всех изученных нами видов является париетальным, особенности его строения в постмейотический период различаются: у *S. kamtschaticum* происходит реорганизация (вариация 2 – амебоидный тапетум), а у *S. palmeri* тапетум развивается без реорганизации (вариация 1 – типичный париетальный тапетум) (Anisimova, 2020). У обоих видов *Aeonium* (Anisimova, Shamrov, 2022a, b) и *Monanthes* (наст. иссл.) выявлена вариация 2 – амебоидный тапетум. У *Kalanchoe*, вероятно, типичный париетальный тапетум без реорганизации (Anisimova, 2016). У видов *Crassula* (Anisimova, Shamrov, 2023) также обнаружен типичный париетальный тапетум.

Что касается эндотеция и формирования в нем фиброзных утолщений, то у многих видов, кроме типичного слоя на базе субэпидермы стенки микроспорангия, возникают дополнительные слои в связнике. У *Aeonium* (Anisimova, Shamrov, 2022a, b) и *Sedum* (Anisimova, 2020) формируется кольцевидный фиброзный слой с внутренней стороны связника в нижней области, где нет срастания

пыльника и тычиночной нити. У видов *Crassula* фиброзные утолщения обнаружены также в клетках обкладки проводящего пучка связника. Число слоев клеток с фиброзными утолщениями и их расположение различаются у изученных видов. У *C. ericoides* они располагаются в один слой в виде кольца в той части пыльника, которая полностью сростается с тычиночной нитью. У *C. intermedia* и *C. multicaeva* здесь формируются 2–3 слоя. В части пыльника, свободной от тычиночной нити, у *C. ericoides* клетки с фиброзными утолщениями формируются только в эндотеции, а у других видов не только в эндотеции, но и в 2–3 нижележащих слоях связника (Anisimova, Shamrov, 2023). У видов *Kalanchoe* фиброзные утолщения выявлены в субэпидермальном и третьем слоях связника только между абаксиальными микроспорангиями. У *Monanthes anagensis* и *M. muralis* фиброзные утолщения формируются не только в клетках эндотеция, но и в связнике в средней, а также в областях срастания микроспорангиев в базальной и верхней частях пыльника (наст. иссл.).

По комплексу признаков наибольшее сходство в строении пыльника обнаружено между родами *Aeonium*, *Sedum* и *Monanthes*. К чертам сходства относятся следующие: изобилатеральный (на поперечном срезе) пыльник с 4-лучевым связником, преимущественно реорганизация париетального тапетума (вариация 2 – амебоидный тапетум), кроме типичного слоя на базе субэпидермы стенки микроспорангия, возникают дополнительные слои в связнике или местах срастания микроспорангиев (Anisimova, 2020; Anisimova, Shamrov, 2022a, b; наст. иссл.).

Род *Monanthes* Haworth включает 10 видов, которые разделены на три секции (Nyffeler, 1992). Изученные нами виды представляют разные секции: *Monanthes* (*M. muralis*) и *Sedoidea* (*M. anagensis*). Это заключение было сделано на основе общей морфологии растений, в том числе и жизненных форм: низкий полукустарник (*M. muralis*), преимущественно травянистый подушковидный многолетник (*M. anagensis*). По данным Н. П. Адониной (Adonina, 2000), в сем. Crassulaceae выделено 13 моделей побегообразования, при этом *M. anagensis* относится к моноцентрическим одноосным длиннопобеговым растениям.

Молекулярные исследования показали, что род *Monanthes* не является монофилетическим. Вместе с тем большинство изученных видов этого рода

(*M. brachycaulos*, *M. laxiflora*, *M. lowei*, *M. minima*, *M. anagensis* и *M. muralis*) тесно связаны между собой. Однако *M. muralis* является аллотетраплоидом и таксоном предполагаемого гибридного происхождения (Mes et al., 2002), а *M. anagensis* ближе стоит к роду *Aichryson*, чем к роду *Monanthes*, что было показано ранее (Mes et al., 1997; Mort et al., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По комплексу признаков строения и развития пыльника изученные виды рода *Monanthes* проявляют наибольшее сходство с представителями родов *Aeonium* и *Sedum*. Полученные данные не противоречат кладистическим построениям, свидетельствующим о том, что виды полифилетического рода *Sedum* включаются в состав триб Aeonieae, Semperviveae и Sedeae. *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum*. В составе *Aeonium* клады занимают промежуточное положение между кладами *Telephium* (*Sedum kamtschaticum*) и *Acre* (*S. palmeri*) (Nikulin, 2017; Nikulin, Goncharov, 2017). Об этом свидетельствует и тот факт, что некоторые виды рода *Sedum* ранее рассматривались в составе рода *Monanthes* (Mes et al., 1996, 1997). *Monanthes anagensis* и *M. muralis* вместе с видами *Aeonium*, вероятно, входят в одну *Aeonium* кладу, что подтверждается молекулярно-генетическими данными (Mort et al., 2004; Han et al., 2022).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по темам № 1021071912890-3-1.6.11 “Структурно-функциональные и молекулярно-генетические основы развития и адаптации высших растений”, № 1021071912896-7-1.6.11. “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, регуляция морфопроцессов *in vivo* и *in vitro*”, 2024–2028 (сбор, обработка материала и обсуждение результатов) и № ГРНТИ 34.29.01 “Изучение и сохранение биологического разнообразия растений” (РГПУ им. А. И. Герцена) (описание результатов исследования). Авторы благодарны Петровой Е. Д., Романовой Е. Л. за возможность сбора материала и ценные советы при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Adonina] Адонина Н.П. 2000. Архитектоника жизненных форм растений семейства Crassulaceae DC. – Тр. Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. СПб. С. 139–150.

- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2016. Строение пыльника, микроспорогенез и пыльцевое зерно у *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). — Бот. журн. 101(12): 1378–1389.
- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2020. Развитие и строение пыльника *Sedum kamtschaticum* и *Sedum palmeri* (Crassulaceae). — Бот. журн. 105(11): 1093–1110. <https://doi.org/10.31857/S0006813620090021>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2018. Морфогенез гинецея и семязачатка у *Kalanchoe laxiflora* и *K. tubiflora* (Crassulaceae). — Бот. журн. 103(6): 675–694. <https://doi.org/10.1134/S0006813618060017>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2021a. Строение гинецея и семязачатка у *Sedum kamtschaticum* и *Sedum palmeri* (Crassulaceae). — Бот. журн. 106(4): 50–68. <https://doi.org/10.31857/S000681362104002>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2021b. Сравнительный анализ строения гинецея и семязачатка у некоторых видов *Sedum* и *Kalanchoe* (Crassulaceae). — Бюл. Главн. бот. сада. 4: 31–39. <https://doi.org/10.25791/BBGRAN.04.2021.1097>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2022a. Формирование стенки пыльника у *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum* (Crassulaceae). — Бот. журн. 107(6): 42–62. <https://doi.org/10.31857/S0006813622060035>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2022b. Anther wall formation in *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum* (Crassulaceae). — Doklady Biological Sciences. 506(1): 160–171. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050027>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2023. Строение пыльника у *Crassula ericoides*, *C. intermedia* и *C. multicava* (Crassulaceae). — Бот. журн. 108(4): 22–36. EDN: OZEEKV. <https://doi.org/10.31857/S0006813623040026>
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of angiosperms. New York etc. 528 p.
- [Goncharova] Гончарова С.Б. 2006. Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры Российского Дальнего Востока. Владивосток. 222 с.
- [Goncharova, Goncharov] Гончарова С.Б., Гончаров А.А. 2009. Молекулярная филогения и систематика цветковых растений семейства Толстянковых (Crassulaceae DC.). — Молекулярная биология. 43(5): 856–865.
- [Grigorieva, Britski] Григорьева В.В., Брицкий Д.А. 2001. Морфология пыльцы представителей подсемейства Sedoideae (Crassulaceae) — В кн.: Проблемы современной палинологии. Материалы XIII Российской палинологической конференции. Т. 1. Сыктывкар. С. 22–25.
- Ham R.C.H.J. van, t'Hart H. 1998. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. — Amer. J. Bot. 85: 123–134.
- Han S., De Bi, Yi R., Ding H., Wu L., Kan X. 2022. Plastome evolution of *Aeonium* and *Monanthes* (Crassulaceae): insights into the variation of plastomic tRNAs, and the patterns of codon usage and aversion. — Planta. 256(2): 35. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03950-y>
- Hart H. 1974. The pollen morphology of 24 species of the genus *Sedum* L. — Pollen and Spores. 16(4): 373–387.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- Mes T.H.M., van Brederode J., t'Hart H. 1996. Origin of the woody Macaronesian Sempervivoideae and the phylogenetic position of the East African species of *Aeonium*. — Bot. Acta. 109: 477–491.
- Mes T.H.M., Wijers G.-J., t'Hart H. 1997. Phylogenetic relationships in *Monanthes* (Crassulaceae) based on morphological, chloroplast and nuclear DNA variation. — J. Evol. Biol. 10: 193–216. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1997.10020193.x>
- Mes T.H.M., Wijers G.-J., t'Hart H. 2002. Phylogenetic relationships in *Monanthes* (Crassulaceae) based on morphological, chloroplast and nuclear DNA variation. — J. Evol. Biol. 10: 193–216. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1997.10020193.x>
- Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from matK sequence data. — Amer. J. Bot. 88: 76–91.
- Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2004. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. — Syst. Bot. 27(2): 272–288. <https://doi.org/10.1943/0363-6445-27.2.271>
- Mort M.E., O'Leary T.R., Carrillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle Ch.P. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. — Schumannia 6. Biodiversity and Ecology. 3: 69–86.
- [Nikulin] Никулин В.Ю. 2017. Филогенетические отношения в роде *Sedum* L. (Crassulaceae J. St.-Hil.) и близких ему родах на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК. Дисс... канд. биол. наук. Владивосток. 114 с.
- [Nikulin, Goncharov] Никулин В.Ю., Гончаров А.А. 2017. Молекулярно-филогенетическая характеристика *Sedum* (Crassulaceae) и близких ему родов на основании сравнения нуклеотидных последовательностей гена *matK* хлоропластной ДНК и его региона рибосомной ДНК. — Бот. журн. 102(3): 309–328.
- [Nikiticheva] Никитичева З.И. 1985. Семейство Crassulaceae — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Brunneliaceae–Tremandraceae. Л. С. 29–34.
- Nyffeler R. 1992. A taxonomic revision of the genus *Monanthes* Haworth (Crassulaceae). — Bradleya. 10: 49–82. <https://doi.org/10.25223/brad.n10.1992.a5>
- [Pausheva] Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.

- Sachs J. 1882. Text-book of botany morphological and physiological. Oxford. 980 p.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008a. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 356 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008b. Формирование спорангиев высших растений. — Бот. журн. 93(12): 1817–1845.
- [Shamrov et al.] Шамров И.И., Анисимова Г.М., Бабро А.А. 2019. Формирование стенки микроспорангия пыльника и типизация тапетума покрытосеменных растений. — Бот. журн. 104(7): 1001–1032. <https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2020. Early stages of anther development in flowering plants. — *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 9(2): 1–10. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09202>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2021. Tapetum types and forms in angiosperms. — Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B. — 75(3): 167–179. <https://doi.org/10.2478/prolas-2021-0026>
- Sin J.-H., Yoo Y.-G., Park K.-R. 2002. A palynotaxonomic studies of Korean Crassulaceae. — *Korean J. Electron Microscopy*. 32(4): 345–360.
- Smith G.M. 1938. Cryptogamic botany. New York; London. Vol. 2. 380 p.
- Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002. New approach to classifying modes of microsporangium wall formation. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH), USA – Plymouth, UK. Vol. 1. P. 32–39.
- [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. <https://doi.org/10.31857/S0006813621120115>

ANTHER FORMATION IN *MONANTHES ANAGENESIS* AND *M. MURALIS* (CRASSULACEAE)

G. M. Anisimova^{1, *}, I. I. Shamrov^{1, 2, **}

¹Komarov Botanical Institute of RAS

Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

²Herzen State Pedagogical University of Russia

Moika River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

*e-mail: galina0353@mail.ru

**e-mail: shamrov52@mail.ru

Similarities and differences between *Monanthes anagensis* and *M. muralis* were revealed as a result of the study of their anther development and structure. The similarities: 4-locular isobilateral (on transverse section) anther with a 4-rayed connective; it does not fuse with the filament in the basal part, and the connective is visible only in the middle part; and in the upper and lower parts of the anther, the microsporangia of each theca are fused with their lateral surfaces; the microsporangium wall on the distal side is formed according to the centrifugal type; simultaneous microsporogenesis, tetrahedral tetrads of microspores, 2-celled pollen grains; tannins accumulate in the epidermal cells on the distal side of the microsporangium wall; parietal tapetum (amoeboid tapetum as a variation). Differences: length of anther zones; initial stages of microsporangium formation; the structure of the formed microsporangium wall: four (*M. anagensis*) or five (*M. muralis*) layers of cells, with the species differing in the number of middle layers; the process of specialization of endothecium cells, namely in *M. muralis* the cells increase in radial direction after the stage of prophase I of meiosis, while in *M. anagensis* after the stage of microspore tetrads; destruction of cell walls in the tapetum occurs at the stage of microspore tetrads in *M. anagensis*, and of single microspores in *M. muralis*.

Based on the complex of characteristics of the anther structure and development, the studied species of the genus *Monanthes* show the greatest similarity with members of the genera *Aeonium* and *Sedum*. The data obtained are not in conflict with cladistic constructs. The studied species *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum*, as well as *Monanthes anagensis* and *M. muralis* belong to the same *Aeonium* clade, taking an intermediate position between the *Telephium* (*Sedum kamschaticum*) and *Acre* (*S. palmeri*) clades.

Keywords: androecium, anther, microsporangium wall, Crassulaceae, *Monanthes*, *M. anagensis*, *M. muralis*

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional and molecular-genetic bases of development and adaptation in higher plants”, “Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, regulation of morphoprocesses *in vivo* and *in vitro*” (2024–2028) (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration Nos. 1021071912890-3-1.6.11 and 1021071912896-7-1.6.11 – collecting material, its treatment and result discussion), and “Adaptive responses of biological systems to specific and non-specific effects of environmental factors” (Herzen State Pedagogical University of Russia – description of the study results).

The authors are grateful to E.D. Petrova and E.L. Romanova for valuable advice and assistance in carrying out the work.

REFERENCES

- Adonina N.P. 2000. Architectonics of life forms in plants of the family Crassulaceae DC. – Trudy St. Petersburg Research Institute of Forestry. St. Petersburg. P. 139–150.
- Anisimova G.M. 2016. Anther structure, microsporogenesis and pollen grain in *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 101(12):1378–1389 (In Russ.).
- Anisimova G.M. 2020. Anther development and structure in *Sedum kamtschaticum* and *Sedum palmeri* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 105(11): 1093–1110 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620090021>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2018. Gynoecium and ovule morphogenesis in *Kalanchoe laxiflora* and *K. tubiflora* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 103(6): 675–694 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618060017>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2021a. Gynoecium and ovule structure in *Sedum kamtschaticum* and *Sedum palmeri* (Crassulaceae) – Bot. Zhurn. 106(4): 50–68 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S000681362104002>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2021b. Comparative analysis of gynoecium and ovule structure in some species of *Sedum* and *Kalanchoe* (Crassulaceae). – Bull. Main Bot. Gard. 4: 31–39 (In Russ.). <https://doi.org/10.25791/BBGRAN.04.2021.1097>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2022a. Anther wall formation in *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 107(6): 42–62 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813622060035>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2022b. Anther wall formation in *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum* (Crassulaceae). – Doklady Biological Sciences. 506(1): 160–171. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050027>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2023. Anther structure in *Crassula ericoides*, *C. intermedia* and *C. multicava* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 108(4): 22–36 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813623040026> EDN: OZEKKB.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of angiosperms. New York etc. 528 p.
- Goncharova S.B. 2006. Subfamily Sedoideae (Crassulaceae) of flora of the Russian Far East. Vladivostok. 222 p. (In Russ.).
- Goncharova S.B., Goncharov A.A. 2009. Molecular phylogeny and systematics of flowering plants from family Crassulaceae DC. – Molecular Biology. 43(5): 856–865 (In Russ.).
- Grigorieva V.V., Britski D.A. 2001. Pollen morphology of representatives of subfamily *Sedoideae* (Crassulaceae). – In: Problems of modern palynology. Proc. XIIIth Russian palynological conference. Vol. 1. Syktyvkar. P. 22–25 (In Russ.).
- Ham R.C.H.J. van, t’Hart H. 1998. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. – Amer. J. Bot. 85: 123–134.
- Han S., De Bi, Yi R., Ding H., Wu L., Kan X. 2022. Plastome evolution of *Aeonium* and *Monanthes* (Crassulaceae): insights into the variation of plastomic *rRNAs*, and the patterns of codon usage and aversion. – Planta. 256(2): 35. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03950-y>
- Hart H. 1974. The pollen morphology of 24 species of the genus *Sedum* L. – Pollen and Spores. 16(4): 373–387.
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Mes T.H.M., van Brederode J., t’Hart H. 1996. Origin of the woody Macaronesian Sempervivoideae and the phylogenetic position of the East African species of *Aeonium*. – Bot. Acta. 109: 477–491.
- Mes T.H.M., Wijers G.-J., t’Hart H. 1997. Phylogenetic relationships in *Monanthes* (Crassulaceae) based on morphological, chloroplast and nuclear DNA variation. – J. Evol. Biol. 10: 193–216. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1997.10020193.x>
- Mes T.H.M., Wijers G.-J., t’Hart H. 2002. Phylogenetic relationships in *Monanthes* (Crassulaceae) based on morphological, chloroplast and nuclear DNA variation. – J. Evol. Biol. 10: 193–216. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1997.10020193.x>
- Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from matK sequence data. – Amer. J. Bot. 88: 76–91.
- Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2004. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. – Syst. Bot. 27(2): 272–288. <https://doi.org/10.1943/0363-6445-27.2.271>
- Mort M.E., O’Leary T.R., Carrillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle Ch.P. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. – Schumannia 6. Biodiversity and Ecology. 3: 69–86.
- Nikiticheva Z.I. 1985. Crassulaceae family. – In: Comparative embryology of flowering plants. Brunneliaceae-Tremandraceae. Leningrad. P. 29–34 (In Russ.).
- Nikulin V.Yu. 2017. Phylogenetic connections in *Sedum* L. (Crassulaceae J. St.-Hil.) and related genera on the ba-

- sis of comparison of nucleotid sequence of nuclear and chloroplast DNA: Dis. ... cand. biol. nauk. Vladivostok. 114 p. (In Russ.).
- Nikulin V.Yu., Gontcharov A.A. 2017. Molecular-phylogenetic characterization of *Sedum* (Crassulaceae) and closely related genera based on cpDNA gene *matK* and its rDNA sequence comparisons. – Bot. Zhurn. 102(3): 309–328 (In Russ.).
- Nyffeler R. 1992. A taxonomic revision of the genus *Monanthes* Haworth (Crassulaceae). – Bradleya. 10: 49–82. <https://doi.org/10.25223/brad.n10.1992.a5>
- Pausheva Z.P. 1974. Practical work on plant cytology. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Sachs J. 1882. Text-book of botany morphological and physiological. Oxford. 980 p.
- Shamrov I.I. 2008a. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 356 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2008b. Formation of sporangia in higher plants. – Bot. Zhurn. 93(12): 1817–1845 (In Russ.).
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2019. Formation of anther microsporangium wall, and typification of tapetum in angiosperms. – Bot. Zhurn. 104(7): 1001–1032 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2020. Early stages of anther development in flowering plants. – Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 9(2): 1–10. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09202>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2021. Tapetum types and forms in angiosperms. – Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B. 75(3): 167–179. <https://doi.org/10.2478/prolas-2021-0026>
- Sin J.-H., Yoo Y.-G., Park K.-R. 2002. A palynotaxonomic studies of Korean Crassulaceae. – Korean J. Electron Microscopy. 32(4): 345–360.
- Smith G.M. 1938. Cryptogamic botany. New York; London. Vol. 2. 380 p.
- Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002. New approach to classifying modes of microsporangium wall formation. – In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH), USA- Plymouth, UK. Vol. 1. P. 32–39.
- 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.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621120115>