

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ РАЗВИТИЯ ПЫЛЬНИКА И ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У РЯДА ВИДОВ *DIOSCOREA* СЕКЦИИ *STENOPHORA* (DIOSCOREACEAE)

© 2024 г. А. А. Торшилова^{1,*}

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

*e-mail: altorsh62@mail.ru

Поступила в редакцию 25.03.2024 г.
Получена после доработки 07.05.2024 г.
Принята к публикации 09.07.2024 г.

Сравнительный анализ развития пыльника и пыльцевого зерна у шести видов рода *Dioscorea* L. из секции *Stenophora* Uline (*D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica*, *D. balcanica*) выявил общие и индивидуальные признаки у видов. Показано, что видам характерно наличие симультанного типа микроспорогенеза, тетраэдрального типа тетрад. У *D. villosa*, *D. nipponica* и *D. deltoidea* обнаружен также изобилатеральный тип тетрады. Строение сформированной и зрелой стенок пыльника сходно у видов. По совокупности индивидуальных особенностей строения и продолжительности функционирования тапетума, срокам появления запасных веществ в пыльцевом зерне изученные виды подразделяются на две группы: 1) *D. caucasica*, *D. balcanica* с более ранним (до мейоза микроспороцитов) началом развития крупных 3–4-ядерных клеток тапетума и более коротким периодом их функционирования (до стадии сильно вакуолизированной микроспоры), а также с более ранними сроками начала накопления запасных веществ в пыльцевом зерне – на момент завершения митотического деления ядра; 2) *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea* с 2-ядерными клетками тапетума, коротким (*D. villosa*, *D. tokoro*) и длинным (*D. nipponica*, *D. deltoidea*) периодом его функционирования и с более поздним началом накопления запасных веществ в пыльцевом зерне – на момент перемещения генеративной клетки внутри вегетативной. Пыльцевые зерна у всех видов однобороздные, 2-клеточные, с хорошо развитой экзиной и 2-слойной интиной в области открытой апертуры.

Ключевые слова: *Dioscorea*, пыльник, тапетум, пыльцевое зерно, секция *Stenophora*, Dioscoreaceae

DOI: 10.31857/S0006813624070038, EDN: PSOGSR

Род *Dioscorea* L. является самым крупным в семействе Dioscoreaceae, которое включает 644 вида в четырех родах: *Dioscorea*, *Tacca*, *Stenomeris* и *Trichopus* (Govaerts et al., 2007). Виды рода – это травянистые двудомные лианы, произрастающие в основном в тропиках и субтропиках, только единичные виды заходят в область умеренного климата. Большая часть видов *Dioscorea* известна как ямс, который имеет большое экономическое значение как пищевая культура во многих тропических регионах (Asiedu, Sartie, 2010); ряд корневищных видов используется в фармакологической индустрии как источник стероидных соединений (Liu et al., 2008; Shah, Lele, 2012; Price et al., 2016). Несмотря на большое эконо-

мическое и социально-культурное значение видов *Dioscorea*, остаются ограниченными сведения о систематике, филогении, разнообразии и генетике диких видов (Mignouna et al., 2007). Актуальность исследования продиктована еще и тем, что виды *Dioscorea*, произрастающие на территории РФ (*D. nipponica* и *D. caucasica*), являются редкими и занесены в Красную книгу РФ (Krasnaya..., 2008). Поэтому всестороннее изучение особенностей репродуктивной биологии у представителей рода продолжает оставаться актуальным.

Настоящее исследование процессов микроспорогенеза, развития пыльцевых зерен и пыльника охватывает 6 из 25 корневищных видов секции *Stenophora*, которая занимает базальное положение

ние во всех молекулярно-филогенетических системах рода из Старого Света (Burkill, 1960; Kawabe et al., 1997; Wilkin et al., 2005; Hsu et al., 2013; Couto et al., 2018 и др.). Виды этой секции характеризуются большим разнообразием по целому ряду признаков: тип зародышевого мешка, массивность семязачатки, морфолого-анатомическое строение семян, степень дифференциации зародыша, характер уплощения семени, строение тычиночных и пестичных цветков, морфология пыльцевых зерен, строение вегетативных органов и др. (Prain, Burkill, 1936; Petrova, Safina, 1985; Schols et al., 2003, 2005; Chung, Chung, 2015; Titova, Torshilova, 2015; Vinogradova et al., 2022). Такое разнообразие значительно усложняет установление филогенетических взаимоотношений внутри секции. Молекулярные методы в целом позволяют это сделать, однако эмбриологические признаки также не потеряли своего значения, поскольку они наиболее консервативны и не подвержены фенотипической изменчивости (Kamelina, 2000, 2009; Poddubnaya-Arnoldi, 1982 и др.).

Анализ литературных данных показывает, что более широко у видов *Dioscorea* (sec. *Stenophora*) изучена женская сфера, при этом в мужской сфере остается не все известно. Показано, что у видов тычиночные цветки образуются в колосовидных соцветиях на мужских экземплярах, цветки 3-членные, актиноморфные, андроцей свободный, состоит из 6 тычинок в двух кругах по 3. Кроме того, выявлена видоспецифичность строения тычинок, их связников и расположение тек в наружном и внутреннем кругах околоцветника (Chung, Chung, 2015; Vinogradova et al., 2022). Пыльники тетраспорангиатные, 2-тековые. Микроспорогенез фрагментарно изучен у видов из различных секций (*Xylinocapsa*, *Opsophyton*, *Lasiophyton*, *Testudinaria*, *Stenophora* (*D. oppositifolia*, *D. caucasica* и *D. balcanica*). Он протекает сходно и описан как симультанный, тетрады тетраэдрального типа с толстой каллозной оболочкой, пыльцевые зерна однобороздные (Rao, 1953; Yurtsey, Yurtseva, 1973, 1982; Caddick et al., 1998). Что касается стенки гнезда пыльника, то ее формирование подробно описано у вида *D. nipponica* (sec. *Stenophora*) с внешней стороны гнезда и со стороны связника, начиная с примордиальных стадий, тип ее развития центростремительный (Torshilova, Batygina, 2005). Несмотря на наличие фрагментарных данных по отдельным видам, остается в стороне полный цикл развития

пыльника вместе с микроспорогенезом и развитием пыльцевого зерна в сравнительном плане, а также ряд вопросов, касающихся морфогенетических корреляций в развитии гнезда пыльника.

Большое значение в развитии пыльцевого зерна имеет процесс вакуолизации, поскольку вакуоли выполняют важную роль хранилища растворенных веществ, регуляции тургора, передачи сигналов и др. (Liu et al., 2008; Firon et al., 2012). Кроме того, размер вакуоли в развивающемся пыльцевом зерне влияет на его будущую форму. Так, у зрелых гидратированных пыльцевых зерен видов *Dioscorea* форма становится округлой с отсутствием четко выраженных границ апертур, что не всегда позволяет четко определить их размер и количество (Schols et al., 2003). Поэтому важно проследить процессы заложения апертур и их дальнейшую трансформацию при усилении вакуолизации в процессе формирования пыльцевых зерен.

Таким образом, целью работы является сравнительное изучение развития пыльника, хода микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна у нескольких видов из секции *Stenophora* — *D. caucasica*, *D. balcanica*, *D. deltoidea*, *D. nipponica*, *D. villosa* и *D. tokoro* (*Dioscoreaceae*).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Бутоны и цветки видов *Dioscorea balcanica*, *D. caucasica*, *D. deltoidea* и *D. villosa* были собраны с растений, выращенных из семян и интродуцированных в открытом грунте Ботанического сада Петра Великого БИН РАН (Санкт-Петербург). Семена *D. balcanica* были получены из University Botanic Garden Ljubljana (Slovenia); *D. villosa* — из BG Ontario: CDN, Wentworth Co. Hamilton (Ontario, Canada); *D. deltoidea* — из ВИЛАР (Москва, Россия); семена *D. caucasica* были собраны в естественных условиях обитания в Абхазии.

Бутоны и цветки *D. nipponica* были собраны в естественных местах обитания в Уссурийском и Шкотовском районах Приморского края (2000–2001), а также с растений из коллекции открытого грунта Ботанического сада Петра Великого БИН РАН (Санкт-Петербург). Аналогичный материал *D. tokoro* был собран в июле 2009 г. в Atsugi Campus, Tokyo University of Agriculture, а также в нескольких местах на острове Хонсю в районах Kanagawa и Shizuoka (Japan).

Для приготовления постоянных препаратов тычиночные цветки и бутоны фиксировали в смеси FAA (70% этиловый спирт, ледяная уксусная кислота, формалин в соотношении 100 : 7 : 7). Препараты изготавливали по общепринятой цитоэмбриологической методике (Pausheva, 1980). Срезы толщиной 8 мкм были сделаны на микротоме Microm 325 (Carl Zeiss, Германия), окрашивали сафранином с подкраской алциановым синим.

Анализ препаратов проводили с помощью микроскопа Axioplan 2ie (Carl Zeiss, Германия), фотографии бутонов и цветков были сделаны на стереоскопическом микроскопе Stemi 2000-C камерой AxioCam MRC-5 (Carl Zeiss, Германия).

Типизация тапетума произведена по О.П. Камелиной (Kamelina, 1994).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Формирование пыльников начинается в бутонах тычиночных цветков в начальный период бутонизации, когда размер бутонов не превышает 1 мм (рис. 1, 1), и проходит этапы примордиального развития с образованием эндотеция, среднего слоя и тапетума. Эти самые ранние этапы здесь не исследуются, описание начинается со стадии спорогенной ткани, когда стенка гнезд пыльника уже сформирована и у всех исследованных видов представлена четырьмя слоями одинаковых слабо вакуолизированных и тонкостенных клеток — эпидермисом, эндотецием, средним слоем и тапетумом.

Деления спорогенных клеток, расположенных небольшой группой в центре гнезда, приводят к увеличению их количества в каждом микроспорангии и укрупнению гнезда пыльника. После активных делений спорогенные клетки преобразуются в микроспороциты. Происходит увеличение размеров клеток, а также ядер и уплотнение цитоплазмы.

С укрупнением гнезда и трансформацией спорогенных клеток в микроспороциты развиваются также примыкающие к ним клетки тапетума. Они становятся более широкими, но пока одноядерными у *D. villosa* и *D. tokoro*, и двоядерными у *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica* и *D. balcanica*. Клетки эпидермиса небольшие, узкие, с утолщенной, слегка выпуклой наружной стенкой. Эндотеций и средний слой состоят из узких слабо вакуолизированных клеток,

а тапетум к этой стадии представлен уже более широкими клетками с одним или двумя ядрами (рис. 1, 2–7). У видов *D. caucasica* и *D. balcanica* наряду с увеличением размеров клеток тапетума происходит также уплотнение цитоплазмы и уменьшение объема вакуолей.

Вступление микроспороцитов в профазу I мейотического деления сопровождается началом отложения каллозы. Завершение первого мейотического деления не сопровождается заложением клеточных перегородок у всех изученных видов (рис. 1, 8–12). После мейоза I происходит мейоз II, в конце которого после образования перегородок образуются тетрады гаплоидных микроспор. Тип микроспорогенеза — симультанный.

Специализация клеток тапетума секреторного типа в ходе мейоза усиливается, клетки становятся еще более крупными и 2-ядерными у всех видов, цитоплазма уплотняется, но кое-где еще остаются мелкие вакуоли, у *D. balcanica* вакуоли внешне не выявляются. Остальные слои стенки гнезда не претерпевают значительных видимых изменений.

Изменения в гнезде пыльника осуществляются одновременно с увеличением размеров бутонов (рис. 2, 1). В гнезде пыльника в результате микроспорогенеза формируются тетрады гаплоидных микроспор. Они окружены толстой каллозной оболочкой, которая к этому моменту достигает максимального развития. Тетрады тетраэдральные и изобилатеральные у *D. villosa*, *D. nipponica* и *D. deltoidea*, а у *D. tokoro*, *D. caucasica* и *D. balcanica* был обнаружен только тетраэдральный тип тетрад (рис. 2, 2–7).

Изменения в стенке гнезда пыльника касаются только среднего слоя и тапетума. Средний слой утончается, а тапетум наоборот становится крупным и образует плотный слой клеток вокруг тетрад. Клетки широкие, удлиненные, с плотной цитоплазмой, без видимых вакуолей и с двумя ядрами у *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. deltoidea* и *D. nipponica*. У *D. caucasica* и *D. balcanica* клетки тапетума содержат 3, иногда 4 ядра, размер клеток и количество ядер со стороны связника наибольшее, при этом у них в тапетуме начинают появляться мелкие и крупные вакуоли (рис. 2, 2–7). У вида *D. deltoidea* вакуоли в тапетуме были во время мейоза и сохранились после него к стадии тетрад.

Ко времени растворения каллозной оболочки вокруг тетрад у каждой микроспоры тетрады происходит заложение апертуры — борозды на ее

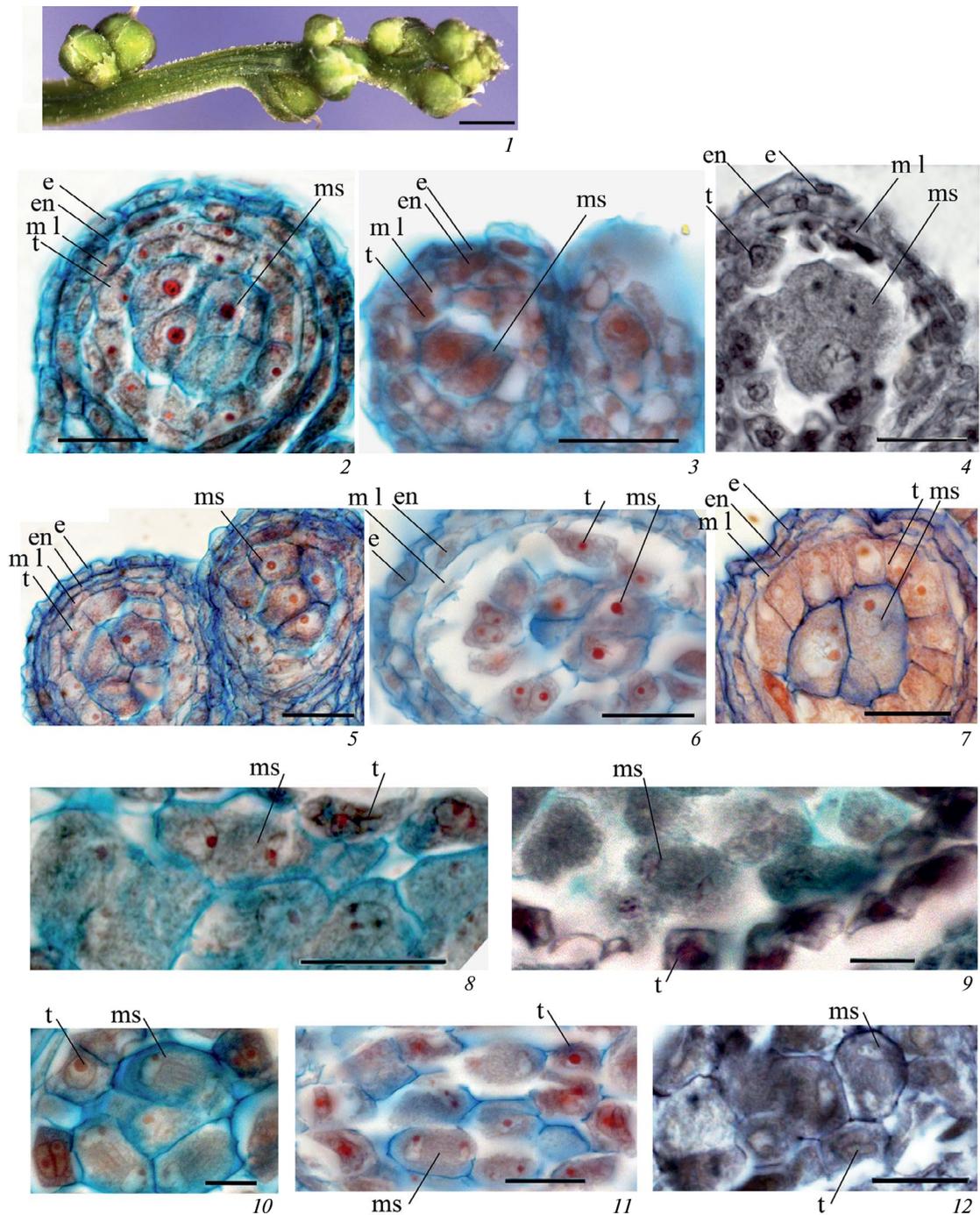


Рис. 1. Строение гнезд пыльников у видов *Dioscorea* на стадиях микроспороцитов и мейоза: 1 – фрагмент соцветия *D. nipponica* на начальных стадиях бутонизации; 2–7 – фрагменты гнезд на стадии микроспороцитов, сформированная стенка пыльника; 8–12 – фрагменты гнезд на стадии мейоза I.

2, 8 – *D. villosa*; 3 – *D. tokoro*; 4, 9 – *D. nipponica*; 5, 10 – *D. deltoidea*; 6, 11 – *D. caucasica*; 7, 12 – *D. balcanica*; e – эпидермис; en – эндотеций; ml – средний слой; ms – микроспороцит; t – тапетум.

Масштабная линейка: 1 – 1 мм; 2–4, 6–8, 11, 12 – 20 мкм; 5, 9, 10 – 10 мкм.

Fig. 1. The structure of anther locules in *Dioscorea* species at the stages of microsporocytes and meiosis: 1 – fragment of *D. nipponica* inflorescence at initial stages of budding; 2–7 – fragments of locules at the microsporocyte stage, formed anther wall; 8–12 – fragments of locules at the stage of meiosis I.

2, 8 – *D. villosa*; 3 – *D. tokoro*; 4, 9 – *D. nipponica*; 5, 10 – *D. deltoidea*; 6, 11 – *D. caucasica*; 7, 12 – *D. balcanica*; e – epidermis; en – endothecium; ml – middle layer; ms – microsporocyte; t – tapetum.

Scale bars: 1 – 1 mm; 2–4, 6–8, 11, 12 – 20 μm; 5, 9, 10 – 10 μm.

наружной стороне. В гнезде появляется локулицидная жидкость, благодаря которой микроспоры, высвободившись из тетрад, получают возможность свободно перемещаться и поворачи-

ваться бороздой в сторону клеток тапетума, приближаясь к нему на близкое расстояние. Микроспоры мелкие, овальные. Ядро, первоначально располагающееся в центре, начинает смещать-

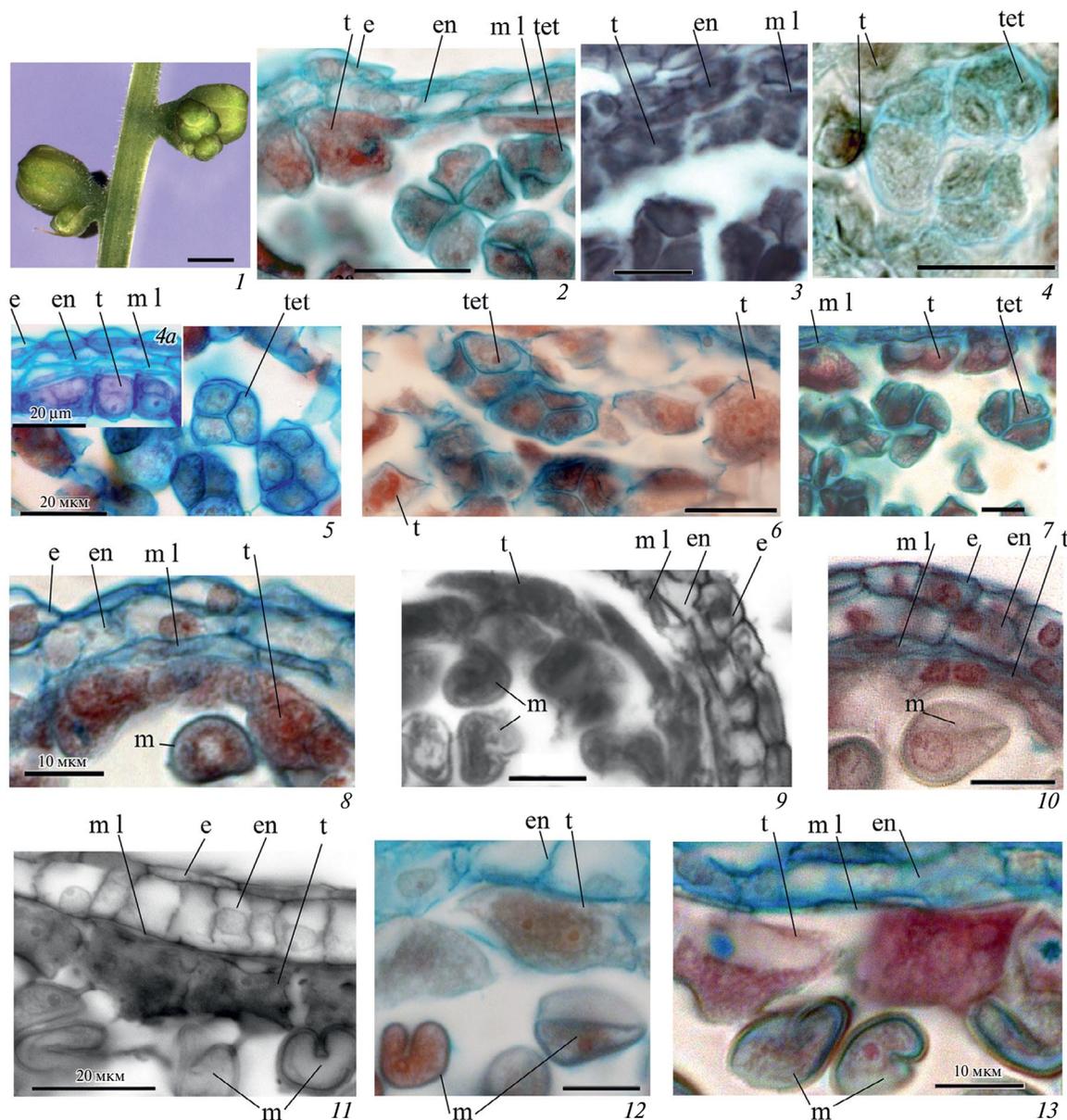


Рис. 2. Строение гнезд пыльников у видов *Dioscorea* на стадиях тетрад и слабо вакуолизованных микроспор: 1 – фрагмент соцветия *D. nipponica* на стадии бутонов; 2–7 – фрагменты гнезд на стадии тетрад; 8–13 – фрагменты гнезд на стадии слабо вакуолизованных микроспор.

2, 8 – *D. villosa*; 3, 9 – *D. tokoro*; 4, 10 – *D. nipponica*; 5, 11 – *D. deltoidea*; 6, 12 – *D. caucasica*; 7, 13 – *D. balcanica*; e – эпидермис, en – эндотеций, m – микроспора, ml – средний слой, t – тапетум, tet – тетрада.

Масштабная линейка: 1 – 1 мм; 2, 4, 6 – 20 мкм; 3, 7, 9, 10, 12 – 10 мкм.

Fig. 2. The structure of anther locules in *Dioscorea* species at the stages of tetrads and weakly vacuolated microspores: 1 – fragment of *D. nipponica* inflorescence at the stage of budding; 2–7 – fragments of locules at the stage of tetrads; 8–13 – fragments of locules at the stage of weakly vacuolated microspores.

2, 8 – *D. villosa*; 3, 9 – *D. tokoro*; 4, 10 – *D. nipponica*; 5, 11 – *D. deltoidea*; 6, 12 – *D. caucasica*; 7, 13 – *D. balcanica*; e – epidermis, en – endothecium, m – microspore, ml – middle layer, t – tapetum, tet – tetrad.

Scale bars: 1 – 1 mm; 2, 4, 6 – 20 μm; 3, 7, 9, 10, 12 – 10 μm.

ся в сторону от борозды, поскольку в микроспоре формируется сеть небольших вакуолей — стадия слабо вакуолизированной микроспоры (рис. 2, 8–13). В оболочке микроспоры начинают выделяться два тонких слоя: светлый наружный слой — первичная экзина, и тонкий полисахаридный внутренний слой — интина с характерным голубым окрашиванием алциановым синим, что наиболее отчетливо выявляется у *D. balcanica*.

В стенке гнезда пыльника, а именно в клетках эпидермиса и эндотеция, особых изменений не наблюдается, кроме *D. deltoidea* и *D. caucasica*, у которых клетки эндотеция становятся более крупными. Средний слой совсем истончается, но еще присутствует в гнезде у всех видов. Тапетум крупный, с плотной цитоплазмой, у *D. deltoidea*, *D. caucasica* и *D. balcanica* в нем уже имеются вакуоли, количество и объем которых возрастает, особенно у *D. balcanica* (рис. 2, 8–13).

Набухание бутонов с последующим их раскрытием (рис. 3, 1) свидетельствует о появлении в пыльниках 2-клеточных пыльцевых зерен. Митотическому делению в микроспоре предшествует процесс значительного увеличения ее размеров за счет роста вакуоли — стадия сильно вакуолизированной микроспоры (рис. 3, 2–14). Мелкие вакуоли, находящиеся в протопласте микроспоры, начинают сливаться в одну крупную центральную вакуоль, размер которой постепенно увеличивается, пока она не займет больше половины объема клетки, при этом ядро с частью цитоплазмы концентрируются на максимальном удалении от борозды. Цитоплазма расположена вдоль стенки тонким слоем. Поскольку объем вакуоли возрастает, то вогнутая внутрь борозда, проходящая вдоль всей микроспоры овальной формы и буквально разделяющая ее на две половинки (рис. 3, 8, 9), сначала выпрямляется под давлением вакуоли, а затем начинает раскрываться навстречу клеткам тапетума, к которым она при смыкает (рис. 3, 2–7, 10–12). В районе апертуры свободным от экзины оказывается образованный ранее слой интины, который начинает накапливать вещества (полисахариды), поступающие из тапетума. Это проявляется в возникновении на этом месте четкого синего пятна как результат окраски алциановым синим (рис. 3, 13). Одновременно с этим происходит увеличение объема микроспоры за счет синтеза цитоплазмы, при этом микроспора принимает округлую форму. Во время этого одна крупная вакуоль разбивается на

несколько более мелких вакуолей, объем каждой из которых постепенно сокращается. Одновременно с этим происходит усиление полисахаридного слоя в районе апертуры, развитие интины (рис. 3, 14) и утолщение экзины.

В стенке пыльника также отмечаются определенные изменения: эпидермис становится более выпуклым, рельефным, клетки эндотеция также становятся более широкими, но пока сохраняют ядра у всех видов кроме *D. balcanica*, у которой в отдельных клетках появляются фиброзные утолщения. Средний слой отсутствует. Клетки тапетума сжимаются, принимают деструктивный вид, но пока присутствуют у видов *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica* и *D. deltoidea*. У *D. caucasica* и *D. balcanica* клетки тапетума подверглись почти окончательной деструкции и в гнезде присутствуют лишь их остатки (см. рис. 3, 2–7).

Митотическое деление ядра микроспоры происходит на максимальном удалении от апертуры. В результате деления ядра и последующего цитокинеза образуются две клетки разных размеров: меньшая — генеративная, и большая — вегетативная. Образуется 2-клеточное пыльцевое зерно (рис. 3, 15). Генеративная клетка линзовидной формы, в ней имеется ядро с одним ядрышком, которое по размеру меньше ядра вегетативной клетки. Вокруг ядра имеется небольшой слой цитоплазмы. Генеративная клетка одной стороной плотно прилегает к оболочке пыльцевого зерна и расположена на максимальном удалении от апертуры. Вегетативная клетка округлая, с более крупным ядром, занимает большую часть объема пыльцевого зерна. Обе клетки с плотной цитоплазмой без вакуолей, за исключением *D. villosa*, у которой небольшие вакуоли еще сохраняются в вегетативной клетке, отделены друг от друга тонкой оболочкой. У *D. caucasica* и *D. balcanica* на данной стадии отмечается появление запасных веществ в цитоплазме вегетативной клетки, особенно в области апертуры, а также усиливается полисахаридный слой.

В стенке пыльника изменения касаются только видов *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica* и *D. deltoidea*, у которых клетки тапетума к данной стадии подверглись окончательной деструкции и в гнезде присутствуют их лизированные остатки.

Пыльцевые зерна, по-прежнему примыкающие областью апертуры к тому, что раньше было

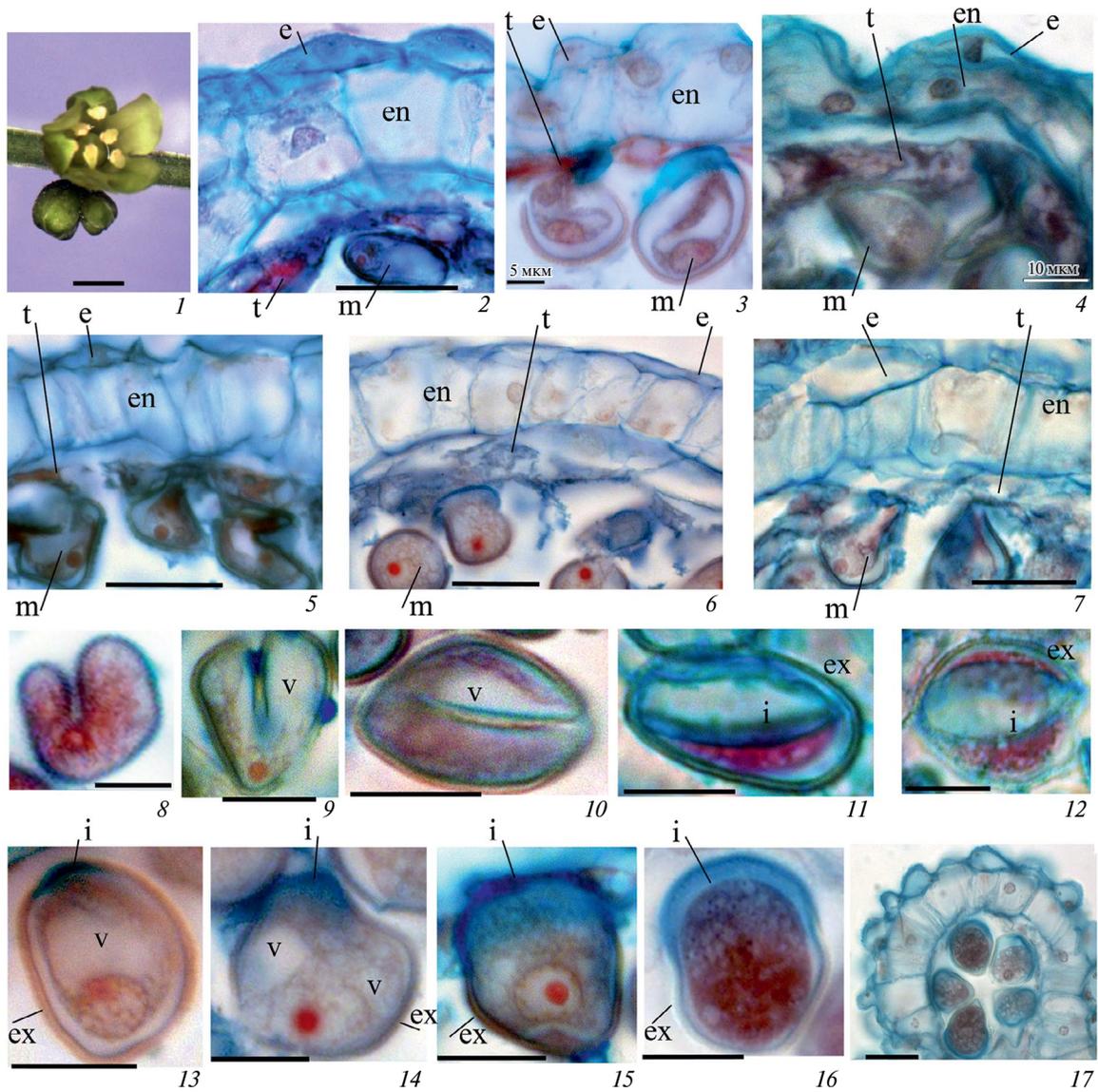


Рис. 3. Строение гнезд пыльников у видов *Dioscorea* на стадии сильно вакуолизованных микроспор. Последовательные стадии развития микроспоры и пыльцевого зерна: 1 – фрагмент соцветия *D. nipponica* на стадии раскрытия бутонов; 2–7 – фрагменты гнезд на стадии сильно вакуолизованных микроспор; 8–14 – последовательные стадии развития микроспоры и пыльцевого зерна (8 – невакуолизованная микроспора сразу после распада тетрады; 9, 10 – слабо вакуолизованная микроспора; 11–14 – сильно вакуолизованная микроспора); 15, 16 – стадии развития 2-клеточного пыльцевого зерна; 17 – гнездо зрелого пыльника с пыльцевыми зёрнами, демонстрирующее расположение пыльцевых зёрен. 2, 15 – *D. villosa*; 3, 13 – *D. tokoro*; 4, 16, 17 – *D. nipponica*; 5, 9, 11, 12 – *D. deltoidea*; 6, 8, 14 – *D. caucasica*; 7, 10 – *D. balcanica*; e – эпидермис, en – эндотеций, ex – экзина, i – интина, m – микроспора, t – тапетум, v – вакуоль. Масштабная линейка: 1 – 1 мм; 2, 5–7, 17 – 20 мкм; 8 – 5 мкм; 9–16 – 10 мкм.

Fig. 3. The structure of anther locules in *Dioscorea* species at the stage of highly vacuolated microspores. Successive stages of microspore and pollen grain development: 1 – fragment of *D. nipponica* inflorescence at the stage of bud opening; 2–7 – fragments of locules at the stage of highly vacuolated microspores; 8–14 – successive stages of microspore development (8 – non-vacuolated microspore immediately after the tetrad disintegration, 9, 10 – weakly vacuolated microspores, 11–14 – highly vacuolated microspores); 15, 16 – stages of development of 2-celled pollen grain; 17 – a locule of mature anther with pollen grains, showing the arrangement of pollen grains. 2, 15 – *D. villosa*; 3, 13 – *D. tokoro*; 4, 16, 17 – *D. nipponica*; 5, 9, 11, 12 – *D. deltoidea*; 6, 8, 14 – *D. caucasica*; 7, 10 – *D. balcanica*; e – epidermis, en – endothecium, ex – exine, i – intine, m – microspore, t – tapetum, v – vacuole.

Scale bars: 1 – 1 mm; 2, 5–7, 17 – 20 μm; 8 – 5 μm; 9–16 – 10 μm.

клетками тапетума — к их остаткам и, вероятно, продолжающие поглощать эти остатки (рис. 3, 16, 17), начинают накапливать запасные вещества у всех остальных видов. Генеративная клетка отделяется от оболочки зерна и перемещается в цитоплазму вегетативной клетки. Продолжающееся поступление веществ в пыльцевое зерно через район апертуры приводит к образованию второго слоя интины, покрывающего мощный первый слой, свободный от экзины, при этом сама зона экзины оказывается значительно сдвинутой в противоположную сторону и образует небольшие загибы, более отчетливо заметные у *D. deltoidea*.

На стадии полного раскрытия цветка в пыльниках уже находятся зрелые пыльцевые зерна (рис. 3, 16, 17; рис. 4, 1). Зрелое пыльцевое зерно

но округлое, двуклеточное. Вегетативная клетка крупная, ее цитоплазма содержит запасные питательные вещества. Генеративная клетка меньших размеров, с более мелким ядром, расположена внутри вегетативной клетки, вблизи ядра последней. Оболочка пыльцевого зерна состоит из экзины и интины, причем экзина покрывает лишь часть зерна, не доходя до района апертуры. В районе апертуры пыльцевое зерно покрыто двуслойной интиной, нижней более толстой, и верхней более тонкой.

Стенка зрелого пыльника представлена эпидермисом и эндотецием. Эпидермис пыльника становится высокоспециализированной покровной тканью, эндотеций представлен крупными клетками с фиброзными утолщениями (рис. 4, 2–7).

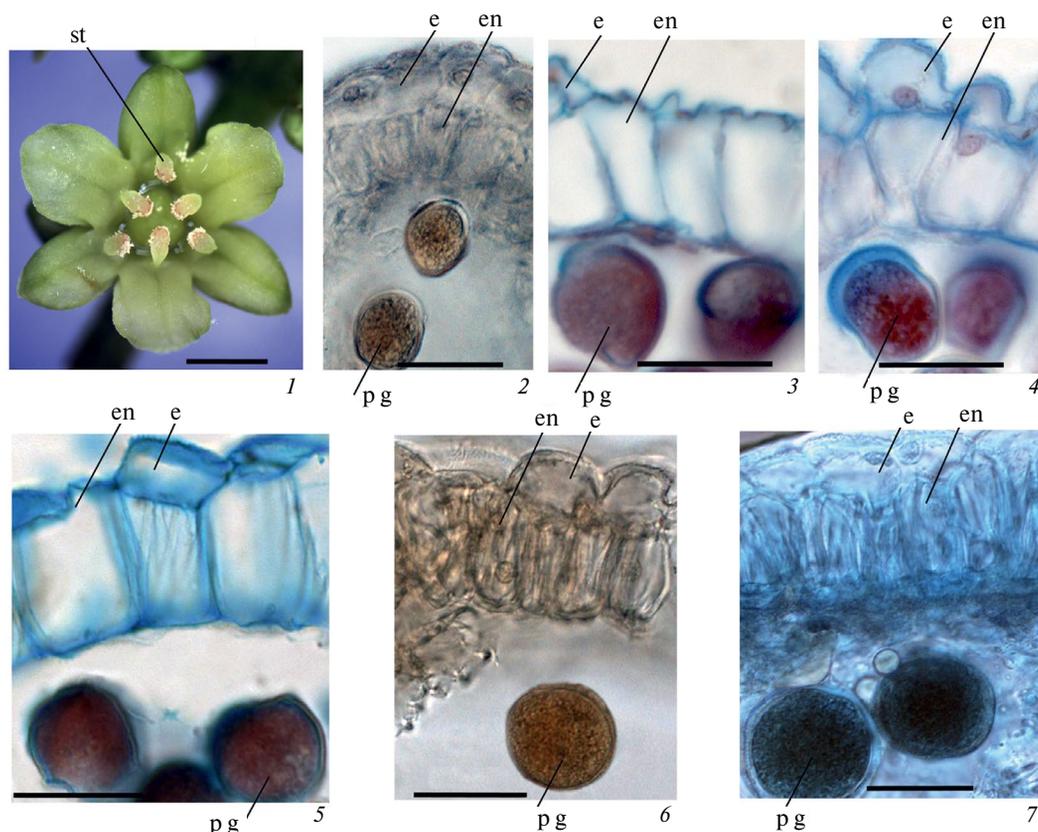


Рис. 4. Строение гнезд зрелых пыльников у видов *Dioscorea* с пыльцевыми зёрнами: 1 — цветок *D. nipponica*; 2–7 — фрагменты гнезд зрелого пыльника.

2 — *D. villosa*; 3 — *D. tokoro*; 4 — *D. nipponica*; 5 — *D. deltoidea*; 6 — *D. caucasica*; 7 — *D. balcanica*; e — эпидермис, en — эндотеций, pg — пыльцевое зерно, st — тычинка.

Масштабная линейка: 1 — 1 мм; 2, 6 — 25 мкм; 3 — 10 мкм; 4, 5, 7 — 20 мкм.

Fig. 4. The structure of locules of mature anthers in *Dioscorea* species with pollen grains: 1 — flower of *D. nipponica*; 2 — 7 — fragments of locules of mature anther.

2 — *D. villosa*; 3 — *D. tokoro*; 4 — *D. nipponica*; 5 — *D. deltoidea*; 6 — *D. caucasica*; 7 — *D. balcanica*; e — epidermis, en — endothecium, pg — pollen grain, st — stamen.

Scale: bars 1 — 1 mm; 2, 6 — 25 μm; 3 — 10 μm; 4, 5, 7 — 20 μm.

Вскрытие тек пыльников происходит продольными щелями.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведено сравнительное исследование развития стенки гнезда пыльника со стадии спорогенных клеток, микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна у шести видов *Dioscorea* из секции *Stenophora*: *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica*, *D. balcanica*. Развитие в целом протекает сходно, выявлен ряд общих признаков для всех изученных видов, таких как строение сформированной стенки пыльника на стадии спорогенных клеток, состоящей из четырех слоев: эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и тапетума; существование среднего слоя до стадии слабо вакуолизированной микроспоры; строение зрелой стенки перед вскрытием пыльника, состоящей из эпидермиса и эндотеция; симультанный тип микроспорогенеза; формирование 2-клеточных пыльцевых зерен с хорошо развитой экзиной и 2-слойной интиной. Результаты по микроспорогенезу согласуются с имеющимися литературными данными (Yurtsev, Yurtseva, 1973, 1982; Caddick et al., 1998).

Наряду с общими чертами, выявлен и ряд особенностей. У видов *D. caucasica*, *D. balcanica*, *D. nipponica* и *D. deltoidea* ядра в клетках тапетума начинают делиться до мейоза, при этом у *D. caucasica* и *D. balcanica* деления продолжаются и во время мейоза, а у *D. villosa* и *D. tokoro* только начинаются во время мейоза. Так, ранее начало специализации клеток тапетума у *D. caucasica* и *D. balcanica* с образованием полиплоидных 3–4-ядерных клеток к стадии тетрад и появление в них признаков деструкции уже к началу распада тетрад свидетельствуют об их коротком периоде функционирования (до стадии сильно вакуолизированной микроспоры). У других видов — *D. nipponica* и *D. deltoidea*, наоборот, выявлено более длительное функционирование 2-ядерных клеток тапетума до стадии деления в пыльцевом зерне. У *D. villosa* и *D. tokoro* так же, как и у *D. caucasica* и *D. balcanica* период функционирования короткий, при этом начало деления сдвинуто на стадию мейоза, а деструкция клеток — на стадию деления в пыльцевом зерне.

Интересно, что ситуация с ускоренными темпами развития и сроками функционирования тапетума как питательной ткани и элемента стен-

ки пыльника в тычиночной цветке гармонирует с женской сферой у *D. caucasica* и *D. balcanica*. Ранее было показано (Vinogradova et al., 2022), что у этих видов развивается тетраспорический зародышевый мешок, при этом время существования париетальной ткани укорочено. Она разрушается раньше — во время мейоза, чем у видов с моноспорическим зародышевым мешком (который присутствует у ряда других видов, париетальная ткань там функционирует до стадии 2–4-ядерного зародышевого мешка).

Ускоренные темпы развития тапетума у *D. caucasica* и *D. balcanica*, более короткое время его существования и быстрая деструкция клеток к стадии сильно вакуолизированной микроспоры коррелируют с более ранним созреванием пыльцевых зерен у данных видов. У них появление запасных веществ в пыльцевом зерне отмечается сразу после митотического деления ядра, тогда как у остальных видов это происходит только с началом перемещения генеративной клетки внутри вегетативной. Кроме того, быстрая деструкция клеток тапетума у *D. balcanica* коррелирует также с началом формирования фиброзных утолщений в клетках эндотеция. Зависимость начала специализации эндотеция от тапетума была описана, например, у некоторых видов *Euphorbiaceae* (Anisimova, 2019; Shamrov et al., 2019). Таким образом, выявленные морфогенетические корреляции в развитии пыльника у видов *D. caucasica* и *D. balcanica* позволяют четко отделить эти два вида от остальных четырех, имея ввиду темпы созревания структур стенки пыльника и пыльцевых зерен.

У изученных видов *Dioscorea* из секции *Stenophora* пыльцевые зерна однобороздные, что согласуется с литературными данными (Schols et al., 2003, 2005). Единственная борозда закладывается на наружной стороне микроспоры в тетрадах перед самым их распадом. Установлено, что борозда под давлением растущей вакуоли постепенно раскрывается, при этом вакуоль, не переставая расти, частично выталкивает наружу содержимое зерна, покрытое двойной интиной в районе апертуры. При этом границы апертуры становятся неочевидными. Сам процесс вакуолизации микроспор у изученных видов одноразовый, синтез цитоплазмы способствует раздроблению вакуоли на несколько более мелких, объем каждой из которых постепенно сокращается, пока они не ис-

чезнут совсем к стадии 2-клеточного пыльцевого зерна. Но есть исключение: у *D. villosa* вакуоли на этой стадии еще пока сохраняются как остатки прежних вакуолей. Есть данные, что у некоторых растений — *Lycopersicum peruvianum* и *Prunus avium* — происходят не одно, а два события вакуолизации в пыльцевом зерне, первое — на стадии микроспоры, и второе — на двухклеточной стадии (в незрелом зерне) (Firon et al., 2012). Вероятно, это связано с необходимостью контроля объема зерна и процессов обмена веществ.

Изученные процессы развития показали, что морфолого-анатомическое разнообразие различных признаков, присущее видам секции в женской сфере (Prain, Burkill, 1936; Burkill, 1960; Petrova, Safina, 1985; Titova, Torshilova, 2015; Vinogradova et al., 2022), а также частично в мужской сфере (Chung, Chung, 2015; Vinogradova et al., 2022), в основном, не распространяется на конфигурацию структур гнезда пыльника, за исключением тапетума, микроспор и пыльцевых зерен, что показано на примере шести видов секции *Stenophora* (*D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica*, *D. balcanica*). Поскольку процессы развития у видов протекают более или менее сходно, разнообразие касается лишь частных особенностей строения структур и времени их функционирования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ развития пыльника и пыльцевого зерна у шести видов рода *Dioscorea* из секции *Stenophora* (*D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica*, *D. balcanica*) позволил выявить различие видов по ряду признаков: строение тапетума, период функционирования тапетума, сроки появления запасных веществ в пыльцевом зерне. На основании этих признаков изученные виды подразделяются на две группы: 1) *D. caucasica* и *D. balcanica* с более ранним (до мейоза микроспороцитов) началом развития крупных 3–4-ядерных клеток тапетума и более коротким периодом их функционирования (до стадии сильно вакуолизированной микроспоры), а также более ранними сроками начала накопления запасных веществ в пыльцевом зерне — на момент завершения митотического деления ядра; 2) *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea* с 2-ядерными клетками тапетума, коротким (*D. villosa*, *D. tokoro*) и длинным (*D. nip-*

ponica, *D. deltoidea*) периодом его функционирования, и более поздним началом накопления запасных веществ в пыльцевом зерне — на момент перемещения генеративной клетки внутри вегетативной. Также выявлены общие для всех изученных видов признаки: строение сформированной и зрелой стенок пыльника, симультанный тип микроспорогенеза, тетраэдральный тип тетрад. У *D. villosa*, *D. nipponica* и *D. deltoidea* выявлен также изобилатеральный тип тетрады. Пыльцевые зерна однобороздные, 2-клеточные, с хорошо развитой экзиной и 2-слойной интиной в области открытой апертуры.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа проведена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 124013100862-0 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, регуляция морфо-процессов *in vivo* и *in vitro*”.

Автор выражает благодарность с.н.с. Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН Г.Ю. Виноградовой за ценные советы в написании статьи, а также ботаникам кафедры Высших растений Московского университета им. М.В. Ломоносова проф. Д.Д. Соколову, ст. преподавателю М.В. Ремизовой и К. Кондо за предоставленный материал для исследований вида *D. tokoro*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2019. Строение и развитие пыльника некоторых видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae). — Бот. журн. 104(2): 3–22. <https://doi.org/10.1134/S0006813619020017>
- Asiedu R., Sartie A. 2010. Crops that feed the World 1. Yams. — Food Security. 2: 305–315. <https://doi.org/10.1007/s12571-010-0085-0>
- Burkill I.H. 1960. The organography and the evolution of the Dioscoreaceae, the family of the yams. — Bot. J. Linn. Soc. 56: 319–412. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1960.tb02508.x>
- Caddick L.R., Furness C.A., Stobart K.L., Rudall P.J. 1998. Microsporogenesis and pollen morphology in Dioscoreales and allied taxa. — Grana. 37: 321–336.
- Chung D.H., Chung G.Y. 2015. A taxonomic study of the genus *Dioscorea* L. (Dioscoreaceae) in Korea based

- on morphological characters. *Korean J. Pl. – Taxon* 45: 380–390.
<https://doi.org/10.11110/kjpt.2015.45.4.380>
- Couto R.S., Martins A.C., Bolson M., Lopes R.C., Smidt E.C., Braga J.M.A. 2018. Time calibrated tree of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) indicates four origins of yams in the Neotropics since the Eocene. – *Bot. J. Linn. Soc.* 188: 144–160.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy052>
- Firon N., Nepi M., Pacini E. 2012. Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning. – *Annals of Botany*. 109: 1201–1213.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcs070>
- Hsu K.M., Tsai J.L., Chen M.Y., Ku H.M., Liu S.C. 2013. Molecular phylogeny of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) in East and Southeast Asia. – *Blumea*. 58: 21–27.
<https://doi.org/10.3767/000651913X669022>
- Govaerts R., Wilkin P., Saunders R.M.K. 2007. World checklist of Dioscoreales, yams and their allies. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- [Kamelina] Камелина О.П. 1994. Новый подход к классификации типов тапетума. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Генеративные органы цветка. СПб. С. 56–60.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2000. Эмбриологические признаки в филогенетической систематике цветковых растений. – *Бот. журн.* 85(7): 22–33.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений Т. 1. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- Kawabe A., Myiashita N.T., Terauchi R. 1997. Phylogenetic relationship among the section *Stenophora* in the genus *Dioscorea* based on the analysis of nucleotide sequence variation in the phosphoglucose isomerase (Pgi) locus. – *Genes genet syst.* 72: 253–262.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 885 с.
- Liu X.T., Wang Z.Z., Xiao W., Zhao H.W., Hu J., Yu B. 2008. Cholestane and spirostane glycosides from the rhizomes of *Dioscorea septemloba*. – *Phytochemistry*. 69: 1411–1418.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.12.014>
- Mignouna H.D., Abang M.M., Asiedu R. 2007. Yams. – In: Kole C(ed) *Genome mapping and molecular breeding in plants*. Vol. 3. Pulses, sugar and tuber crops. Springer, Heidelberg. P. 271–296.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. М. 255 с.
- [Petrova, Safina] Петрова Л.Р., Сафина Л.К. 1985. Семейство Dioscoreaceae. Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные. Л. С. 133–135.
- [Poddubnaya-Arnoldi] Поддубная-Арнольди В.А. 1982. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам. М. С. 352.
- Prain D., Burkill I.H. 1936. An account of the genus *Dioscorea* in the East. Part 1: The species which twine to the left. – *Ann Roy Bot Gard. Calcutta*. 14: 1–210.
- Price E.J., Wilkin P., Sarasan V., Fraser P.D. 2016. Metabolite profiling of *Dioscorea* (yam) species reveals underutilized biodiversity and renewable sources for high-value compounds. – *Sci. Rep.* 6: 29136.
<https://doi.org/10.1038/srep29136>
- Rao A.W. 1953. Embryology of *Dioscorea oppositifolia* L. – *Phytomorphology*. 3(1, 2): 121–126.
- Schols P., Furness C.A., Wilkin P., Smets E., Cielen V., Huysmans S. 2003. Pollen morphology of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) and its relation to systematics. – *Bot. J. Linn. Soc.* 43: 375–390.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2003.00227.x>
- Schols P., Wilkin P., Furness C.A., Huysmans S., Smets E. 2005. Pollen evolution in yams (*Dioscorea*: Dioscoreaceae). – *Syst. Bot.* 30: 750–758.
- Shah H.J., Lele S.S. 2012. *In vitro* propagation of *Dioscorea alata* var. *purpurea*. – *Appl. Biochem. Biotechnol.* 167: 1811–1817.
<https://doi.org/10.1007/s12010-012-9658-z>
- [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>
- [Titova, Torshilova] Титова Г.Е., Торшилова А.А. 2015. К вопросу об эволюции морфологического типа семени у видов секции *Stenophora* рода *Dioscorea* (Dioscoreaceae). – *Бот. журн.* 100: 761–786.
<https://doi.org/10.1134/s0006813615080013>
- [Torshilova, Batygina] Торшилова А.А., Батыгина Т.Б. 2005. Развитие стенки пыльника тычиночного цветка *Dioscorea nipponica* (Dioscoreaceae). – *Бот. журн.* 90(8): 1208–1215.
- Vinogradova G., Torshilova A., Machs E. 2022. Flower morphology and phylogenetic analysis of some *Dioscorea* species of the section *Stenophora* (Dioscoreaceae). – *Plant. Syst. Evol.* 308: 42.
<https://doi.org/10.1007/s00606-022-01834-y>
- Wilkin P., Schols P., Chase M.W., Chayamarit K., Furness C.A., Huysmans S., Rakotonasolo F., Smets E., Thapayai C. 2005. A plastid gene phylogeny of the Yam genus, *Dioscorea*: roots, fruits and Madagascar. – *Systematic Botany*. 30(4): 736–749.
- [Yurtsev, Yurtseva] Юрцев В.Н., Юрцева Н.С. 1973. Цитозембриологическое изучение диоскорей кавказской (*Dioscorea caucasica* Lipsky). – *Доклады ТСХА*. 195: 187–195.
- [Yurtsev, Yurtseva] Юрцев В.Н., Юрцева Н.С. 1982. Цитозембриологические особенности диоскорей балканской. – *Биология, селекция и семеноводство лекарственных культур*. С. 31–33.

COMPARATIVE STUDY OF THE DEVELOPMENT OF ANTHER AND POLLEN GRAIN IN SOME *DIOSCOREA* SPECIES, SECTION STENOPHORA (DIOSCOREACEAE)

A. A. Torshilova^{1, *}

¹Komarov Botanical Institute of RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

*e-mail: altorsh62@mail.ru

A comparative analysis of the development of anther and pollen grain in 6 species of the genus *Dioscorea* L. from the section *Stenophora* Uline (*D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica*, *D. balcanica*) revealed common and individual characteristics in the species. It is shown that the species are characterized by the simultaneous microsporogenesis, and the tetrahedral tetrads. In *D. villosa*, *D. nipponica* and *D. deltoidea* the isobilateral type of tetrads was also found. The structure of the formed and mature anther walls is similar among the species. Based on the aggregate of individual structural features and duration of the tapetum functioning, the time of appearance of reserve substances in the pollen grain, the studied species are subdivided into 2 groups: 1) *D. caucasica*, and *D. balcanica* with an earlier (before meiosis of microsporocytes) start of the development of large 3–4-nucleated tapetum cells and a shorter period of their functioning (up to the stage of a highly vacuolated microspore), as well as with an earlier time of accumulation of reserve substances in the pollen grain, namely at the time of completion of mitotic division of the nucleus; 2) *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, and *D. deltoidea* with 2-nucleated tapetum cells, short (*D. villosa*, *D. tokoro*) and long (*D. nipponica*, *D. deltoidea*) periods of its functioning, and with a later onset of accumulation of reserve substances in the pollen grain – at the time of movement of the generative cell inside the vegetative one. Pollen grains in all the species are monosulcate, 2-celled, with a well-developed exine and 2-layer intine in the area of the open aperture.

Keywords: *Dioscorea*, anther, tapetum, pollen grain, section *Stenophora*, Dioscoreaceae

ACKNOWLEDGEMENTS

The author expresses her gratitude to the senior researcher of the Laboratory of Embryology and Reproductive Biology of the Komarov Botanical Institute RAS G.Yu. Vinogradova for valuable advice when writing the article, as well as to the botanists of the Department of Higher Plants of Lomonosov Moscow State University: Prof. D.D. Sokolov, Senior Lecturer M.V. Remizova, and K. Kondo for providing material for research on *D. tokoro*.

REFERENCES

- Anisimova G.M. 2019. Anther structure and development in some species of subgenera *Esula* of genera *Euphorbia* (Euphorbiaceae). – Bot. Zhurn. 104(2): 3–22 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619020017>
- Asiedu R., Sartie A. 2010. Crops that feed the World 1. Yams. – Food Security. 2: 305–315. <https://doi.org/10.1007/s12571-010-0085-0>
- Burkill I.H. 1960. The organography and the evolution of the Dioscoreaceae, the family of the yams. – Bot. J. Linn. Soc. 56: 319–412. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1960.tb02508.x>
- Caddick L.R., Furness C.A., Stobart K.L., Rudall P.J. 1998. Microsporogenesis and pollen morphology in Dioscoreales and allied taxa. – Grana. 37: 321–336.
- Chung D.H., Chung G.Y. 2015. A taxonomic study of the genus *Dioscorea* L. (Dioscoreaceae) in Korea based on morphological characters. Korean J. Pl. – Taxon. 45: 380–390. <https://doi.org/10.11110/kjpt.2015.45.4.380>
- Couto R.S., Martins A.C., Bolson M., Lopes R.C., Smidt E.C., Braga J.M.A. 2018. Time calibrated tree of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) indicates four origins of yams in the Neotropics since the Eocene. – Bot. J. Linn. Soc. 188: 144–160. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy052>
- Firon N., Nepi M., Pacini E. 2012. Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning. – Annals of Botany. 109: 1201–1213. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs070>
- Hsu K.M., Tsai J.L., Chen M.Y., Ku H.M., Liu S.C. 2013. Molecular phylogeny of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) in East and Southeast Asia. – Blumea. 58: 21–27. <https://doi.org/10.3767/000651913X669022>
- Govaerts R., Wilkin P., Saunders R.M.K. 2007. World checklist of Dioscoreales, yams and their allies. – Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Kawabe A., Myiashita N.T., Terauchi R. 1997. Phylogenetic

- ic relationship among the section *Stenophora* in the genus *Dioscorea* based on the analysis of nucleotid sequence variation in the phosphoglucose isomerase (Pgi) locus. — *Genes. Genet. Syst.* 72: 253–262.
- Kamelina O.P. 1994. A new approach to the classification of tapetum types. *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower.* St. Petersburg. P. 56–60 (In Russ.).
- Kamelina O.P. 2000. Embryological features in phylogenetic systematics of flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 85: 22–33 (In Russ.).
- Kamelina O.P. 2009. *Systematicheskaya embriologiya tsvetkovykh rasteny [Systematic embryology of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons].* — Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rastenia i griby). 2008. Moscow. 885 p. (In Russ.).
- Liu X.T., Wang Z.Z., Xiao W., Zhao H.W., Hu J., Yu B. 2008. Cholestane and spirostane glycosides from the rhizomes of *Dioscorea septemloba*. — *Phytochemistry.* 69: 1411–1418.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.12.014>
- Mignouna H.D., Abang M.M., Asiedu R. 2007. Yams. — In: Kole C(ed) *Genome mapping and molecular breeding in plants. Vol. 3. Pulses, sugar and tuber crops.* Springer, Heidelberg. P. 271–296.
- Pausheva Z.P. 1980. *Practicum po zitologii rastenii [Workshop on plant cytology].* Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Petrova L.R., Safina L.K. 1985. Semeystvo Dioscoreaceae [Family Dioscoreaceae] — In: *Sravnitel'naya anatomiya semian. [Comparative anatomy of seeds] Vol. 1. Monocots.* Leningrad. P. 133–135 (In Russ.).
- Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1982. Hkarakteristika semeystv pokrytosemennikh rasteniy po tsitoembriologicheskim prznakam. [Characteristics of families of angiosperms based on cytoembryological characteristics]. Moscow. 352 p. (In Russ.).
- Prain D., Burkill I.H. 1936. An account of the genus *Dioscorea* in the East. Part 1: The species which twine to the left. — *Ann. Roy. Bot. Gard. Calcutta.* 14: 1–210.
- Price E.J., Wilkin P., Sarasan V., Fraser P.D. 2016. Metabolite profiling of *Dioscorea* (yam) species reveals underutilized biodiversity and renewable sources for high-value compounds. — *Sci. Rep.* 6: 29136.
<https://doi.org/10.1038/srep29136>
- Rao A.W. 1953. Embryology of *Dioscorea oppositifolia* L. — *Phytomorphology.* 3(1, 2): 121–126.
- 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>
- Schols P., Furness C.A., Wilkin P., Smets E., Cielen V., Huysmans S. 2003. Pollen morphology of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) and its relation to systematics. — *Bot. J. Linn. Soc.* 43: 375–390.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2003.00227.x>
- Schols P., Wilkin P., Furness C.A., Huysmans S., Smets E. 2005. Pollen evolution in yams (*Dioscorea*: Dioscoreaceae). — *Syst. Bot.* 30: 750–758.
- Shah H.J., Lele S.S. 2012. *In vitro* propagation of *Dioscorea alata* var. *purpurea*. — *Appl. Biochem. Biotechnol.* 167: 1811–1817.
<https://doi.org/10.1007/s12010-012-9658-z>
- Titova G.E., Torshilova A.A. 2015. To the evolution of seed morphological type in the *Dioscorea* section *Stenophora* (Dioscoreaceae). — *Bot. Zhurn.* 100: 761–786 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/s0006813615080013>
- Torshilova A.A., Batygina T.B. 2005. The development of male flower anther wall in *Dioscorea nipponica* (Dioscoreaceae). — *Bot. Zhurn.* 90(8): 1208–1215 (In Russ.).
- Vinogradova G., Torshilova A., Machs E. 2022. Flower morphology and phylogenetic analysis of some *Dioscorea* species of the section *Stenophora* (Dioscoreaceae). — *Plant. Syst. Evol.* 308: 42.
<https://doi.org/10.1007/s00606-022-01834-y>
- Wilkin P., Schols P., Chase M.W., Chayamarit K., Furness C.A., Huysmans S., Rakotonasolo F., Smets E., Thapayai C. 2005. A plastid gene phylogeny of the Yam genus, *Dioscorea*: roots, fruits and Madagascar. — *Systematic Botany.* 30(4): 736–749.
- Yurtsev V.N., Yurtseva N.S. 1973. Tsitoembriologicheskoe izuchenie dioskorei kavkazskoy (*Dioscorea caucasica* Lipsky) [Cytoembryological study of *Dioscorea caucasica* Lipsky]. — *Doclady TSHA.* 195: 187–195 (In Russ.).
- Yurtsev V.N., Yurtseva N.S. 1982. Tsitoembriologicheskie osobennosti dioskorei balkanskoy [Cytoembryological peculiarities of *Dioscorea balcanica*]. — *Biologia, seleksia i semenovodstvo lekarstvennykh kultur.* Moscow. P. 31–33 (In Russ.).