

УДК 581.3: 635.052  
DOI: 10.36305/0513-1634-2023-146-96-102

## НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ЭМБРИОЛОГИИ ПРОЛЕСКИ ДВУЛИСТНОЙ (*SCILLA BIFOLIA L.*)

Светлана Васильевна Шевченко

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
«Ордена Трудового Красного знамени Никитский ботанический сад –  
Национальный научный центр РАН»,  
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, спуск Никитский, 52  
E-mail: shevchenko\_nbs@mail.ru

В работе представлены результаты изучения процессов формирования мужских и женских генеративных структур одного из видов семейства Asparagaceae - *Scilla bifolia* L. Показано, что стенка микроспорангия развивается по типу однодольных и сформированная состоит из эпидермы, эндотекии, среднего слоя, состоящего из двух слоев клеток, и тапетума. Спорогенная ткань представлена двумя-тремя рядами клеток, тетрады микроспор формируются сукцессивно. Пыльцевые зерна 2-клеточные. Гинецей состоит из одного пестика с верхней трехгнездной завязью. Семязачаток анатропный, крассинуцеллятный, битегмальный, медионуцеллятный, фуникулярный. Микропиле образовано внутренним интегументом, который, разрастаясь, в апикальной части образует оперкулум, а наружный интегумент формирует карункулу, или ариллоид. Зародышевый мешок 8-ядерный, 7-клеточный, синергиды с нигматным аппаратом, имеют небольшие клювовидные выросты. Яйцеклетка несколько округлая, удлиненная, с типичным расположением цитоплазмы, ядра и вакуоли. *Scilla bifolia* опыляется насекомыми, которых привлекает приятный аромат и яркий цвет околоцветника. Эндосperm гелобиальный. Плод – шаровидно-трехлопастная, трехгнездная коробочка с буроватыми семенами. Размножается семенами и вегетативно, тип прорастания семян подземный.

**Ключевые слова:** *Scilla bifolia*; мужские и женские генеративные структуры; пыльцевые зерна; зародышевый мешок; опыление; семяобразование

### Введение

Одной из важнейших проблем современности является проблема сохранения биоразнообразия, в том числе его растительного компонента. Особого внимания заслуживают редкие виды различных флор, которые при этом являются также декоративными или лекарственными растениями. К таким ценным растениям с полным основанием может быть отнесена пролеска - *Scilla bifolia* L., входящая в состав рода *Scilla* семейства Asparagaceae (Спаржевые), который, по данным The Plant List (2011), включает 83 вида. По данным А.В. Ены (2012), на территории бывшего СССР встречается 17 видов рода, в Крыму их 2 - *S. siberica* Haw. и *S. bifolia* L. В отличие от Луганской области, где *S. siberica* Haw. является обычным видом, в Крыму он встречается редко. *S. bifolia* довольно широко распространена в Горном Крыму под пологом лиственных лесов в формациях дуба пушистого, дуба скального, граба обыкновенного, бук восточного, среди кустарников и на открытых полянах [4]. Вид произрастает на равнинах, горных лугах Южной и Центральной Европы, Малой Азии и Африки, в Горном Крыму, в Предгорье, на яйлах, в светлых лиственных, иногда хвойных лесах, на полянах, предпочитая влажную почву. *S. bifolia* довольно хорошо адаптируется к местам произрастания, морозостойка, невосприимчива к заболеваниям, весьма привлекательна внешне. Встречается *S. bifolia* также и в Степном Крыму по балкам и оврагам среди кустарников, в искусственных лесополосах.

Ранее род *Scilla* включали в семейство Liliaceae (лилейные), иногда в семейство Hyacinthaceae (Гиациントовые), в настоящее время он включен в семейство Asparagaceae (Спаржевые). Научное название рода происходит от древнегреческого *Skilla* – от

прежнего ныне морского лука - *Urginea maritima*, который раньше был отнесен к данному роду. В медицине *S. bifolia* применяется в настоях от простуды и гриппа, в гомеопатии используется эссенция из свежего растения, как обладающая сердечным действием.

Несмотря на довольно широкое распространение вида в отдельных районах Горного Крыма, по данным Л.П. Мироновой (2015), численность некоторых популяций может достигать нескольких миллионов экземпляров, однако в целом ареал *S. bifolia* значительно сокращается, в связи с чем вид внесен в Красные книги Республики Крым [5] и города Севастополь [1]. В среднем, плотность разновозрастных особей в популяциях составляет до 300 штук на 1м<sup>2</sup>. Общее сокращение вида на территории Крыма обусловливает его дальнейшее изучение для выяснения причин снижения численности и определения возможностей оптимизации размножения вида.

### Объекты и методы исследования

*Scilla bifolia* L. – это невысокое (до 25 см высотой) многолетнее луковичное растение, произрастающее, в основном, под пологом лиственных лесов и цветущее ранней весной. Особенности цветения изучали по методическим рекомендациям В.Н. Голубева, Ю.С. Волокитина и А.Н. Пономарева (Пономарев, 1960; Голубев, Волокитин, 1986; Пономарев, Демьянова, 2000). Растительный материал для изучения особенностей эмбриологии фиксировали растворами Карнума и FAA. Для изучения генеративных структур готовили постоянные препараты по общепринятым методикам (Ромейс, 1954; Паушева, 1980; Шевченко, Ругузов, Ефремова, 1986). Парафиновые срезы готовили с помощью ротационного полуавтоматического микротома RMD-3000 (Россия). Окрашивали их метиловым зеленым и пиронином с подкраской алциановым синим (Шевченко, Чеботарь, 1992), а также гематоксилином по разработанной в БИНе методике (Жинкина, Воронова, 2000), тоже с подкраской алциановым синим. Анализ препаратов проводили с помощью микроскопа AxioScope A.1 (Carl Zeiss). Микрофотографии получены с помощью системы анализа изображения Axio CamERc 5s (Carl Zeiss).

### Результаты и обсуждение

*Scilla bifolia* – весенний эфемероид, отрастающий зимой и ранней весной, имеет луковицу яйцевидной или широкояйцевидной формы, коричневого цвета, не более 2,5 см в диаметре, покрытую черноватыми оболочками 2-4 годовых циклов развития [1,5]. Прикорневых листьев обычно 2, иногда 3. Листья 5-20 см длиной, линейной формы, к основанию суженные, на верхушке с четко выраженным колпачком, образуют розетку, до середины закрыты влагалищным листом (рис. 1).

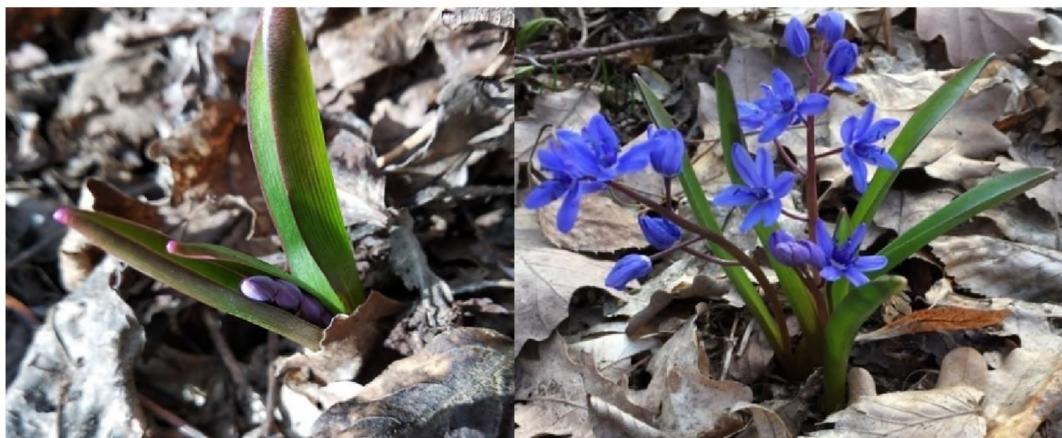


Рис. 1 Растения *Scilla bifolia* L. на разных стадиях развития

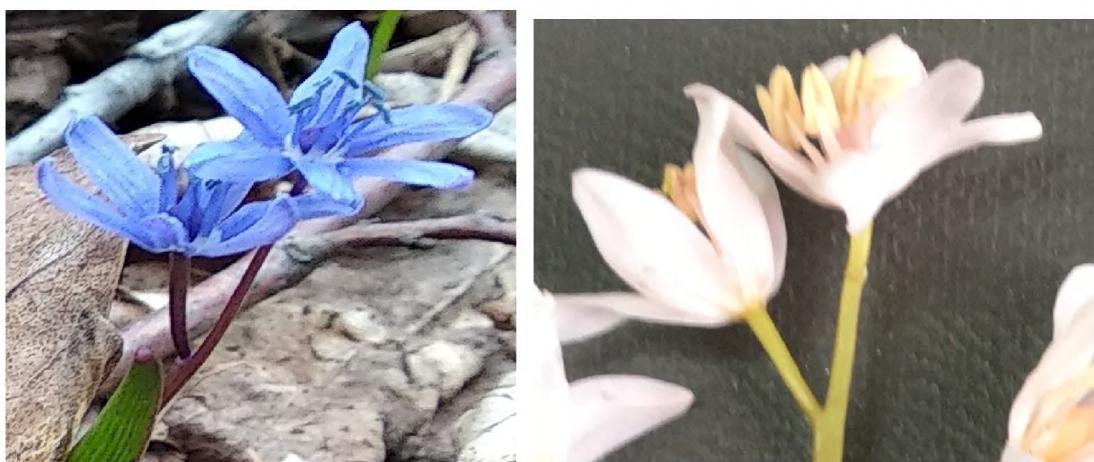
В условиях Горного Крыма начинает цвести *Scilla bifolia* в конце февраля, массовое цветение наблюдается в марте-апреле, цветение акропетальное. Цветоносы одиночные, в виде цилиндрических стрелок, длиннее листьев (до 30 см). Цветки актиноморфные, собраны в верхушечные рыхлые, кистевидные или щитковидные соцветия, в которых может быть от 1 до 10, иногда более, цветков (рис. 2).



**Рис. 2 Особи *Scilla bifolia* L. с насекомыми-опылителями**

Цветоножки нижних цветков значительно длиннее верхних. Околоцветник *S. bifolia* простой, распространенный, состоит из шести свободных, продолговато-яйцевидных, сиреневато-голубых, пурпуровых, изредка белых, долей, до 1 см длиной. Очень редко встречаются растения с розовыми или белыми цветками. Прицветники отсутствуют. Часто цветоножки и верхняя часть стеблей окрашены в пурпурно-фиолетовый цвет. Цветки обладают приятным ароматом, привлекающим весенних бабочек и пчел, что обеспечивает энтомофилию (рис. 2).

Андроцей представлен 6-ю тычинками, тычиночные нити у основания расширены и сужаются у пыльника, крепятся к центру пыльника, обеспечивая таким путем его движения и увеличивая возможности опыления (рис. 3).



**Рис. 3 Фрагменты цветущих генеративных особей *Scilla bifolia* L.**

Пыльники 4-гнездные, вскрываются латрорзно (рис. 4). Формирование стенки микроспорангия центростремительное, по типу однодольных, тапетум происходит из клеток вторичного париетального слоя. Сформированная стенка микроспорангия

состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя, состоящего обычно из двух рядов клеток, и тапетума (рис. 4).



Рис. 4 Цветки *Scilla bifolia* L. с 6-ю тычинками и латрорзно раскрытыми пыльниками

Спорогенная ткань представлена двумя-тремя рядами клеток. Тетрады микроспор изобилатеральные, тетраэдрические, формируются по сукцессивному типу. Стенка зрелого пыльника представлена сплющенными клетками эпидермиса, покрытыми кутикулой, эндотецием с тонким фиброзным слоем и тапетальной пленкой с орбикулами. Ядра клеток эндотеция приближены к внутренней стенке. Зрелые пыльцевые клетки трехпоровые, 2-клеточные, генеративная клетка удлиненная, расположена в центре пыльцевого зерна (рис. 5). В общей массе пыльцы наряду с морфологически нормальными пыльцевыми зернами довольно часто встречаются и дефектные пыльцевые зерна, что может снижать возможности эффективного процесса оплодотворения. Кроме того, в период раннего цветения *Scilla bifolia* погода не всегда способствует наличию насекомых опылителей, что также снижает репродуктивный успех вида (см. рис. 4).

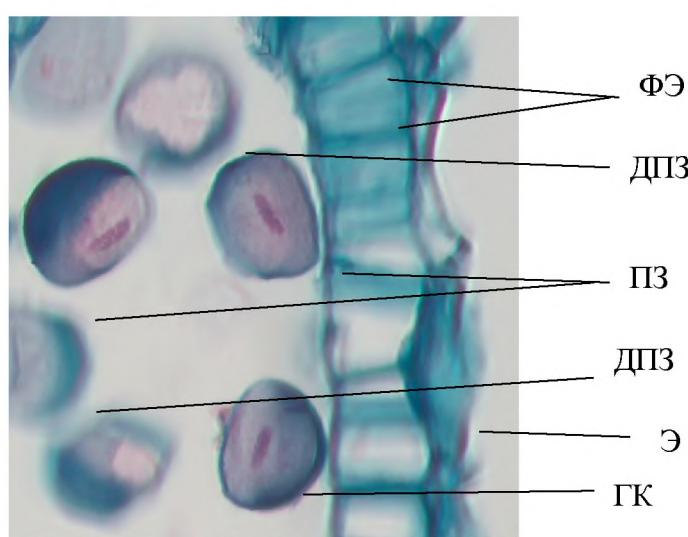


Рис. 5 Фрагмент микроспорангия зрелого пыльника *Scilla bifolia* L.  
ФЭ – фиброзный эндотеций, ДПЗ – дефектные пыльцевые зерна, ПЗ – пыльцевые зерна,  
Э – клетки эпидермы, ГК – генеративные клетки

Начинает цветти *Scilla bifolia* в условиях Горного Крыма в конце февраля, массовое цветение наблюдается в марте-апреле, цветение акропетальное (рис. 5). Цветоносы одиночные, в виде цилиндрических стрелок, длиннее листьев (до 30 см). Цветки актиноморфные, собраны в верхушечные рыхлые, кистевидные или щитковидные соцветия, в которых может быть от 1 до 10, иногда более, цветков. Цветоножки нижних цветков значительно длиннее верхних. Околоцветник *S. bifolia* простой, распространенный, состоит из шести свободных, продолговато-яйцевидных, сиреневато-голубых, пурпуровых долей, до 1 см длиной. Очень редко встречаются растения с белыми или розовыми цветками. Прицветники отсутствуют. Цветки обладают приятным ароматом, привлекающим весенних бабочек и пчел (как и яркая окраска цветков), что обеспечивает энтомофилию (см. рис. 2). Часто цветоножки и верхняя часть стеблей окрашены в пурпурно-фиолетовый цвет.

Гинецей имеет один пестик с верхней широкояйцевидной трехгнездной завязью. Семязачаток анатропный, крассинуцеллятный, битечмальный, медионуцеллятный, фуникулярный. Микропиле образовано внутренним двурядным интегументом, который, разрастаясь, в апикальной части образует оперкулум, а наружный интегумент трех-, четырехрядный, формирует карункулу, или ариллоид (рис. 6).

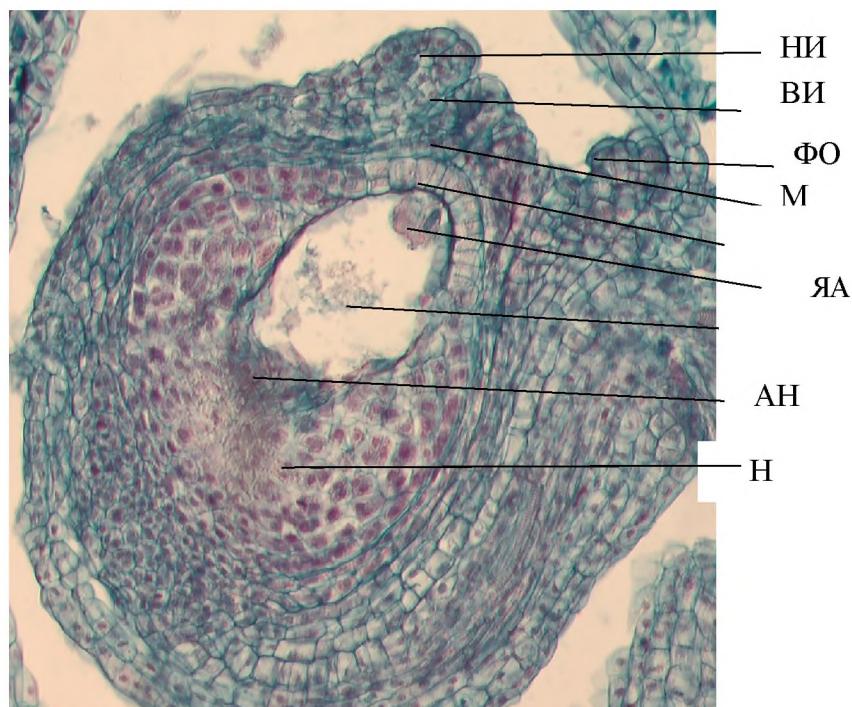


Рис. 6 Общий вид семязачатка *Scilla bifolia* L.

НИ – наружный интегумент, ВИ – внутренний интегумент, ФО – фуникулярный обтуратор, М – микропиле, НК – нуцеллярный колпачок, ЗМ – зародышевый мешок, ЯА – яйцевой аппарат, А – антиподы, Н – нуцеллус

Иногда внутренний интегумент имеет 3-4 слоя клеток, а наружный – 5-6 слоев. Имеется фуникулярный обтуратор. Сосудистый пучок доходит до халазы. Латеральная и халазальная зоны нуцеллуса обычно хорошо развиты. В результате периклинальных делений клеток поверхностного микропилярного слоя формируется нуцеллярный колпачок с удлиненными клетками (рис. 7). Иногда нуцеллус развивается слабо и ко времени созревания зародышевого мешка видны лишь его следы, а в микропилярной зоне наблюдаются только сплющенные клетки.



**Рис. 7 Микропиляяя часть семязачатка *Scilla bifolia* L.**  
**ВИ – внутренний интегумент, НИ – наружный интегумент, НК – нукеллярный колпачок,**  
**ФЯА – фрагмент яйцевого аппарата**

Зародышевый мешок 8-ядерный, 7-клеточный, синергиды с нитчатым аппаратом, имеют небольшие клювовидные выросты. Яйцеклетка несколько округлая, удлиненная с типичным расположением цитоплазмы, ядра и вакуоли. Полярные ядра приближены к яйцевому аппарату, сливаются до оплодотворения, и после слияния ядро центральной клетки спускается к антиподальному аппарату. Клетки антипод довольно крупные, сохраняются долго.

Тычинки и пестик в зрелом состоянии находятся почти на одной высоте, но тычинки отклонены от пестика на некоторое расстояние, то есть наблюдается явление геркогении, которая практически исключает автогенез.

*S. bifolia* – энтомофильное растение, насекомых привлекает его приятный аромат и довольно яркий цвет околов цветника (см. рис. 2).

Плоды *S. bifolia* созревают в мае. Плод – шаровидно-трехлопастная, трехгнездная коробочка с почти сферическими буроватыми семенами. Размножается семенами и вегетативно, тип прорастания семян подземный, и всходы появляются весной следующего года. Несмотря на то, что генеративные структуры изучаемого вида развиваются в соответствии с основными процессами других представителей семейства Asparagaceae, в протекании указанных процессов иногда наблюдаются отклонения, приводящие к уменьшению семяобразования. Снижение численности особей *S. bifolia* также обусловлено сокращением лесных массивов, сборами цветущих растений на букеты, выкалыванием луковиц [5].

### Выводы

Таким образом, обобщая полученные нами данные и сведения литературы можно заключить, основные процессы формирования генеративных структур *S. bifolia* проходят в соответствии с таковыми другими видами семейства Asparagaceae. Стенка микроспорангия развивается центrostремительно, по типу однодольных, тапетум происходит из клеток вторичного париетального слоя. Сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя, состоящего обычно из двух рядов клеток, и тапетума. Спорогенная ткань представлена двумя-тремя рядами клеток. Тетрады микроспор изобилатеральные, тетраэдрические, формируются по сукцессивному типу.

Гинецей из одного пестика с верхней трехгнездной завязью. Семязачаток анатропный, красинуцеллятный, битегмальный, медионуцеллятный, фуникулярный.

Микропиле образовано внутренним двурядным интегументом, который, разрастаясь, в апикальной части образует оперкулум, а наружный интегумент трех-, четырехрядный, формирует карункулу, или ариллоид.

*S. bifolia* опыляется насекомыми, которых привлекает приятный аромат и яркий цвет околоцветника. Плод – шаровидно-трехлопастная, трехгнездная коробочка с почти сферическими буроватыми семенами, созревает в мае. Размножается семенами и вегетативно, тип прорастания семян подземный.

Используется *S. bifolia* как высоко декоративное и лекарственное растение. Несмотря на довольно широкое распространение вида в отдельных районах Горного Крыма, численность и ареал его значительно сокращаются и, в связи с этим вид внесен в Красные книги Крыма и Севастополя, что обуславливает дальнейшее изучение возможностей оптимизации и увеличения размножения для разработки приемов сохранения этого полезного вида.

### Список литературы

1. Бондарева Л.В., Свирина С.А. Пролеска двулистная. *Scilla bifolia* L. / Красная Книга города Севастополя. Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя. – Калининград: Севастополь. ИД «РОСТ-ДОАФК», 2018. – 432 с.
2. Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. и др. *Scilla bifolia* L. – Пролеска двулистная / Иллюстрированный определитель растений Средней России в 3-х томах. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). – М.: Т-во науч. изд. – 2002. – Т. 1. – 526 с.
3. Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Ореанда, 2012. – 232 с.
4. Ларина Т.Г. Природно-антропогенный комплекс заказника «Байдарский». – Симферополь: Н. Ореанда, 2008. – 56 с.
5. Миронова Л.П. Пролеска двулистная. *Scilla bifolia* L. / Красная Книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы. / отв. ред. д.б.н. А.В. Ена и к.б.н. А.В. Фатерыга. – Симферополь: ООО «ИТ АРИАЛ», 2015. – 480 с.
6. Knees S.G., Barnes P.G. *Scilla Linnatus* // The European Garden Flora. – 1986. – Vol. 1. – 448 p.
7. The Plant List. – 2011.

Статья поступила в редакцию 22.02.2023 г.

**Shevchenko S.V. Some features of the embryology of the twin-leaf squill (*Scilla bifolia* L.) // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2023. – № 146 – P. 96-102**

The paper presents the results of studying the processes of development of male and female generative structures of one of the species of the Asparagaceae family - *Scilla bifolia* L. It is shown that the microsporangium wall develops according to the monocotyledonous type and consists of epidermis, endothecium, middle layer consisting of two layers of cells, and tapetum. Sporogenous tissue is represented by two or three rows of cells, tetrads of microspores are formed successively. Pollen grains are two-celled. The gynoecium consists of a single pistil with an upper trilocular ovary. The ovule is anatropic, crassinucellate, bitegmal, medionucellate, funicular. The micropyle is formed by an internal integument, which, growing, forms an operculum in the apical part, and the external integument forms a caruncle, or arilloid. The germ sac is octonucleate, 7-celled, synergids with a filamentous apparatus, have small beak-like outgrowths. The egg cell is somewhat rounded, elongated, with a typical arrangement of cytoplasm, nucleus and vacuole. *Scilla bifolia* is pollinated by insects, which are attracted by the pleasant aroma and bright color of the perianth. The endosperm is helobious. The fruit is a spherical–three-lobed, trilocular box with brownish seeds. It is propagated by seeds and vegetatively, the type of seed germination is underground.

**Key words:** *Scilla bifolia*; male and female generative structures; pollen grains; germ sac; pollination; seed development