

ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ СЕМЯЗАЧАТКА И ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА У *CANNA INDICA* L. (CANNACEAE, ZINGIBERALES)

К л ю ч е в ы е с л о в а: семязачаток, зародышевый мешок, *Canna indica*, Cannaceae

Семейство *Cannaceae* Juss. (порядок *Zingiberales*), которое включает около 50 видов рода *Canna* L., являющихся представителями флоры Южной и Центральной Америки, известно, главным образом, благодаря многочисленным сортам (более 1000) *Canna hybrida* hort., созданным на основе пяти видов рода *Canna* (Феофилова, 1987). Однако, несмотря на активную селекционную работу, которая проводится с представителями рода *Canna*, семейство *Cannaceae* на сегодняшний день остается слабо изученным в цитоэмбриологическом плане. Основные данные по цитоэмбриологии его видов затрагивают, в большей степени, генезис микроспorangия и мужского гаметофита (Offerijns, 1936; Nair, 1960; Skvarla, Rowley, 1970, 1975; Феофилова, 1975, 1976; Шевченко, Феофилова, 1981; Kress, Stone, 1982; Никифоров, Феофилова, 1982; Rowley, Skvarla, 1986; Tiwari, Gunning, 1986; Chen et al., 1989; Furness, Rudall, 2001; Ciciarelli et al., 2010; и др.). Об организации женской генеративной сферы, исходя из сведений доступных нам литературных источников, известна только общая характеристика сформированного семязачатка и тип развития женского гаметофита (Mauritzon, 1936; Плиско, 1985a; Grootjen, Bouman, 1988; Шевченко, 1990; Graven et al., 1997; Rudall, 1997; Шамров, 1999).

Учитывая, что одним из видов, использованных в селекционной практике, был *Canna indica* L., на основе которого созданы гибриды, давшие начало современным сортам, главным образом, группы Крози (Феофилова, 1972), выяснение данных, касающихся формирования и развития генеративных структур этого вида, целесообразно не только для уточнения и дополнения цитоэмбриологических сведений о представителях семейства *Cannaceae*, а значит и порядка *Zingiberales*, но может служить основой морфологических критериев и жизнеспособности гаметофитов гибридов, что требуется для селекционной работы, а также изучения последу-

ющих этапов оплодотворения и эмбриогенеза. Ранее в рамках комплексной оценки генеративной сферы *C. indica* мы осуществили анализ мужской генеративной сферы (Шевченко, Кузьмина, 2011; Кузьмина, 2012). Цель данного исследования — дать детальную характеристику основных этапов генезиса структур семязачатка и женского гаметофита *C. indica* в связи с выявлением характерных морфологических признаков организации женской генеративной сферы.

Материалы и методы исследования

Для изучения использовали бутоны и завязи цветков *Canna indica*, взятые на различных этапах развития у растений, представленных в генофондовой коллекции *C. hybrida* Никитского ботанического сада — ННЦ НААН Украины. Материал фиксировали в смеси Карнуа (6:3:1) в течение 4–5 часов. Зафиксированный материал хранили в 70 %-ном спирте. Цитоэмбриологические препараты готовили по общепринятой методике (Паушева, 1970), заключающейся в последовательном обезвоживании и пропитывании материала ксилолом с последующим переводом объекта в парафин. Парафиновые срезы делали толщиной 10–12 мкм на ротационном микротоме марки РТУ. Препараты окрашивали гематоксилином по Гейденгайну с подкраской алциановым синим (Жинкина, Воронова, 2000). Анализ постоянных препаратов осуществляли на микроскопах Jenaval (Carl Zeiss) и AxioScore A.1 (Carl Zeiss) методом светлого поля. Микрофотографии получены с помощью системы анализа изображения AxioCam ERc5s и цифровой фотокамеры Olympus SP-350. Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-7 (ЛОМО). Классификация структур семязачатка приводится согласно типизации, предложенной И.И. Шамровым (Шамров, 1999); использована также классификация типов нуцеллуса (мегаспорангия), разработанная Е.Л. Кордюм (1978).

Результаты исследований и их обсуждение

Примордии семязачатка у *C. indica* хорошо различаются в завязях бутонов длиной 0,5 см. На этом этапе развития семязачатка происходит деление субэпидермальной первичной археспориальной клетки, которая дает начало париетальной клетке и вторичной археспориальной клетке. Париетальная клетка в дальнейшем претерпевает еще одно периклинальное деление, образуя два слоя клеток, что позволяет выделить в примордии семязачатка апикальную зону. Морфологически различимы на этой стадии латеральная и базальная зоны (рис. 1, А). В сформированном семязачатке эти зоны трансформируются соответственно в апикальную, латеральную и базальную области нуцеллуса (рис. 1, Б).

На стадии мегаспороцита клетки эпидермы нуцеллуса приобретают радиальную направленность, формируя нуцеллярный колпачок. В ходе последующего развития его тангентальные клеточные стенки приобретают утолщения, образуя эпистазу. Аналогичные видоизменения претерпевают париетальные клетки, образующие апикальную область нуцеллуса. Следует отметить, что в период созревания зародышевого мешка париетальные клетки облитерируются.

Латеральная область нуцеллуса на ранних этапах развития семязачатка у *C. indica* формируется двумя рядами клеток с каждой стороны; в последующем в результате периклинальных делений клеток эта область нуцеллуса разрастается. На стадии мегаспорогенеза клетки латеральной области приобретают косую направленность. В этот же период происходит деление клеток в базальной части нуцеллуса, представленной клетками, расположенными в четыре ряда. В зрелом семязачатке данную область образуют мелкие клетки, которые расположены в несколько рядов. Клетки, окружающие зародышевый мешок, вытягиваются в радиальном направлении, их клеточные стенки утолщаются. В базальной области нуцеллуса формируются постамент и подиум. Постамент у *C. indica* морфологически структурирован, начиная со стадии дифференциации зародышевого мешка, и создан удлиненными клетками с утолщенными стенками. Подиум образован мелкими клетками, формирующими бокаловидную структуру в халазальной области нуцеллуса, которая примыкает к его паренхимной ткани. В халазальной области

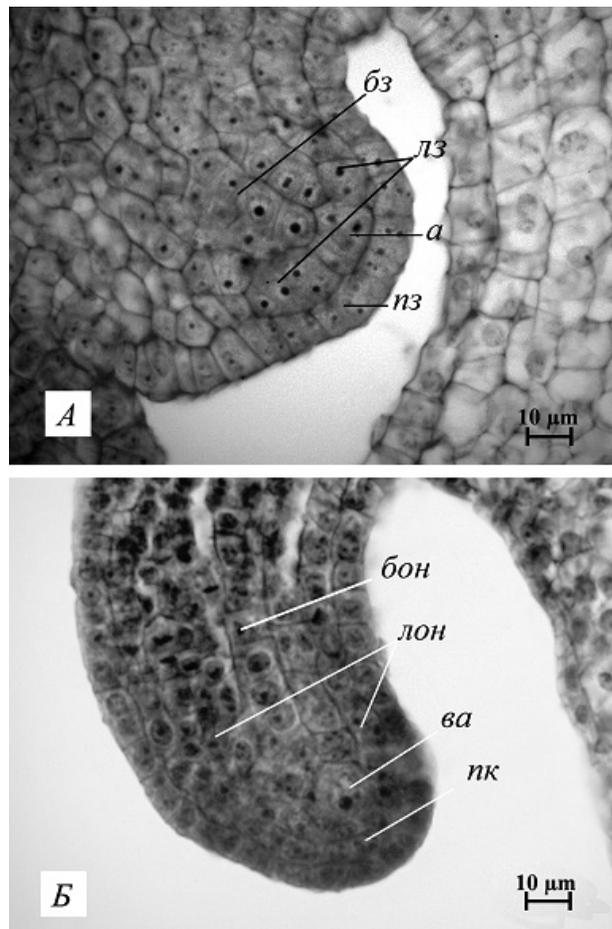


Рис. 1. Семязачатки на ранних стадиях развития: А — примордий семязачатка; Б — семязачаток на стадии мегаспороцита (а — археспориальная клетка; ва — вторичная археспориальная клетка; бз — базальная зона примордия; бон — базальная область нуцеллуса; лз — латеральная зона; лон — латеральная область нуцеллуса; пз — периферическая зона (эпидермальный слой); пк — париетальные клетки)
Fig. 1. Ovule at the early development stages: А — ovule primordium; Б — megasporocyte stage (а — archesporial cell; ва — secondary archesporial cell; бз — ovule primordium, basal zone; бон — nucellus, basal region; лз — lateral zone; лон — nucellus, lateral region; пз — peripheral zone (epidermal layer); пк — parietal cells)

нуцеллуса дифференцируется гипостаза, клетки которой имеют утолщенные стенки. Наличие в нуцеллусе семязачатка *C. indica* морфологически четко выраженных апикальной области, представленной париетальными клетками, а также латеральной и базальной областей, образованных несколькими слоями клеток, характеризует нуцеллус *C. indica*, в соответствии с существующей типизацией, как крассинуцеллярный.

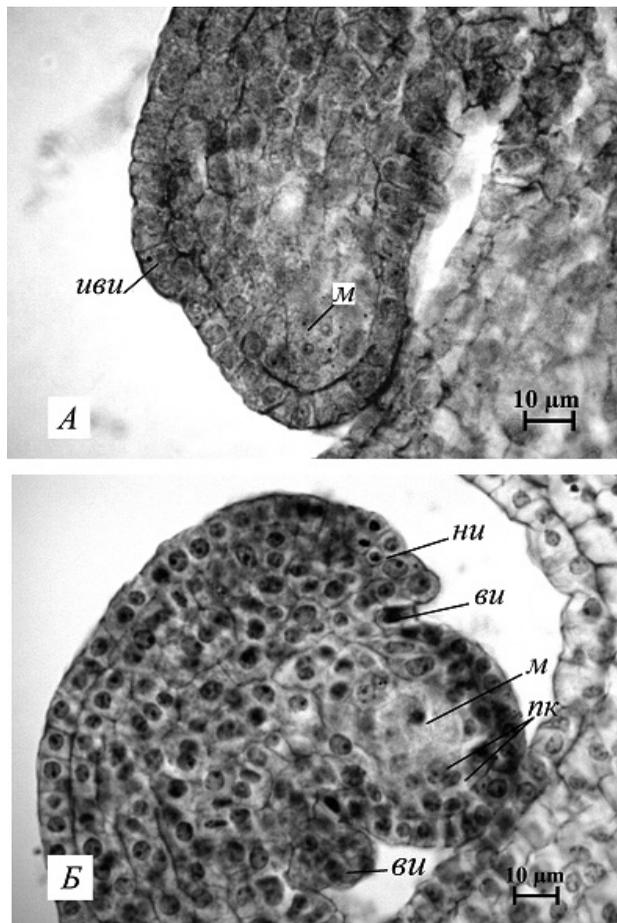


Рис. 2. Семязачатки *Canna indica* на стадии мегаспороцита: А — закладка инициалей внутреннего интегумента; Б — развитие наружного и внутреннего интегументов (м — мегаспороцит; иви — инициаль внутреннего интегумента; ви — внутренний интегумент; ни — наружный интегумент; пк — париетальные клетки)

Fig. 2. *Canna indica* ovule at the stage of megasporocyte: А — initial stages of outer integument development; Б — inner and outer integuments development (м — megasporocyte; иви — initial cells of outer integument; ви — inner integument; ни — outer integument; пк — parietal cells)

Учитывая классификацию типов нуцеллуса Е.Л. Кордюм (1978), последовательность делений клеток и дифференциации структур семязачатка на ранних этапах, наблюдаемая у *C. indica*, в ходе которой происходит образование париетальной клетки, расположенной субэпидермально, в результате периклиналиного деления первичной археспориальной клетки, а также преобразование вторичной археспориальной клетки в мегаспороцит, соответствует группе А, III типу — *Ribes*. Согласно данному типу у *C. indica* инициальные

клетки внутреннего интегумента расположены в дермальном слое (наружный слой туники, по определению Е.Л. Кордюм (1978) на уровне мегаспороцита (рис. 2, А). Следует отметить, что внутренний интегумент опережает развитие наружного.

В зрелом семязачатке внутренний интегумент образован двумя слоями клеток. В области микропиле интегумент несколько расширяется. Наружный интегумент образуется за счет периклиналиных делений клеток, расположенных как в дермальном, так и субэпидермальном слоях (рис. 2, Б). В зрелом семязачатке он состоит из 10—12 слоев клеток. К началу мегаспорогенеза интегументы полностью сформированы и прикрывают нуцеллус (рис.3, А, Б). Микропиле сформировано внутренним интегументом. В результате конгенитального срастания внутреннего интегумента с фуникулулом образуется рафа. Фуникулул короткий с выростами. Его эпидермальный слой представлен радиальными или изодиаметрическими клетками с плотной цитоплазмой и четко выраженным ядром, которые в области микропиле образуют обтуратор. Проводящий пучок, сформированный сосудами, на уровне халазы симметрично разветвляется, охватывая нуцеллус с двух сторон. Халаза уже с начальных периодов развития семязачатка занимает его основную часть, что соответствует типовой вариации пахихалазы, типичной для представителей семейства *Cannaceae* (Плиско, 1985а; Grotjen, Vouman, 1988; Rudall, 1997; Шамров, 1999). В ходе развития семязачатка происходит его изгиб, усиливающийся с разрастанием ткани рафы и халазы, в результате которого в зрелом семязачатке фуникулул и микропиле оказываются пространственно сближенными, а микропиле и халаза находятся либо на одной оси, что свидетельствует об анатропном типе семязачатка, либо морфологическая ось (микропиле, нуцеллус, халаза) оказывается слегка изогнутой, что характерно для ана-кампилотропного типа семязачатков. Таким образом, у *C. indica* отмечаются как анатропные, так и ана-кампилотропные семязачатки.

В общем, по морфологическим признакам семязачаток *C. indica* можно характеризовать как красинуцеллятный, битегмальный, фуникулярный, анатропный или ана-кампилотропный (рис. 4), что соответствует ранее предложенным характеристикам (Шевченко, 1990).

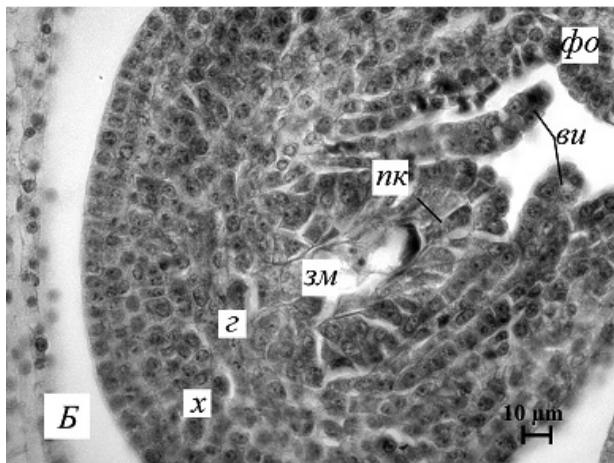
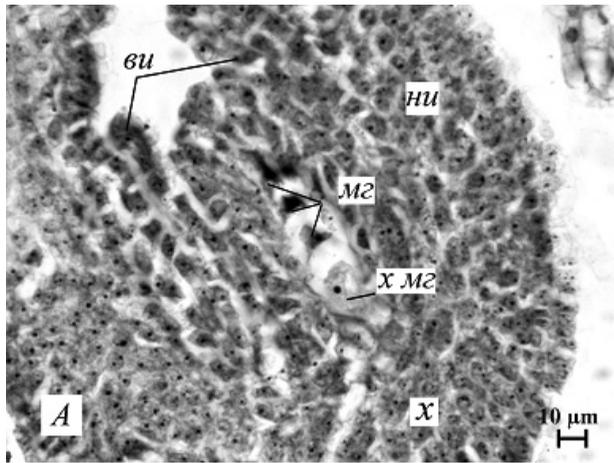


Рис. 3. Развитие семязачатка и зародышевого мешка: *A* — мегаспоры в линейной тетраде; *B* — деление ядер зародышевого мешка (*ви* — внутренний интегумент; *г* — гипостаза; *эм* — зародышевый мешок; *мг* — мегаспора; *ни* — наружный интегумент; *нк* — париентальные клетки; *фо* — фуникулярный obturator; *х* — халаза; *х мг* — халазальная мегаспора)

Fig. 3. Development of ovule and embryo sac: *A* — megaspores in a linear tetrad; *B* — division of the embryo sac nuclei (*ви* — inner integument; *г* — hypostase; *эм* — embryo sac; *мг* — megaspore; *ни* — outer integument; *нк* — parietal cells; *фо* — funicular obturator; *х* — chalaza; *х мг* — chalazal megaspore)

Выявленные у семязачатка *C. indica* признаки во многом соответствуют общим цитоэмбриологическим характеристикам, в частности степени развитости нуцеллуса и его изгиба, количеству интегументов, семязачатков видов из других семейств порядка *Zingiberles*, главным образом, представителей семейств *Strelitziaceae*, *Musaceae*, *Zingiberaceae*, *Costaceae* и *Heliconiaceae* (Mauritzon, 1936; Sachar, Arora, 1963; Panchaksarappa, 1966; Плиско, 19856;

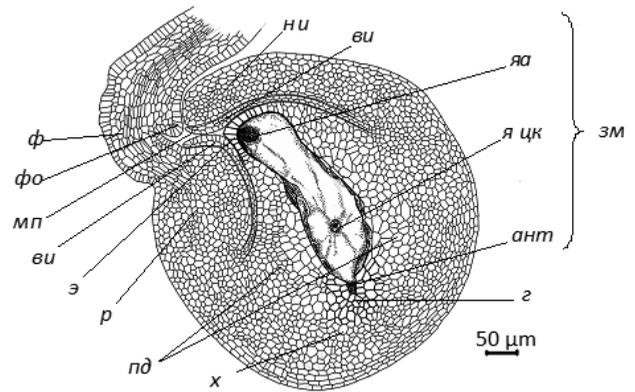


Рис. 4. Семязачаток со зрелым зародышевым мешком (*ант* — антиподы; *ви* — внутренний интегумент; *г* — гипостаза; *эм* — зародышевый мешок; *мп* — микропиле; *ни* — наружный интегумент; *пд* — подиум; *р* — рафе; *ф* — фуникулус; *фо* — фуникулярный obturator; *х* — халаза; *э* — эпистаза; *яа* — яйцевой аппарат; *я цк* — ядро центральной клетки)

Fig. 4. Ovule with a mature embryo sac (*ант* — antipodal cells; *ви* — inner integument; *г* — hypostase; *эм* — embryo sac; *мп* — micropyle; *ни* — outer integument; *пд* — podium; *р* — raphe; *ф* — funicle; *фо* — funicular obturator; *х* — chalaza; *э* — epistase; *яа* — egg apparatus; *я цк* — nucleus of the central cell)

Жукова, 1990а, б; Наумова, 1990; Савина, 1990; Simão et al., 2006), за исключением ряда видов *Zingiberaceae* и *Marantaceae* (Sachar, Arora, 1963; Камелина, 1990). Для семязачатков *C. indica* так же, как и для представителей вышеназванных семейств, в том числе и *Marantaceae* (Panchaksarappa, 1966; Mangaly, Sworgunandan, 1977; Плиско, 19856; Жукова, 1990а, б; Камелина, 1990; Наумова, 1990; Савина 1990, Simão et al., 2006), характерно наличие двухслойного внутреннего интегумента, расширяющегося в области микропиле, и более массивного наружного; формирование массивной халазы и фуникулярного obturatora. Образование эпистазы и гипостазы, с утолщенными клеточными стенками, отмеченные у *C. indica*, типично не для всех видов семейства *Zingiberaceae*: у *Alpinia calcarata* (Raghavan, Venkatasubban, 1941) и *Elettaria cardamomum* (Panchaksarappa, 1966), а также у видов семейства *Strelitziaceae* (Mauritzon, 1936) эти структуры отсутствуют.

Для семязачатков представителей порядка *Zingiberales* в литературе не упоминается формирование рафе, но, судя по иллюстрациям, а также учитывая сходный принцип их организации, образование данной структуры не является исключительной чертой видов семейства *Cannaceae*.

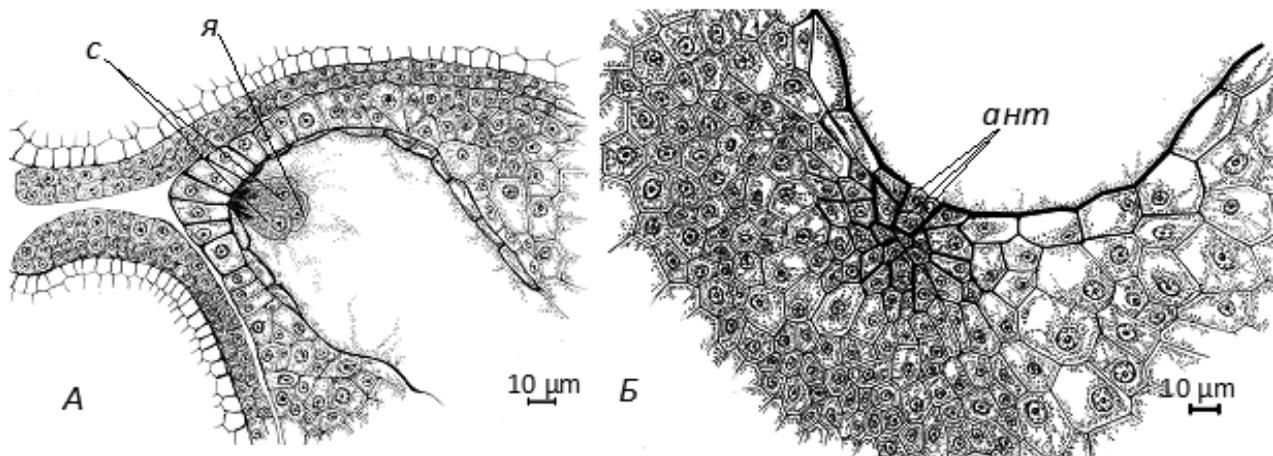


Рис. 5. Фрагменты сформированного зародышевого мешка: *А* — яйцевой аппарат; *Б* — халазальная область зародышевого мешка с антиподами (*ант* — антиподы; *с* — синергиды; *я* — яйцеклетка)
 Fig. 5. Parts of a mature embryo sac: *A* — egg apparatus; *B* — chalazal region of the embryo sac with antipodal cells (*ант* — antipodal cells; *с* — synergids; *я* — egg)

В качестве особенностей формирования семязачатка *C. indica* можно выделить наличие двух парие- тальных слоев в апикальной зоне нуцеллуса, что не типично для видов семейств порядка *Zingiberales*, за исключением *Musaceae* (Mauritzon, 1936; Raghavan, Venkatasubban, 1941; Panchaksarappa, 1962; Sachar, Agora, 1963; Камелина, 1990; Наумова, 1990; Simão et al., 2006).

Археспорий у *C. indica* одноклеточный. Как указывалось выше, вторичная археспориальная клетка, которая в дальнейшем становится мегаспороцитом, образуется в результате периклиального деления первичной археспориальной клетки. Мегаспорогенез у *C. indica* протекает с образованием линейной тетрады мегаспор, в которой функциональной является халазальная мегаспора (см. рис. 3, *А*). Развитие зародышевого мешка идет по Polygonum-типу (см. рис. 3, *Б*). Зрелый зародышевый мешок имеет вытянутую форму, в халазальной области он заужен. Яйцевой аппарат дифференцирован на синергиды грушевидной формы и яйцеклетку, несколько превышающую по размерам синергиды (рис. 5, *А*). Антиподы эфемерны, дегенерируют до оплодотворения (рис. 5, *Б*). Полярные ядра сливаются до оплодотворения. Ядро центральной клетки смещено к халазальному полюсу зародышевого мешка.

У *C. indica* отмечена миграция ядер дегенерирующих клеток нуцеллуса в зародышевый мешок, т.е. образование так называемых добавочных, или «блуждающих» ядер. Аналогичные яв-

ления наблюдаются и у представителей семейств *Costaceae*, *Zingiberaceae* (Жукова, 1990а, б), относящихся, как и *Cannaceae*, к порядку *Zingiberales*.

В целом наличие одноклеточного археспория и формирование моноспорического зародышевого мешка по Polygonum-типу — общая черта представителей семейств порядка *Zingiberales* (Mauritzon, 1936; Raghavan, Venkatasubban, 1941; Panchaksarappa, 1962; Sachar, Agora, 1963; Жукова, 1990а, б; Камелина, 1990; Наумова, 1990; Савина, 1990; Simão et al., 2006), за исключением ряда видов рода *Costus* (*Costaceae*), для которого был описан Adoxa-тип развития зародышевого мешка (Mauritzon, 1936).

Таким образом, можно отметить соответствие морфологической структуры семязачатка и зародышевого мешка *C. indica* общим тенденциям организации этих структур, проявляющимся у видов семейств, объединенных в порядок *Zingiberales*. При этом формирование семязачатков с морфологически нормальными зародышевыми мешками свидетельствует о потенциальной возможности эффективного участия женской генеративной сферы данного вида в половом процессе и образовании полноценных семян.

Выводы

Цитоэмбриологический анализ генезиса семязачатка *C. indica* показал, что по степени развитости тканей нуцеллуса, положения в пространстве и

наличие интегументов он может быть охарактеризован как крассинуцеллярный, битегмальный, анатропный или ана-кампилотропный. Морфологическими особенностями организации семязачатка *C. indica* являются наличие двух слоев париетальных клеток в апикальной зоне нуцеллуса на начальных этапах развития семязачатка; эпистазы; четко выраженной гипостазы с утолщенными клеточными стенками; утолщение стенок клеток, окружающих зародышевый мешок; а также рафе, пахихалазы и фуникулуса с obturatorом. Мегаспорогенез у *C. indica* протекает с образованием линейной тетрады мегаспор. Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу из халазальной мегаспоры. Яйцевой аппарат дифференцирован. Антиподы эфемерны. Полярные ядра сливаются до оплодотворения. Данные признаки организации семязачатка и женского гаметофита в общей схеме соответствуют основным цитоэмбриологическим характеристикам, представленным в литературе и затрагивающим особенности морфологии женской генеративной сферы изученных представителей семейств *Strelitziaceae*, *Musaceae*, *Zingiberaceae*, *Costaceae*, *Marantaceae* и *Heliconiaceae*, входящих, как и *C. indica* (*Cannaceae*), в порядок *Zingiberales*.

Благодарность

Автор благодарит куратора генофондовой коллекции *Canna hybrida hort.* Никитского ботанического сада — Национального научного центра НААН Украины Н.В. Зубкову за предоставленную возможность работы с *C. indica*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жинкина Н.А., Воронова О.Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Ботан. журн. — 2000. — **85**, № 6. — С. 168—171.
- Жукова Г.Я. Семейство *Costaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Vitaceae* — *Lemnaceae*. — Л.: Наука, 1990а. — С. 242—244.
- Жукова Г.Я. Семейство *Zingiberaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Vitaceae* — *Lemnaceae*. — Л.: Наука, 1990б. — С. 238—242.
- Камелина О.П. Семейство *Marantaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Vitaceae* — *Lemnaceae*. — Л.: Наука, 1990. — С. 247—254.
- Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. — Киев: Наук. думка, 1978. — 219 с.

- Кузьмина Т.Н. Оценка качества пыльцы *Canna indica* L. и некоторых сортов *Canna* × *generalis* Bailey // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. — 2012. — **105**. — С. 102—106.
- Наумова Т.Н. Семейство *Musaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Vitaceae* — *Lemnaceae*. — Л.: Наука, 1990. — С. 235—238.
- Никифоров Ю.Л., Феофилова Г.Ф. Анализ пыльцы видов и сортов рода *Canna* // Ботан. журн. — 1982. — **67**, № 2. — С. 166—176.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — М: Колос, 1970. — 255 с.
- Плиско М.А. Сем. *Cannaceae* // Сравнительная анатомия семян. — Л.: Наука, 1985а. — Т. 1. — С. 227—230.
- Плиско М.А. Сем. *Strelitziaceae* // Сравнительная анатомия семян. — Л.: Наука, 1985б. — Т. 1. — С. 206—209.
- Савина Г.Я. Семейство *Strelitziaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Vitaceae* — *Lemnaceae*. — Л.: Наука, 1990. — С. 235.
- Феофилова Г.Ф. К вопросу о происхождении и современной классификации сортов садовых канн // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. — 1972. — **59**. — С. 45—56.
- Феофилова Г.Ф. Экспериментальная проверка некоторых результатов анализа пыльцы канн садовой // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. — 1975. — **3**, № 28. — С. 21—23.
- Феофилова Г.Ф. К изучению биологии цветения и опыления канн садовой // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. — 1976. — **68**. — С. 60—72.
- Феофилова Г.Ф. Направления селекции канн садовой // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. — 1987. — **63**. — С. 39—43.
- Шамров И.И. Семязачаток как основа воспроизведения цветковых растений: классификация структур // Ботан. журн. — 1999. — **84**, № 10. — С. 1—35.
- Шевченко С.В. Семейство *Cannaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Vitaceae* — *Lemnaceae*. — Л.: Наука, 1990. — С. 245—247.
- Шевченко С.В., Кузьмина Т.Н. Характеристика мужских генеративных структур *Canna indica* L. // Черномор. ботан. журн. — 2011. — **7**, № 4. — С. 360—364.
- Шевченко С.В., Феофилова Г.Ф. О жизнеспособности пыльцы отдаленных гибридов канн и их исходных форм // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. — 1981. — **3**, № 46. — С. 94—98.
- Chen F., Ciampolini F., Tiezzi A., Cresti M. The ultrastructure of polymorphic pollen grains of *Canna indica* L. // Sexual Plant Reproduct. — 1989. — **2**(3). — P. 193—198.
- Ciciarelli M.M., Rolleri C.H., Passarelli L.M. Morfologia del polen en especies de *Canna* (*Cannaceae*) y su implicancia sistematica // Rev. Biol. Trop. — 2010. — **58**(1). — P. 63—79.
- Furness C.A., Rudall P.J. Pollen and anther characters in monocot systematics // Grana. — 2001. — **40**(1—2). — P. 17—25.
- Graven P., de Koster C.G., Boon J.I., Bouman F. Functional aspects of mature seed coat of the *Cannaceae* // Plant Syst. Evol. — 1997. — **205**. — P. 223—240.
- Grootjen C.J., Bouman F. Seed structure in *Cannaceae*: taxonomic and ecological implications // Ann. Bot. — 1988. — **61**. — P. 363—371.

- Kress W. J., Stone D.E. Nature of the sporoderm in monocotyledons, with special reference to the pollen grain in *Canna* and *Heliconia* // Grana. — 1982. — 21(3). — P. 129—148.
- Mangaly J.K., Sworupnanandan K. Some aspects of the morphology of the ovule and seed of *Costus malortieanus* (Zingiberaceae) // Proc. Indian Acad. Sci. — 1977. — 86B(3). — P. 175—179.
- Mauritzon J. Samenbau und embryologia einer Scitamineen // Acta Univ. Lund. — 1936. — 31(9). — S. 1—31.
- Nair R.K. Pollen grains of cultivated plants. I. *Canna* L. // J. Indian. Bot. Soc. — 1960. — 39(3). — P. 373—381.
- Offerlyns F.G. Meiosis in the pollen mother cells of some *Cannas* // Genet. — 1936. — 18(1—2). — P. 1—60.
- Panchaksharappa M.G. Embryological studies in the family Zingiberaceae. 1. *Costus speciosus* Smith // Phytomorphol. — 1962. — 12(4). — P. 418—430.
- Panchaksharappa M.G. Embryological studies in some members of the Zingiberaceae. 2. *Elettaria cardamomum*, *Hitchenia caulina* and *Zingiber macrostachyum* // Phytomorphol. — 1966. — 16(4). — P. 412—417.
- Raghavan T.S., Venkatasubban K.R. Contribution to the morphology and cytology of *Alpinia calcarata* Rosc., with special reference to the theory of Zingiberous flowering // Proc. Indian Acad. Sci. — 1941. — 4. — P. 325—344.
- Rowley J.R., Skvarla J.J. Development of the pollen grain wall in *Canna* // Nordic J. Bot. — 1986. — 6(1). — P. 39—65.
- Rudall P.J. The nucellus and chalaza in monocotyledons: structure and schematics // Bot. Rev. — 1997. — 63(2). — P. 140—181.
- Sachar R.C., Arora U. Some embryological aspects of *Amomum dealbatum* and *Hedychium acuminatum* // Bot. Gaz. — 1963. — 124(5) — P. 353—360.
- Simão D.G., Scatena V.L., Bouman F. Developmental anatomy and morphology of the ovule and seed of *Heliconia* (Heliconiaceae, Zingiberales) // Plant Biol. — 2006. — 8(1). — P. 143—154.
- Skvarla J.J., Rowley J.R. The pollen wall of *Canna* and its similarity to the germinal apertures of other pollen // Amer. J. Bot. — 1970. — 57. — P. 519—529.
- Skvarla J.J., Rowley J.R. The glycocalyx and initiation of exine spinules on microspores of *Canna* // Amer. J. Bot. — 1975. — 62. — P. 479—485.
- Tiwari S.C., Gunning B.E. Development of tapetum and microspores in *Canna* L.: an example of invasive but non-synctial tapetum // Ann. Bot. — 1986. — 57(4). — P. 557—563.

Рекомендує в печать
Е.Л. Кордюм

Поступила 06.08.2013 г.

Т.М. Кузьміна

Нікітський ботанічний сад — Національний науковий центр
НААН, м. Ялта, АР Крим, Україна

ФОРМУВАННЯ І РОЗВИТОК НАСІННОГО ЗАЧАТКА ТА ЖІНОЧОГО ГАМЕТОФІТУ В *CANNA INDICA* L. (CANNACEAE, ZINGIBERALES)

Представлені результати дослідження генезису та цитоембріологічних особливостей насінного зачатка й жіночого гаметофіту *Canna indica* L. (Cannaceae, Zingiberales). Насінний зачаток у *C. indica* красинувелятний, бітегмальний, антропний або ана-кампілотропний. Характерними рисами його організації є: утворення двох шарів паріетальних клітин на початкових стадіях розвитку; наявність епістази та гіпостази, рафе, пахіхалази й фунікулярного обтуратора. Зародковий мішок розвивається за Polygonum-типом. Виявлені ознаки організації насінного зачатка та зародкового мішка *C. indica* порівнюються з літературними даними морфології жіночої генеративної сфери представників родин *Musaceae*, *Zingiberaceae*, *Costaceae*, *Marantaceae*, *Heliconiaceae*, об'єднаних у порядок *Zingiberales*.

Ключові слова: насінний зачаток, зародковий мішок, *Canna indica*, Cannaceae.

Т.Н. Кузьміна

Nikita Botanical Gardens — National Scientific Center NAAS,
Yalta, Crimea, Ukraine

OVULE AND FEMALE GAMETOPHYTE FORMATION AND DEVELOPMENT IN *CANNA INDICA* L. (CANNACEAE, ZINGIBERALES)

The results of a study of genesis and cytoembryological features of *Canna indica* L. (Cannaceae, Zingiberales) ovule and female gametophyte are presented. *C. indica* ovule is crassinucellar, bitegmic, anatropous or anacampilotropous. Characteristic features of the ovule organization are the following: two layers of parietal cells at the initial development stages; formation of epistase, hypostase, raphe, pachychalaza and funicular obturator. An embryo sac develops by the Polygonum-type. The revealed characters of *C. indica* ovule and embryo sac organization are compared with the literature data on the female generative morphology for species from families *Musaceae*, *Zingiberaceae*, *Costaceae*, *Marantaceae*, and *Heliconiaceae* of the order *Zingiberales*.

Key words: ovule, embryo sac, *Canna indica*, Cannaceae.