



УДК: 581.471+631.529:582.842.7

**ОБРАЗОВАНИЕ АРИЛЛУСОВ У *PASSIFLORA* L. В СВЯЗИ СО СПОСОБОМ ОПЫЛЕНИЯ****А.А. Кириллов  
Г.Л. Коломейцева***Учреждение Российской академии наук Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276, Москва, Ботаническая ул., д.4**e-mail: aleks-kirillov@mail.ru, kmimail@mail.ru*

В статье рассматривается зависимость образования ариллусов от разных способов опыления (аллогамия, индуцированная автогамия) и партеногенетически. Выявлено, что морфоструктура ариллуса и колористические параметры семенной оболочки указывают на наличие или отсутствия зародыша в семени. Предполагается, что развитие ариллуса зависит от сложной системы гормонального контроля, как со стороны плода, так и со стороны зародыша семени.

Ключевые слова: ариллус, аллогамия, индуцированная автогамия, партеногенез, abortивные семена.

**Введение**

Ариллусы — мясистые образования, развивающиеся из тканей семяножки и, частично или полностью, обволакивающие семя. В роде *Passiflora* L. плоды всех видов имеют ариллусы, они также встречаются в родах *Euonymus* L., *Hibbertia* Andrews, *Pultenaria* L. и *Taxus* L [1]. Ариллусы образуют наиболее сочную, употребляемую в пищу, часть плода и играют значительную роль в оценке качественных показателей сортов. У разных видов страстоцветов ариллусы сильно различаются по размеру и окраске (бесцветные, жёлтые, оранжевые, красные или синие); это типичные приспособления для вовлечения животных в процессы распространения семян [2,6]. Морфогенез ариллусов хорошо изучен, например, у представителей рода *Euonymus* L. [3], однако, особенности развития ариллусов у *Passiflora* до сих пор не исследованы.

Предполагая, что гормональная регуляция механизма развития ариллусов в плодах представителей рода *Passiflora* играет решающую роль, мы поставили перед собой цель выявить корреляцию между степенью развития ариллусов и качеством семян в плоде.

**Объекты и методы исследования**

Исследования проводили в условиях Фондовой оранжереи ГБС им. Н.В. Цицина РАН с ноября 2010 г по февраля 2011 г. Материалом для изучения служил межвидовой гибрид *P.* св. 'Precioso', по нашим многолетним наблюдениям отличающийся частичной самонесовместимостью. В условиях оранжереи генеративная фаза этого таксона начиналась в середине ноября и длилась 1,5 месяца. Нарастание вегетативной массы в это время полностью приостанавливалось и возобновлялось лишь через месяц после окончания плодоношения (вторая декада марта). Цветки висячие, от 10 до 13 см в диаметре, с чашевидной тёмно-синей короной с поперечными белыми полосками и фиолетовым венчиком. Цветки обладали сильным сладковатым запахом.

Искусственное опыление проводили в дневные часы (с 13.00 до 16.00), когда рыльце пестика приобретало наибольшую рецептивную активность [7].

Изучали плоды, полученные в результате аллогамного опыления (смесью пыльцы *P. oerstadii* Mast. var. *chocconiana* и *P. caerulea* L.), автогамного опыления (индуцированная автогамия внутри одного цветка) и партенокарпически. В последнем варианте проводили кастрацию цветков, вскрывая бутон и удаляя пыльники за день до их распускания.

Динамику развития ариллусов исследовали в зависимости от различных вариантов опыления. Обработка результатов эксперимента производили с помощью

электронных таблиц Microsoft Excel и программы для статистической обработки данных StatPlus 2007 Professional.

### Результаты и обсуждение

Все способы опыления оказались успешными и привели к образованию плодов, имеющих нормально развитые и abortивные семена, причем последние все оказались альбиносами. Abortивные семена разделили на две группы: 1) семена с размерами, равными или близкими к нормальному семени, твердой семенной кожурой и имеющие относительно развитый ариллус; 2) мелкие семена (от 0,3 до 0,6 см длиной), с мягкой семенной кожурой и без ариллуса (таблица).

Таблица

#### Морфометрия и семенная продуктивность P. cv. 'Precioso'

Способ опыления	Параметры плодов			Типы семян		
	Длина, см	Ширина, см	Масса, г	Нормально развитые %	Abortивные	
					с ариллусом %	без ариллуса %
Аллогамия	12,4±0,65	8,5±0,54	240,43±5,74	64,59	14,35	21,06
Индукцированная автогамия	10,5±1,23	6,1±0,97	168,56±7,65	62,98	18,18	18,84
Партеногенез	8,7±0,69	5,0±0,43	92,35±4,31	82,14	10,71	07,15

Всего было получено 17 плодов с гибридными семенами, 20 – при индуцированной автогамии и 15 завязались партенокарпическим способом. Созревание плодов продолжалось 56-63 дня. Было выявлено, что часть растущих завязей в плодах, полученных автогамным и партенокарпическим способами, прерывали своё развитие ещё на этапе активного роста, не достигая 3 см в длину (рис. 1).



Рис. 1. Спектр abortивных семян в одном из плодов, полученных при аллогамии

Плоды, полученные при аллогамном опылении, оказались наибольшими по размеру, массе и содержали большее количество семян всех трёх типов, по сравнению с другими вариантами опыта. В среднем, масса каждого плода составила 240,43 г.

Процентное отношение abortивных семян к общему числу семян в плоде при аллогамном опылении (смесью пыльцы) и индуцированной автогамии в два раза превышало такое же соотношение семян в плодах, полученных в результате партено-



ногенеза. Зависимости между соотношением двух типов abortивных семян не обнаружено, однако вариант опыта с аллогамным опылением показал увеличение количества abortивных семян второго типа без ариллуса в 1,5 раза.

Плоды, полученные при автогамном опылении, имели средние показатели по массе и количеству семян по отношению к двум другим вариантам опыта. Несмотря на то, что нам удалось получить больше всего плодов именно при автогамном способе опыления, в этом варианте было отмечено максимальное число плодов, прервавших своё развитие уже на 8-9 день.

Наименьшее количество abortивных семян содержали плоды, полученные при партеногенезе. К моменту созревания плода ариллусы у полноценно развитых семян частично или полностью разрушались, изливая содержимое во внутреннюю камеру плода. Оболочка ариллусов abortивных семян оставалась целой вплоть до момента созревания плода, но была гораздо меньшего размера, то есть оставалась недоразвитой. Плоды, полученные партенокарпически, имели выраженные признаки инбредной депрессии, проявившиеся в уменьшении количества семян и их размеров.

Необходимо отметить, что созревание каждого плода у *P. cv. 'Precioso'* происходило не одновременно, а в базипетальном направлении. В отдельных случаях мацерация клеток мезокарпия и отделение клеточного слоя плаценты в его вершине происходило на стадии ещё неокрашенного зелёного основания плода. Во всех вариантах толщина мезокарпия оставалась стабильной – 1,4-1,5 см (рис.2).



Рис. 2. Продольный разрез плода *P. cv. 'Precioso'*

Оплодотворённая яйцеклетка активизирует синтез ауксина, который транспортируется в перикарпий, где включает биосинтез гибберелловой кислоты. Она, равномерно распределяясь по тканям, синхронизирует развитие плода и семян [5]. Однако вопрос о том, как перераспределение гормонов влияет на развитие ариллусов, остается недостаточно изученным. Сохранение целостности оболочки ариллуса у abortивных семян, по нашему мнению, было связано с задержкой их созревания, что, возможно, указывает на гормональный контроль развития ариллусной ткани.

Инбредная депрессия у плодов, полученных при партеногенезе, вероятно, связана с недостаточно высоким количеством пыльцевых зёрен, проросших на рыльце.



Это согласуется с теорией о том, что суммарно количество ауксина, выделяемое оплодотворёнными яйцеклетками, определяет будущий размер плода [4]. Однако не исключено также влияния культивационного стресса.

На основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1. Степень сформированности ариллуса коррелирует со степенью развития семени. Семена чёрного цвета имеют хорошо развитый зародыш и наиболее сформированный ариллус;

2. Наличие развитого ариллуса у некоторых abortивных семян, вероятно, свидетельствует о сложной системе гормонального контроля их развития, как со стороны тканей плода, так и со стороны развивающегося зародыша.

### Список литературы

1. Комар Г. А. Ариллусы их природа, строение и функции // Бот. журн. – 1965. – Т. 50. – № 5. – С. 715-724.
2. Меликян А. П., Николаева М. Г., Комар Г. А. Семя // Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1980. – Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения. – С. 84-91.
3. Трусов Н. А., Созонова Л. И. Формирование морфолого-анатомической структуры присемянников *Euponymus L.* // Бюл. Главн. Бот. сада РАН. – 2008, вып. 194. – С. 43-47.
4. Sundberg E., Ostergaard L. Distinct and Dynamic Auxin Activities During Reproductive Development // Cold Spring Harbor Laboratory Press. 2009 Doi: 10.1101/cshperspect.a001628
5. Swain S. M., Koltunow A. M. Auxin and Fruit Initiation// Plant Physiology. – 2006.- Vol. 24.- No 3. – P. 333-343 <http://4e.plantphys.net/article.php?ch=&id=386>
6. Ulmer T., MacDougal J. M. *Passiflora*, Passionflowers of the World. Timber Press, Portland, Cambridge. 2004. – P. 56-71.
7. Vanderplank J. *Passion Flowers* 2nd ed. MIT Press, Cambridge, 1996. – P. 185-189.

## THE ARILLUS DEVELOPMENT OF *PASSIFLORA L.* ACCORDING TO POLLINATION METHOD

**A.A. Kirillov**  
**G.L. Kolomeytseva**

*The main botanical garden  
it. N.V. Tsitsina of the Russian  
Academy of Science, 127276,  
Moscow, Botanicheskaya st, 4  
e-mail: alexs-kirillov@mail.ru,  
kmimail@mail.ru*

The article considers the dependence of arillus development according to pollination methods (allogamy, induced autogamy) and parthenogenesis. It is revealed that arillus morphology and color of seed coat indicate to extent of embryo development. It is believed that arillus development depends on complex hormonal system both fruit and seed influence.

Key words: arillus, induced autogamy, parthenogenesis, abortive seeds.